



**DYNAMIQUE SAISONNIERE ET VARIABILITE
PIGMENTAIRE DES POPULATIONS
PHYTOPLANCTONIQUES DANS L'ATLANTIQUE NORD
(GOLFE DE GASCOGNE)**

Luis Lampert

► **To cite this version:**

Luis Lampert. DYNAMIQUE SAISONNIERE ET VARIABILITE PIGMENTAIRE DES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES DANS L'ATLANTIQUE NORD (GOLFE DE GASCOGNE). Biodiversité et Ecologie. UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE, 2001. Français. <NNT : >. <tel-01280376>

HAL Id: tel-01280376

<https://hal.science/tel-01280376v1>

Submitted on 29 Feb 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons CC0 1.0 - Universal - International License



THESE DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Pour l'obtention du titre de Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale

Spécialité : **OCEANOGRAPHIE BIOLOGIQUE**

DYNAMIQUE SAISONNIERE ET VARIABILITE PIGMENTAIRE DES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES DANS L'ATLANTIQUE NORD (GOLFE DE GASCogne)

Présentée par

Luis LAMPERT

Le : 25 octobre 2001

Jury composé de :

Mr Bernard QUEGUINER	Professeur au centre d'Océanologie de Marseille (C.O.M.)	Directeur de thèse
Mr Hervé CLAUSTRE	Chargé de recherches CNRS	Rapporteur
Mr Alain HERBLAND	Directeur de recherches IFREMER	Rapporteur
Mr Jacques CLAVIER	Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale	Examineur
Mr Alain MENESGUEN	Directeur du département IFREMER DEL/EC	Examineur
Mr Paul TREGUER	Directeur de l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM)	Examineur

Remerciements

Mon double statut de travailleur et d'étudiant m'a demandé une planification rigoureuse des travaux afin de finir cette thèse dans les 3 à 4 années envisagées. Mais ni l'efficacité ni la quantité des heures investies, n'auraient suffi sans l'aide de nombreuses personnes.

Je tiens particulièrement à remercier M. Bernard Quéguiner, mon directeur de thèse, grâce à qui j'ai pu réaliser ce travail et qui m'a toujours encouragé dans les nombreux moments difficiles. Il a toujours eu le mot juste et le ton amical.

Je remercie également M. Bruno Frachon, M. Pierre Leca et M. Yves Camus de l'EPSHOM qui m'ont permis de relever le défi de réaliser une thèse tout en travaillant. Dans le même sens je remercie M. Alain Ménesguen de l'IFREMER qui a mis en place le volet modélisation du plateau continental et avec qui j'ai pu travailler en toute confiance et dans la bonne humeur, à F. Gohin et P. Lazure de l'IFREMER qui m'ont beaucoup aidé dans les domaines de la télédétection et de l'océanographie physique.

Grâce au professionnalisme et aux connaissances de M. Thierry Labasque dans le domaine de la chromatographie, j'ai pu profiter d'un environnement chimique déjà en place (Laboratoire de Chimie Océanographique - EPSHOM).

Un grand merci, très spécialement à Eric Duporte chef de la section « Campagnes à la mer » de l'EPSHOM, où je suis affecté, qui a su combler mes absences avec un sourire. Egalement à tous les membres de la « mission hydrographique de l'atlantique » et du BH2 Lapérouse pour leur aide.

Je remercie le laboratoire LEMAR (IUEM) qui m'a donné le cadre scientifique et les outils nécessaires aux comptages phytoplanctoniques. Un grand merci à son ancien directeur M. Paul Tréguer et à son nouveau directeur M. Jacques Clavier.

Merci de l'aide apportée par le laboratoire de Roscoff qui m'a fourni des souches algales et les analyses en cytométrie de flux.

A tous les copains du CMO et de l'IUEM, merci de leurs encouragements, tout particulièrement à Christelle, Valérie, Gema, Fabian, Dominique, Philippe, Yolanda, Morgane, Eva, Anne, Raoul, Anne-Sophie, Pascal, Nicolas, Rudolphe, Annick, Tanguy, Gaël, Christine, Nathanaële, David, Loïc, Christophe, Guillaume et tant d'autres.

Un grand merci à Anne-Françoise, Sophie et Anne-Sophie, qui m'ont aidé à la correction des fautes du manuscrit avec un sens critique du contenu.

Merci à toi Sophie, pour avoir partagé avec moi (volet modélisation) les bons et les mauvais moments de ces années de thèse, plus toutes les campagnes en mer, qui ont été nombreuses.

Ce travail est tout spécialement dédié à ma famille : mes parents, ma femme Françoise et mes enfants qui ont supporté ces longues années d'effort, car une thèse n'est pas un long fleuve tranquille...

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

1.1. Utilisation des pigments dans l'analyse phytoplanctonique	1
1.1.1. Spectrophotométrie	2
1.1.2. Fluorimétrie	3
1.1.3. Chromatographie.....	5
1.2. Utilisation des pigments comme marqueurs taxonomiques	6
1.2.1. Biomarqueurs	6
1.2.2. Chémotaxonomie	8
1.2.3. Autres méthodes bio-optiques	9
1.3. Classes de taille par la méthode pigmentaire.....	10
1.4. Utilisation des pigments comme marqueurs de processus	11
1.4.1. Les processus de photoadaptation des cellules phytoplanctoniques	11
1.4.2. Le type de réseau trophique et leur mode de production	11
1.4.3. L'état physiologique des algues et l'action possible des brouteurs par le biais des pigments de dégradation	12
1.4.4. Le taux d'exportation de la biomasse phytoplanctonique hors de la couche euphotique	13
1.5. Calcul du taux de croissance phytoplanctonique par la méthode pigmentaire	14
1.6. Hydrologie et successions phytoplanctoniques.....	14
1.7. Biominéralisation	15
1.8. Télédétection satellitale	16
1.9. Objectifs et Organisation de la thèse.....	18

CHAPITRE 2 : METHODOLOGIE

2.1. Programme Modycot et Bio-Modycot	19
2.1.1. Contexte général	19
2.1.2. Synthèse des campagnes	20
2.2. Stratégies d'échantillonnage.....	23
2.2.1. Echantillonnage des paramètres physiques	23
2.2.1.1. Profils bathysonde	23
2.2.1.2. Prélèvements avec bouteilles	26
2.2.1.3. Bouées dérivantes	26
2.2.2. Echantillonnage des paramètres chimiques	26
2.2.2.1. Sels nutritifs	26
2.2.2.2. Salinité	27

2.2.3. Echantillonnage des paramètres biologiques	27
2.2.3.1. Pigments chlorophylliens	27
2.2.3.2. Filtrations fractionnées	27
2.2.3.3. Flore phytoplanctonique	28
2.3. Techniques d'analyse	29
2.3.1. Analyses pigmentaires par la méthode HPLC	29
2.3.1.1. Analyse des échantillons	29
2.3.1.2. Calcul des concentrations	32
2.3.1.3. Validité de la méthode	33
2.3.1.4. Quelques extraits de définitions des normes NF ISO	34
2.3.1.5. Exemples de chromatogrammes	35
2.3.2. Analyse des éléments nutritifs	35
2.3.2.1. Phosphates.....	35
2.3.2.2. Nitrites.....	35
2.3.2.3. Nitrates	35
2.3.2.4. Acide silicique	36
2.3.2.5. Ammonium	36
2.3.2.6. Auto-Analyzer II TECHNICON.....	36
2.3.3. Analyse de la salinité.....	36
2.3.4. Comptages microscopiques	37
2.3.4.1. Microscopie optique	37
2.3.4.2. Microscopie électronique	37
2.3.5. Analyse de la concentration en chla par Spectrofluorimétrie.....	37
2.4. Traitement de données.....	38
2.4.1. Méthodes chémotaxonomiques	38
2.4.1.1. Méthode DP (Diagnostic Pigments)	38
2.4.1.2. Méthode des régressions multiples.....	40
2.4.1.3 Méthode CHEMTAX	41
2.4.1.4. Incertitudes liées à l'échantillonnage et à la méthode.....	44
2.4.2. Indice de stabilité de la masse d'eau (IS)	46
2.4.3. Calcule des classes de taille par la méthode pigmentaire	46
2.4.4. Concentrations de chla intégrées.....	47
2.5. Utilisation des données satellitales.....	48

CHAPITRE 3 : VALIDATION DE LA METHODE PIGMENTAIRE

3.1. <i>Validation de l'utilisation des pigments phytoplanctoniques pour la détermination et la quantification des groupes algaux. Comparaison de la méthode pigmentaire avec des comptages microscopiques et des filtrations fractionnées</i>	51

3.2. Corrélation entre les abondances cellulaires de <i>Synechococcus</i> spp. (cyanophycée) et son biomarqueur pigmentaire, la zéaxanthine	89
3.2.1. Corrélation numérique	90
3.2.2. Concordance spatiale	90
3.3. Corrélations entre filtrations fractionnées et la méthode pigmentaire pour les campagnes Bio-Modycot 99.2 (juin 1999) et 99.3 (septembre 1999).....	91
3.4. Conclusions du chapitre	93

CHAPITRE 4 : VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES PHENOMENES PHYSIQUES ET CHIMIQUES SUR LE PCAF

4.1. Environnement physique	95
4.1.1. Météorologie	96
4.1.1.1. Débits fluviaux	96
4.1.1.2. Rayonnement incident	96
4.1.1.3. Vents	97
4.1.2. Hydrologie	99
4.1.2.1. Description hydrologique des campagnes présentées	99
4.1.2.2. Description générale de l'évolution des phénomènes physiques sur le PCAF	114
4.1.2.3. Indice de stratification	117
4.2. Environnement Chimique	120
4.2.1. Description par campagne	128
4.2.1.1. Avril 1999	128
4.2.1.2. Juin 1999	128
4.2.1.3. Septembre 1999	129
4.2.1.4. Mars 2000	130
4.2.1.5. Evolution générale	131
4.2.2. Limitation potentielle de la croissance phytoplanctonique par les nutriments	132
4.2.2.1. Rapports molaires de Redfield	132
4.2.2.2. Cinétique d'absorption	133
4.2.3. Sectorisation du PCAF	135

CHAPITRE 5 : VARIATIONS SAISONNIERES DU PHYTOPLANCTON

5.1. Quelques aspects de l'écologie des classes algales étudiées.....	138
5.1.1. diatomées	138

5.1.2. dinoflagellés	141
5.1.3. prymnésiophycées	144
5.1.4. algues vertes	146
5.1.5. cyanophycées	149
5.1.6. cryptophycées	152
5.1.7. chrysophycées	154
5.2. Variations saisonnières de la biomasse chlorophyllienne totale	156
5.2.1. Distribution quasi-synoptique de la chlorophylle a dans les eaux de surface	156
5.2.2. Distribution verticale de la chlorophylle a sur la radiale Loire-Vilaine	157
5.2.3. Fluorimétrie « in situ » et distribution des stocks intégrés de chlorophylle a	157
5.3. Analyse préliminaire des choix chémotaxonomiques	164
5.3.1. Construction des matrices pigmentaires de CHEMTAX	164
5.3.2. Régressions Multiples	171
5.3.3. Analyse des associations pigmentaires par Clusters	172
5.4. Variations saisonnières des diatomées	176
5.4.1. Analyses pigmentaires (CHEMTAX) en surface	176
5.4.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine	180
5.4.3. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques	182
5.4.4. Paradoxe des diatomées, variabilité inter-annuelle	185
5.5. Variations saisonnières des dinoflagellés	188
5.5.1. Bloom de <i>Gymnodinium chlorophorum</i>	188
5.5.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface	190
5.5.3. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) dans la radiale Loire-Vilaine	193
5.5.4. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques	195
5.6. Variations saisonnières des prymnésiophycées	200
5.6.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface	200
5.6.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine	202
5.6.3. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques	204
5.6.4. Prymnésiophycées et images satellitales	205
<i>Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on eastern continental shelf of the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of <i>Emiliania huxleyi</i> (Prymnesiophyceae) in spring 1998.</i>	206
5.7. Variabilité saisonnière des « algues vertes »	239
5.7.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface	239

5.7.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine.....	242
5.7.3. Analyse pigmentaire	243
5.8. Variabilité saisonnière des cyanophycées.....	244
5.8.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface	244
5.8.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine.....	246
5.8.3. Analyse des abondances obtenues par cytométrie de flux	247
5.9. Variabilité saisonnière des cryptophycées	250
5.9.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface	250
5.9.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine.....	252
5.9.3. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques	253
5.9.4. Analyse écologique	255
5.10. Variations saisonnières des chrysophycées.....	257
5.10.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface	257
5.10.2. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques	258

CHAPITRE 6 : LES CYCLES PHYTOPLANCTONIQUES DU PCAF

6.1. Les biomasses chlorophylliennes trouvées sur le PCAF, sont-elles du même ordre de grandeur que celles rencontrées sur d'autres structures productives ?	261
6.2. Quelles sont les groupes phytoplanctoniques dominants sur l'ensemble du PCAF ? Y a-t-il une succession des classes algales ?	262
6.3. Y a-t-il une sectorisation spatio-temporelle des groupes phytoplanctoniques sur le PCAF ?	264
6.4. Peut-on utiliser la sectorisation par zones dans l'étude des groupes phytoplanctoniques sur le PCAF ?	268
6.5. Y a-t-il sur l'ensemble du PCAF, un schéma de la variabilité spatio-temporelle des classes de taille ?	269
6.6. Les cyanophycées sont-elles capables de se développer quand il n'y a plus de nitrates ?	272
6.7. Les successions phytoplanctoniques sont-elles une réponse aux changements du milieu (sels nutritifs, ensoleillement, stratification) ?	273

CONCLUSION	277

BIBLIOGRAPHIE	280

ANNEXE 1 : SYNTHESES BIBLIOGRAPHIQUES	I

**ANNEXE 2 : APPORTS DES DONNEES SATELLITALES A
L'ETUDE DE LA DISTRIBUTION DE LA
BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE SUR LE
PLATEAU CONTINENTAL ATLANTIQUE
FRANÇAIS (PCAF)**

A.2.1. Introduction	XI
A.2.1.1. fluorimétrie	XI
A.2.1.2. spectre d'absorption	XIII
A.2..2. <i>Nouvelle algorithme OC5 à cinq canaux pour le traitement des images SeaWiFS en chlorophylle a dans les eaux du Cas 2</i>	XIII

ANNEXE 3 : VALEURS MOYENNES DES PARAMETRES PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES PAR SECTEUR	XLIV

ACRONYMES UTILISEES

19BF = 19'betanoyloxyfucoxanthine
19HF = 19'hexanoyloxyfucoxanthine
Allo = Alloxanthine
CDOM = Coloured Dissolved Organic Matter
Chl*a* = Chlorophylle *a*
Chl*b* = Chlorophylle *b*
Chl*c* = Chlorophylle *c*
DCM = Maximum de chlorophylle profond
DDX = Diadinoxanthine
Dino = Dincoxanthine
DOC = Carbone organique dissous
DTX = Diatoxanthine
DV-chl*a* = Divinyl- Chlorophylle *a*
DV-chl*b* = Divinyl- Chlorophylle *b*
Fuco = Fucoxanthine
GdG = Golfe de Gascogne
Hmpb-*a* = hydroxy-méthyl-phéophorbide *a*
Lute = Lutéine
MES = Matières en suspension
MOD = Matière organique dissoute
MS = Matières en suspension
Neo = Néoxanthine
Pbd-*a* = Phéophorbide *a*
PCAF = Plateau Continental Atlantique Français
Peri = Peridinine
PIN = Azote inorganique particulaire
POC = Carbone organique particulaire
Ppbd-*a* = Pyrophéophorbide *a*
Prasi = Prasinoxanthine
Ptin-*a* = Phéophytine *a*
Viola = Violaxanthine
Zea = Zéaxanthine

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

Il y a 4 millions d'années environ, l'évolution a permis aux singes de la vallée africaine du Rift de commencer à comprendre le couple « cause-effet », leurs permettant ainsi d'anticiper et de prévoir les événements à venir en fonction des changements perceptibles de l'environnement. Depuis, l'Homme ne cesse d'aller chaque fois plus loin dans cette démarche afin d'anticiper les changements et les rendre favorables. Dans cette fin de siècle, les océanographes se sont intéressés aux probables changements du climat par l'augmentation des gaz à effet de serre d'origine anthropique et à l'action régulatrice des océans sur le climat mondial (programme international JGOFS). Le cycle du carbone en milieu marin et les flux qui lui sont associés, sont intimement liés aux cycles phytoplanctoniques. La compréhension de ces derniers est donc une condition nécessaire pour tout modèle prévisionniste intégrant les phénomènes météo-océanographiques.

A quels facteurs répondent les successions phytoplanctoniques ? Pourquoi y a-t-il une augmentation au niveau mondial des efflorescences de phytoplancton toxique ? Le déclin de la pêche est-il lié à ces processus ? Quelle est la part anthropique dans tous ces changements ? L'océan peut-il absorber l'excédent de CO₂ produit par l'activité humaine ?

Voici l'enjeu dans l'étude de l'écologie phytoplanctonique actuelle. Dans ce contexte les eaux océaniques représentent l'essentiel de la surface marine, mais bien que les eaux côtières ne représentent qu'une faible surface, elles ont une forte productivité. Par notre travail nous essaierons de comprendre les facteurs et mécanismes agissant sur l'évolution spatio-temporelle des assemblages phytoplanctoniques présents sur le Plateau Continental Atlantique Français (PCAF).

1.1.- Utilisation des pigments dans l'analyse phytoplanctonique.

En 1779 Jan Ingenhousz a montré que seules les feuilles étaient capables de purifier l'air et ce uniquement à la lumière ; mais il a fallu attendre Timiriazeff en 1877, puis Engelman en 1885 pour mettre en évidence le rôle des pigments, présents dans les organismes photosynthétiques, dans la production d'oxygène (dans Jupin et Lamant, 1997). Le mot *chlorophylle* avait déjà été utilisé par Pelletier et Caventou en 1818 pour désigner le « principe vert » des feuilles (dans Jupin et Lamant, 1997).

En 1907, Tswett met au point la technique de chromatographie et sépare les pigments foliaires appelés à l'époque « chlorophylle brute » ; vingt années plus tard, Willstätter et Stoll isolent la chlorophylle *a* et déterminent sa structure chimique (dans Jupin et Lamant, 1997).

Depuis le début du siècle, les méthodes permettant la détermination et la quantification des pigments chlorophylliens n'ont cessé d'évoluer. En océanographie, le calcul des concentrations en chlorophylle *a* est principalement utilisé comme un équivalent de la biomasse phytoplanctonique. Cette méthode, bien qu'imparfaite, a été généralisée par toute la communauté scientifique depuis presque 50 ans.

Les principaux pigments responsables de la photosynthèse, absorbant le rayonnement solaire photosynthétiquement actif (PAR), sont les chlorophylles, caroténoïdes et phycobilines. 25% du « turnover » chlorophyllien global est terrestre et correspond à 10⁹ tonnes annuelles (Brown *et al.*, 1991). Les 75% restants sont dus à l'activité chlorophyllienne dans les océans, qui y est 40 fois plus importante qu'à terre à cause des courtes périodes de vie des composants du phytoplancton marin. En ce qui concerne les caroténoïdes, la quantité synthétisée annuellement a été estimée par Pfander (1992) et Hendry (1993) à 2·10⁸ tonnes. Celle de phycobilines n'est pas encore connue.

Méthodes d'analyse de la chlorophylle en océanographie

1.1.1. Spectrophotométrie :

Richards et Thompson (1952) ont été les premiers à décrire une méthode spectrophotométrique où était faite une estimation des chlorophylles *a*, *b* et *c* à partir d'un extrait phytoplanctonique. Des améliorations à cette technique trichromique ont été apportées par Parsons et Strickland (1963), UNESCO (1966) et Jeffrey et Humphrey (1975), mais seule cette dernière présente des équations suffisamment précises pour permettre la quantification réaliste des chlorophylles *b* et *c*.

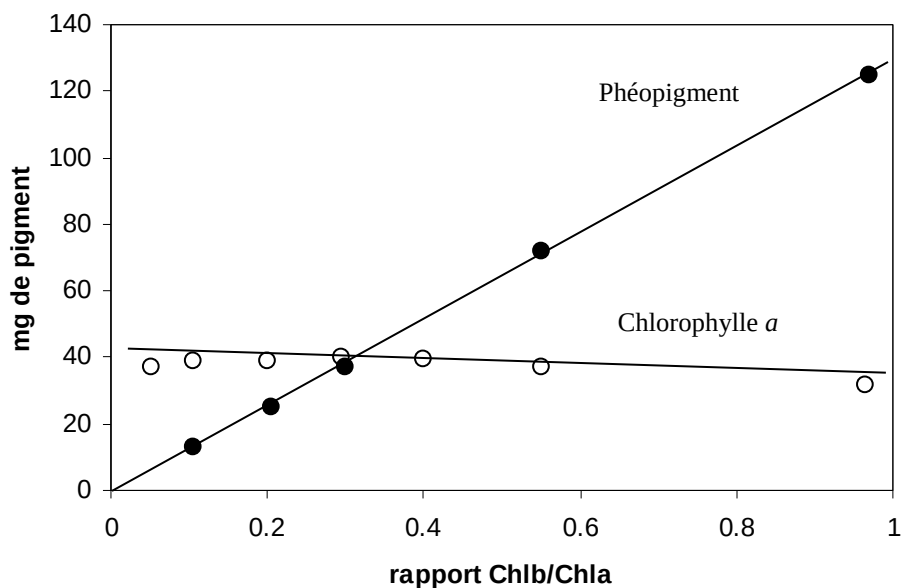
Les travaux de Soohoo *et al.* (1986), Bidigare *et al.* (1989) et Johnsen *et al.* (1994) ont donné les bases de l'identification des classes phytoplanctoniques à partir des spectres d'absorption des échantillons « in vivo ». Leurs travaux se basent sur la différence entre les spectres d'absorption des pigments phytoplanctoniques. Cette technique encore peu développée, est plus adaptée pour les pigments chlorophylliens que pour les caroténoïdes, qui présentent des spectres très proches.

1.1.2. Fluorimétrie :

a) Extraits

L'utilisation de cette méthode en océanographie a été décrite par Yentsch et Menzel en 1963. Les deux principaux avantages de cette méthode sont : a) sa forte sensibilité par rapport à la méthode spectrophotométrique (50 fois plus sensible), qui permet de travailler avec des volumes d'échantillonnage réduits. b) sa facilité d'emploi qui l'a rendue très répandue. Cette méthode qui permet la quantification des phéopigments (pigments de dégradation) par le biais de l'acidification de l'échantillon surestime ces derniers en présence de chlorophylle *b* (figure 1), laquelle est présente dans tous les océans et qui peut même être dominante. Welschmeyer (1994) introduit une correction dans les équations fluorimétriques de Yentsch et Menzel afin de réduire ce problème.

Figure 1 : Effet de la Chlorophylle *b* sur l'estimation de la Chlorophylle *a* et la surestimation des « phéopigments » lors de l'acidification préconisé par la méthode fluorimétrique de Yentsch et Menzel (1963) et Holm-Hansen *et al.* (1965) (dans Gieskes, 1991).



b) « in vivo »

Avec un fluorimètre TURNER modèle III, Lorenzen (1966) réussit à obtenir un enregistrement de la fluorescence « in vivo » de l'eau de mer pompée à travers une cuve. Depuis, la méthode a subi des développements techniques permanents et actuellement plusieurs fabricants proposent des fluorimètres couplés avec une bathysonde ou un poisson ondulant

(SeaSoar de Chelsea inc.) permettant d'obtenir des profils de fluorescence en temps réel. Le signal obtenu est un voltage proportionnel à la quantité de chlorophylle active, donc pour pouvoir effectuer une estimation de la concentration en chlorophylle *a*, il faut réaliser des calibrations à partir d'échantillons analysés par une méthode de laboratoire (HPLC, fluorimétrie ou spectrophotométrie). Cependant il n'est pas toujours nécessaire de passer par cette dernière étape quand la finalité est d'identifier la position du maximum de chlorophylle ou d'avoir une idée de la distribution spatiale relative (figure 2).

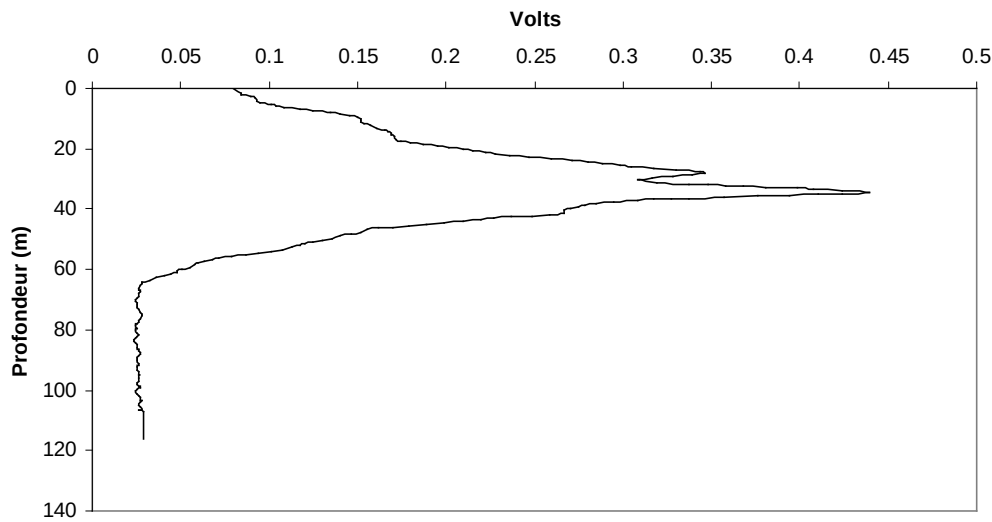


Figure 2 : Profil de fluorimétrie obtenu lors de l'exécution de la station St001 de la campagne MODYCOT 99.2 (juin 1999). La réponse du fluorimètre (ici en volts) est proportionnelle à la quantité de chlorophylle *a* active présente dans l'eau de mer.

Comme pour la spectrophotométrie, Yentsch et Yentsch, (1979), Soohoo *et al.* (1986) et Hilton *et al.* (1989) ont effectué des travaux d'identification phytoplanctonique sur la base du signal en fluorescence « in vivo » d'un échantillon. Cependant c'est dans la cytométrie de flux que les avancées les plus spectaculaires ont été réalisées depuis 10 ans.

c) Cytométrie de flux

Cette technique permet de caractériser le picophytoplancton, mais aussi les bactéries et les virus par l'analyse de leur taille, de leur fluorescence naturelle (chlorophylles et phycoérythrine) et des paramètres de diffusion de la lumière dans un échantillon d'eau de mer (Simon *et al.*, 1994, Marie *et al.*, 1999). Cette méthode reste la référence pour la caractérisation du compartiment picophytoplanctonique.

Ainsi *Synechococcus* spp. est identifié par sa fluorescence orange due à la phycoérythrine et *Prochlorococcus*, en fonction du rapport entre la diffusion et sa fluorescence rouge. Cette technique a été couplée aux traitements des données par analyse en réseau

neuronaux (ANNs) et a permis récemment d'identifier 72 espèces phytoplanctoniques avec un taux de réussite supérieur à 70% (Boddy *et al.*, 2000).

1.1.3. Chromatographie :

a) chromatographie à couche mince

En utilisant une base de cellulose, Jeffrey, en 1968, réussit à séparer par cette méthode (thin-layer chromatographie = TLC) plus de 25 composants chlorophylliens ainsi que leurs produits de dégradation, en plus des caroténoïdes, en approximativement 10 minutes. Avec cette méthode Jeffrey (1976) a mis en évidence dans les eaux oligotrophes du Pacifique central la présence de chlorophylle *b* qui jusqu'alors était supposée caractériser les eaux côtières. Grâce à l'arrivée des techniques de chromatographie liquide à haute pression (HPLC en anglais ou CLHP en français), la chromatographie est devenue l'outil par excellence dans l'identification et la quantification des pigments.

b) chromatographie liquide à haute pression (HPLC)

L'utilisation de la méthode HPLC pour la séparation des chlorophylles et des caroténoïdes (dans les cultures de microalgues et les échantillons d'eau de mer) en océanographie fait son apparition avec Abaychi et Riley (1979), Mantoura et Llewellyn (1983), Whright et Shearer (1984), Gieskes et Kraay (1983a, b ; 1986a, b) qui utilisent des systèmes en phase normale ou inverse. Jusqu'au Workshop SCOR de 1988 les différents protocoles utilisés ne permettaient pas de séparer simultanément et convenablement tous les pigments marqueurs. Les meilleures méthodes de séparation des chlorophylles étaient celles de Mantoura et Llewellyn (1983), Bidigare *et al.* (1985), Gieskes et Kraay (1986a) et Zapata *et al.* (1987). Celles qui présentaient la meilleure résolution pour la séparation des caroténoïdes étaient celles de Repeta et Gagosian (1982) et Wright et Shearer (1984). Mais finalement ce n'est qu'avec la méthode de Wright *et al.* (1991), utilisant une colonne C18 et un gradient ternaire de solvants, qu'environ 50 pigments ont pu être séparés correctement par leur temps d'élution et par leur spectre. L'HPLC est ainsi devenue la méthode préconisée par le SCOR (Wright et Jeffrey, 1997) pour la quantification et l'identification des pigments chlorophylliens et des caroténoïdes.

Les améliorations dans la résolution des pics pigmentaires coélutants et la découverte des nouveaux pigments n'ont pas cessé d'évoluer. Après la découverte des prochlorophycées par Chisholm *et al.* (1988), de nouvelles méthodes ont vu le jour ; elles ont permis de séparer la divinyl-chlorophylle *a* et *b* de la chlorophylle *a* et *b*. Plus ou moins complexes et longues, ces

méthodes n'ont toutefois pas permis de quantifier facilement l'ensemble des pigments marqueurs utilisés jusqu'alors. Goericke et Repeta (1993) ont néanmoins séparé en 45 minutes la plupart des pigments avec une colonne C8 (RP-C8), à l'exception du complexe lutéine-zéaxanthine et partiellement, de la divinyl-chlorophylle *b* de la chlorophylle *b*. C'est seulement en 1996 que Vidussi *et al.* développent une méthode qui permet de résoudre ces derniers problèmes en seulement 20 minutes.

1.2. Utilisation des pigments comme marqueurs taxonomiques

1.2.1. Biomarqueurs

Jeffrey (1961, 1968) a suggéré pour la première fois l'utilisation des pigments pour l'étude taxonomique du phytoplancton en utilisant la chromatographie à couche mince. En 1979, Liaaen-Jensen préconise l'utilisation des chlorophylles et des caroténoïdes (pigments liposolubles) pour l'obtention d'une information relative aux classes algales. Les études de la structure des communautés phytoplanctoniques qui ont suivi ont alors intégré davantage l'utilisation des pigments. Sans recourir aux longs comptages microscopiques, il est alors devenu possible d'avoir une information globale et synthétique de la structure des communautés.

L'identification de nouveaux pigments à partir des souches algales isolées a mis en évidence les rapports entre les groupes phytoplanctoniques et les pigments. Il a été alors possible de définir des **biomarqueurs**, capables de représenter des catégories taxonomiques ou fonctionnelles, et qui soient suffisamment spécifiques et discriminants d'une classe algale. Ainsi par l'identification des nouveaux pigments, de nouveaux groupes phytoplanctoniques ont été mis en évidence, parmi lesquels nous pouvons citer la prasinoxanthine pour les prasinophycées (Foss *et al.* (1984), la 19'butanoyloxyfucoxanthine pour les pélagophycées (Andersen *et al.* (1993), la divinyl-chlorophylle *a* pour les prochlorophycées (Goericke et Repeta (1993). Dans le tableau 1 sont indiqués les principaux pigments biomarqueurs et leur signification taxonomique.

PIGMENT	MESSAGE TAXONOMIQUE
Chlorophylles	
Chla	Biomasse autotrophe totale moins prochlorophycées
DV-chla	Prochlorophycées
Chlb	Algues vertes : chlorophycées, prasinophycées, euglénophycées
DV-chlb	Prochlorophycées
Chlc totale	Chromophycées
Chlc1	Diatomées, quelques prymnésiophycées, raphidophycées
Chlc2	Diatomées, dinoflagellés, prymnésiophycées, raphidophycées, cryptophycées
Chlc3	Quelques prymnésiophycées, une chrysophycée, plusieurs dinoflagellés et diatomées
Caroténoïdes	
Allo	Cryptophycées
19BF	Qqs. prymnésiophycées, pélagophycées , chrysophycées , dinoflagellés
Fuco	Diatomées , prymnésiophycées, chrysophycées, raphidophycées, qqs. dinoflagellés
19HF	Prymnésiophycées , dinoflagellés
Lute	Algues vertes : chlorophycées , prasinophycées
Neo	Algues vertes : chlorophycées , prasinophycées , euglénophycées
Peri	Dinoflagellés
Prasi	Quelques prasinophycées
Sipho	Plusieurs prasinophycées, une euglénophycée
Viola	Algues vertes : chlorophycées, prasinophycées, eustigmatophycées
Zea	Cyanophycées , prochlorophycées, rhodophycées, chlorophycées, eustigmatophycées
Dino	Dinoflagellés
DDX	Diatomées, dinoflagellés, prymnésiophycées, chrysophycées, raphidophycées, euglénophycées

Tableau 1 : Pigments chlorophylliens et caroténoïdes et leur signification taxonomique. En gras sont indiqués les biomarqueurs utilisés. (Extrait des tableaux 4.1 dans Jeffrey, 1997).

Cependant, et malgré les avantages que présente cette méthode, quelques critiques peuvent être effectuées :

a) Il est toujours difficile de trouver un pigment **biomarqueur** (caroténoïdes en général) exclusif d'une classe algale ; certaines souches de prymnésiophycées ont un pool pigmentaire variable composé de fucoxanthine, 19'hexanoyloxyfucoxanthine et 19'butanoyloxyfucoxanthine qui peut se recouper avec les signatures des pélagophycées et des diatomées (Jeffrey et Wright, 1994). Bien souvent la 19'butanoyloxyfucoxanthine est utilisée comme biomarqueur des chrysophycées, mais seules 3 souches ont été examinées (Vesk et Jeffrey, 1987 et Bjørnland et Lliaaen-Jensen, 1989). Certaines prasinophycées ne contiennent pas de prasinoxanthine mais les pigments caractéristiques des chlorophycées (Ricketts, 1970). Il est donc encore nécessaire d'améliorer la connaissance des pigments caractéristiques des souches isolées en laboratoire et d'avoir, de préférence, une bonne connaissance des espèces présentes dans le milieu étudié.

b) Parfois il est possible de trouver des pigments biomarqueurs d'une classe algale à l'intérieur d'un autre groupe. Ceci peut s'expliquer par le phénomène « d'endosymbiose ». Certaines cellules phytoplanctoniques sont fonctionnelles à l'intérieur d'une cellule hôte appartenant en général à un autre groupe. Ceci est particulièrement gênant pour les dinoflagellés qui comptent des espèces hétérotrophes et mixotrophes. La péridinine est souvent absente de leur pool pigmentaire et c'est le pigment biomarqueur de l'endosymbionte qui est mis en évidence par HPLC. Ainsi nous trouvons de la chlorophylle *b* dans *Lepidodinium viride* et *Gymnodinium* spp. (dans Jeffrey et Vesk) ; et de la fucoxanthine dans *Peridinium foliaceum*, *P. balticum* et *Gyrodinium aureolum*. L'endosymbiose avec un hétérotrophe est aussi possible comme dans le cas de *Mesodinium rubrum* avec une cryptophycée (Gieskes et Kraay, 1983b).

c) Les calculs des abondances phytoplanctoniques sont généralement effectués à partir des rapports chl*a*:biomarqueur, mais ces rapports ne sont pas constants dans l'espace ni dans le temps. Les variations dans la concentration des pigments « photoactifs » (intervenant dans la photosynthèse) sont proportionnelles à la quantité de lumière, et donc à la profondeur. D'autres pigments, dits « photoprotecteurs », n'ont pas la même amplitude de variation (Vidussi, 1998). Ces rapports peuvent aussi varier en fonction de l'état ou du cycle physiologique de la cellule, de l'espèce étudiée, du taux de croissance ou de la disponibilité en sels nutritifs (Goericke et Montoya, 1998 ; Schlüter *et al.*, 2000).

1.2.2. Chémotaxonomie

Les pigments biomarqueurs peuvent nous renseigner sur la distribution des classes algales qu'ils représentent d'une façon qualitative, mais nous pouvons aussi remonter à l'information quantitative par l'utilisation d'algorithmes mathématiques adéquats (voir le détail des méthodes dans le chapitre 2). Cette nouvelle science est appelée **chémotaxonomie**. La chémotaxonomie combine la taxonomie morphologique et l'étude des molécules pigmentaires (Bustillos-Guzman, 1996) ; il est alors possible d'effectuer une évaluation des abondances par classe algale.

Les trois méthodes chemotaxonomiques les plus répandues depuis une dizaine d'années sont : **La méthode DP** (Diagnostic Pigments) (Letelier *et al.* (1993), Claustre *et al.* (1994), Claustre et Marty (1995), Andersen *et al.* (1996), Cailliau (1996), Peecken (1997), Barlow *et al.* (1998)), **les régressions multiples** (Gieskes et Kraay (1983b), Gieskes *et al.* (1988), Barlow *et*

al. (1993), Bustillos-Guzman (1996)) et finalement, **la méthode CHEMTAX** (CHEMical TAXonomy) (Mackey *et al.* (1996), Wright *et al.* (1996), Mackey *et al.* (1998), Schlüter *et al.* (2000)). Toutes ces méthodes se basent sur l'utilisation et l'ajustement des rapports pigmentaires chl_a:biomarqueur par rapport à la matrice de pigments obtenue dans un échantillon (tableau 2). Dans le chapitre 3 nous présentons un essai de validation de cette méthode chémotaxonomique par comparaison aux comptages microscopiques traditionnels effectués lors des campagnes du projet BIO-MODYCOT. Les limites et inconvénients de chacune de ces méthodes y seront alors expliqués plus en détail.

Biomarqueur	Chl _a :biomarqueur	Classe algale	Références
Chl _b	0.7 – 3	Algues vertes	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10, 11
19HF	0.7 – 5.1	Prymnésiophycées	1, 2, 3, 7, 9, 10, 11
19BF	0.9 – 3.9	Pélagophycées/chrysophycées	1, 11
Allo	1.8 – 4.2	Cryptophycées	3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11
Fuco	1.2 – 2.3	Diatomées	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
Peri	1.4 – 2.5	Dinoflagellés	1, 2, 3, 4, 5, 6,
Zea	0.7 – 3.34	Cynaophycées	4, 5, 6, 9
Prasi	2.3 – 4.3	Prasinophycées	7, 11

1 : Andersen *et al.* (1996), 2 : Barlow *et al.* (1993), 3 : Barlow *et al.* (1998), 4 : Bustillos-Guzman (1996), 5 : Cailliau (1996), 6 : Claustre *et al.* (1994), 7 : Everitt *et al.* (1990), 8 : Gieskes et Kraay (1983b), 9 : Gieskes *et al.* (1988), 10 : Letelier *et al.* (1997), 11 : Peeken (1997).

Tableau 2 : Quelques exemples de valeurs de rapports chl_a:biomarqueur trouvés dans la littérature scientifique.

1.2.3. Autres méthodes bio-optiques

Des travaux d'identification des classes algales à partir des mesures de fluorimétrie et des spectres d'absorption « in vivo » ont permis de séparer le signal des quelques groupes phytoplanctoniques majeurs (SooHoo *et al.* (1986), Hilton *et al.* (1989), Johnsen *et al.* (1994)). Ces méthodes, bien que prometteuses par la rapidité d'accès aux mesures, n'ont pas été très répandues. Cependant elles donnent les bases nécessaires au développement des méthodes d'analyse à partir de la télédétection spatiale ou des radiomètres aéroportés.

En utilisant des données obtenues par un cytomètre de flux, Boddy *et al.* (2000) ont réussi un taux d'identification supérieur à 70% sur des espèces phytoplanctoniques issues des cultures de laboratoire utilisant un RBF ANNs (radial basis function artificial neural networks).

1.3. Classes de taille par la méthode pigmentaire

La structure des communautés autotrophes est intimement liée à la distribution des classes de taille des organismes. Le plus souvent, la biomasse phytoplanctonique est prise dans sa totalité, pour rendre compte de la variabilité des cycles biogéochimiques au niveau global, mais l'étude à méso-échelle souligne l'influence de la taille des organismes sur les cycles biogéochimiques.

Sieburth *et al.* (1978) ont établi une classification des organismes en fonction de leur taille. Trois classes de taille sont essentielles dans l'étude de l'écologie phytoplanctonique : Le **picophytoplancton** (0,2-2 μm), le **nanophytoplancton** (2-20 μm) et le **microphytoplancton** (20-200 μm). Dans l'étude du flux de carbone, la structure des classes de taille déterminera leur mode de fonctionnement dans la couche euphotique. Les communautés microphytoplanctoniques (dominées en zone côtière par les diatomées), correspondant au réseau trophique classique ou herbivore (Cushing, 1989), sont associées aux zones eutrophes où les cellules assimilent l'azote, le silicium et le phosphore inorganique dissous disponibles (production nouvelle). Dans les zones oligotrophes, les concentrations en sels nutritifs présents dans l'eau de mer ne sont pas suffisantes pour entretenir une population microphytoplanctonique. Alors, une population pico- et nanophytoplanctonique se développe préférentiellement en utilisant les formes régénérées de l'azote et donnant parfois lieu à la création du réseau trophique microbien (Azam *et al.*, 1983).

La méthode des filtrations fractionnées est utilisée couramment pour déterminer la structure de classes de taille phytoplanctoniques, elle est cependant assez lourde à mettre en place sur un bateau et les temps de filtration sont souvent plus longs que les temps de transit entre les stations échantillonnées. Une alternative est d'attribuer à chaque pigment marqueur une classe de taille en fonction du type de classe algale représentée (Tableau 3).

PIGMENT	SIGIFICATION TAXINOMIQUE	TAILLE
Zea	Cyanobactéries et Prochlorophycées	< 2 μm
TChlb	Chlorophycées et Prochlorophycées	< 2 μm
19HF + 19BF	Nanoflagellés chromophycées	2-20 μm
Allo	Cryptophycées	2-20 μm
Fuco	Diatomées	> 20 μm
Peri	Dinoflagellés	> 20 μm

Tableau 3 : Pigments : Leur signification taxinomique et leur classe de taille correspondante. (Dans Vidussi, 1998).

1.4. Utilisation des pigments comme marqueurs de processus

L'information pigmentaire et son interprétation en écologie phytoplanctonique permet d'étendre le champ de la chémotaxonomie à d'autres domaines tels que les distributions par classe de taille (voir le paragraphe 1.3. ci-dessus), mais aussi d'approcher :

- a) les processus de photoadaptation des cellules phytoplanctoniques,
- b) le type de réseau trophique et le mode de production (production nouvelle ou régénérée),
- c) l'état physiologique des algues et l'action possible des brouteurs par le biais des pigments de dégradation,
- d) le taux d'exportation de la biomasse phytoplanctonique hors de la couche euphotique.

1.4.1. *Les processus de photoadaptation des cellules phytoplanctoniques*

Claustre *et al.* (1994) utilisent le rapport pigmentaire [DDX:chl a] comme un indice de photoprotection de la cellule. Les pigments photoprotecteurs en présence de fortes intensités lumineuses donnent une autre forme pigmentaire déépoxydé (diadinoxanthine en diatoxanthine par exemple). Cependant ce processus est réversible lorsque le flux de photons diminue.

1.4.2. *Le type de réseau trophique et le mode de production*

La production primaire représente la quantité de matière organique néoformée durant un certain intervalle de temps pour une surface donnée (Jacques et Tréguer, 1986). Elle peut être « nouvelle », quand elle est supportée par les sels nutritifs apportés par les fleuves ou par diffusion depuis la couche profonde riche en nutriments, ou « régénérée » quand la biosynthèse est réalisée à partir du recyclage de la matière organique dans la couche euphotique. La production nouvelle est en général mise en évidence par le développement des cellules de grande taille comme les diatomées ou les dinoflagellés, tandis que la production régénérée est souvent caractérisée par les cellules de petites tailles. Eppley et Peterson (1979) ont utilisé le f -ratio (Production Nouvelle : Production Totale) dans le but de quantifier ces deux modes de production.

Claustre (1994) propose le **Fp-ratio**, basé sur des rapports pigmentaires, comme un équivalent du f -ratio. Considérant que la production nouvelle est essentiellement représentée

par les diatomées et les dinoflagellés (avec la fucoxanthine et la péridinine comme pigments marqueurs), il est possible de définir le *f*-ratio de la façon suivante :

$$f\text{-ratio} = (\Sigma \text{fuco} + \Sigma \text{peri}) / (\Sigma \text{fuco} + \Sigma \text{peri} + \Sigma 19\text{BF} + \Sigma 19\text{HF} + \Sigma \text{allo} + \Sigma \text{Tchl}b + \Sigma \text{zea}) \quad (1)$$

Où Σ représente l'intégration des concentrations dans la couche de surface.

1.4.3. *L'état physiologique des algues et l'action possible des brouteurs par le biais des pigments de dégradation.*

Les produits de dégradation de la chlorophylle peuvent être utilisés comme des indicateurs de l'état physiologique des cellules (chlorophyllides) et même fournir des indications sur l'action de broutage du zooplancton sur les cellules phytoplanctoniques (phéophytine, phéophorbide, pyrophéophorbide, hydroxy-méthyl-phéophorbide) selon qu'il s'agisse de leur passage dans le système digestif du macrozooplancton ou du microzooplancton (Welschmeyer et Lorenzen, 1985 ; Vernet et Lorenzen, 1987 ; Penry et Frost, 1991 ; Head et Harris, 1992 ; Klein *et al.*, 1986 ; Barlow *et al.*, 1988 ; King, 1993) (figure 3). Les produits de

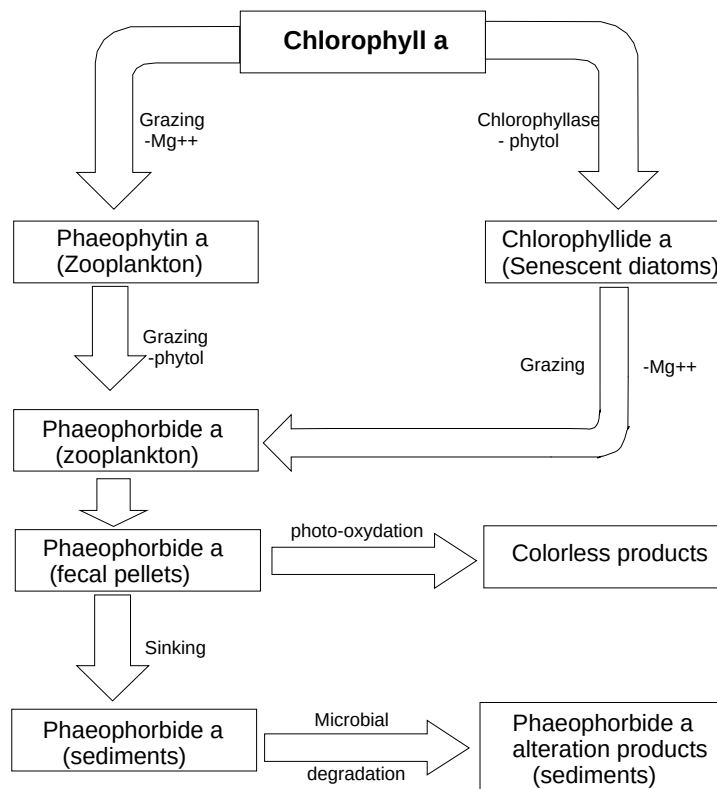


Figure 3 : Voies principales de la dégradation de la chlorophylle a (Bidigare *et al.*, 1986) (dans Cailliau, 1996).

dégradation issus de la photooxydation (plus de 50% des phéopigments en surface selon Bustillos-Guzman, 1996) et des processus biologiques (sénescence des algues ou processus de broutage) sont en règle générale identifiables par HPLC à l'exception des « colorless products ». Il est alors difficile de réaliser une estimation quantitative de ces phénomènes (Klein *et al.*, 1986 ; Barlow *et al.*, 1988). A l'heure actuelle, il est encore difficile de faire la part entre produits de dégradation issus de la photodégradation et produits de dégradation issus des processus biologiques. Bustillos-Guzman (1996) trouve en Méditerranée occidentale une covariance significative entre la fucoxanthine (diatomées) et la phéophorbide *a* d'une part, et de la 19'hexanoyloxyfucoxanthine + 19'butanoyloxyfucoxanthine (nanoflagellés bruns) avec la hydroxy-méthyl-phéophorbide *a* et pyrophéophorbide *a* d'autre part.

La phéophorbide pourrait donc être suggérée comme marqueur de l'action de broutage du macrozooplancton sur les diatomées et la hydroxy-méthyl-phéophorbide *a* avec la pyrophéophorbide *a* comme marqueurs de l'action du microzooplancton sur les flagellés de petites tailles (Tableau 4).

PIGMENT	MESSAGE
Pheophorbides <i>a</i> -like	Broutage du phytoplancton par le zooplancton
Phéophorbide <i>b</i>	Broutage des algues vertes par le zooplancton
Pyrophéophorbide <i>a</i>	Broutage du phytoplancton par le microzooplancton ?
hydroxy-méthyl-phéophorbide <i>a</i>	Broutage du phytoplancton par le zooplancton ?
Phéophytine <i>a</i>	Environnement acide pour le phytoplancton
Chlorophyllide <i>a</i>	Algues sénescences
Chlorophyllide <i>b</i>	Algues vertes sénescences ?
Fucoxanthinole	Broutage des diatomées par le zooplancton
Peridinole	Broutage des dinoflagellés par le zooplancton

Tableau 4 : Pigments planctoniques dégradés et leur message de processus de broutage (modifié de Claustre, 1994-b, dans Bustillos-Guzman, 1996).

1.4.4. *Le taux d'exportation de la biomasse phytoplanctonique hors de la couche euphotique*

Les flux d'exportation peuvent être étudiés à partir des mesures réalisées par des pièges dérivants capables de récolter le flux de particules descendant vers les sédiments. Le taux d'exportation (%·j⁻¹) peut être alors calculé par le flux de pigments obtenus dans les trappes à

sédiments ($\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$), rapporté aux concentrations intégrées de ces mêmes pigments mesurées dans la colonne d'eau ($\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$).

1.5. Calcul du taux de croissance phytoplanctonique par la méthode pigmentaire

Depuis le début des années 80, Redalje et Laws (1981) et Welschmeyer et Lorenzen (1984) ont utilisé le taux de synthèse du DIC marqué au ^{14}C sur la mesure de la chlorophylle *a* pour estimer le taux de croissance algale (modèle « P »). Cette méthode a été critiquée par Goericke (1990) et Goericke et Welschmeyer (1992-a, 1992-b) car le taux d'incorporation du carbone marqué est surtout représentatif du taux de synthèse pigmentaire. Ils ont proposé alors un nouveau modèle appelé « F-P » où le taux de synthèse d'un pigment ($\mu(t)\cdot\text{j}^{-1}$) est relié à son activité spécifique. Différentes calibrations sont ensuite nécessaires pour relier le taux de synthèse pigmentaire et le taux de croissance cellulaire en vue d'une application au calcul du taux de croissance phytoplanctonique (Goericke et Welschmeyer, 1992-a, 1992-b ; Cailliau *et al.*, 1996).

Le taux de croissance ainsi calculé est alors indépendant de la mesure de la production primaire et de la biomasse phytoplanctonique, qui elle, reste difficile à calculer. De plus, il représente un taux brut car il ne tient pas compte des processus de perte (Laws, 1984 ; Welschmeyer et Lorenzen, 1985).

1.6. Hydrologie et successions phytoplanctoniques

L'approche chémotaxonomique dans la distribution des groupes phytoplanctoniques a permis de mettre en évidence des successions algales corrélées avec l'hydrodynamisme de la masse d'eau en Méditerranée occidentale (Bustillos-Guzman, 1996). Le schéma proposé par Chisholm (1992) où les diatomées (grandes cellules) préféraient les zones de résurgences et les petits flagellés l'océan stratifié, est ici corroboré par le développement de prochlorophycées au moment où les conditions hydrodynamiques sont stables (tableau 5). Il y a alors un changement non seulement dans la biomasse autotrophe, mais aussi dans les assemblages phytoplanctoniques en fonctions de la stabilité de la masse d'eau.

Groupes du phytoplancton	MS*		SM**		Coups de vent	
	(1 et 3)	Stratifié	(2)	Mélangé	E1	E2
Diatomées	+	+	+++	+	+	+++
Nanoflagellés	+++	+	+	++	+	+
Nanoflagellés verts	++	0	+	+++	++	++
Cyanobactéries	++	++	0	0	0	0
Prochlorophycées	0	+++	0	0	0	0

* Conditions de transition d'un régime mélangé vers stratifié
 ** Conditions de transition d'un régime stratifié vers mélangé
 *** Nanoflagellés bruns (contenant de la chl_c)

Tableau 5 : Résumé des associations observées entre les conditions hydrologiques et la présence des groupes de phytoplancton. 0 : Absence, + : Présence, ++ : Abondance, +++ : Forte. (Dans Bustillos-Guzman, 1996).

1.7. Biominéralisation

Les diatomées produisent un frustule composé de SiO₂, utilisée comme marqueur pour étudier leurs caractéristiques sédimentaires (Pollehne *et al*, 1993). D'une façon analogue la production en CaCO₃ par les coccolithophoridés (prymnésiofycées) apporte une importante contribution dans l'étude du flux vertical de carbone dans les océans (Brown et Yoder, 1994). Selon Fernandez *et al* (1993), les coccolithophoridés calcaires *Emiliana huxleyi* et *Coccolithus pelagicus* sont responsables de plus de 70% de la variabilité dans le taux de biocalcification dans l'Atlantique Nord.

Fucoxanthine et 19'hexanoyloxyfucoxanthine sont respectivement les pigments biomarqueurs des diatomées et prymnésiofycées, pouvant dans certaines conditions être utilisées comme marqueurs alternatifs des biominéraux SiO₂ et CaCO₃. Le choix de ces alternatives sera d'autant plus judicieux si la zone géographique étudiée présente des biomasses de coccolithophoridés calcaires et de diatomées significatives.

Les Foraminifères sont des protozoaires unicellulaires produisant aussi des structures calcifiées, mais leur habitat est essentiellement benthique. Parallèlement, les Radiolaires (un autre protozoaire unicellulaire pélagique) construisent des exosquelettes siliceux, mais représentent une faible partie de la biomasse par rapport aux diatomées.

Les travaux effectués en mésocosme par Barlow *et al*. (1998-a) et dans l'Atlantique Nord-Est par Gibb *et al*. (2001) montrent cette nouvelle utilisation des pigments dans l'étude des processus océaniques comme une alternative prometteuse. D'autres expériences sont toutefois nécessaires afin de mieux cerner les incertitudes qui pèsent encore dans ce domaine.

1.8. Télédétection satellitale

Jusqu'en 1996 la seule expérience dans le domaine de la télédétection satellitale pour le phytoplancton (avec la chlorophylle *a* comme indicateur de biomasse autotrophe totale) a été CZCS (Coastal Zone Color Scanner), lancé par la NASA en 1978, et qui est resté actif jusqu'en 1986. Depuis 1996, ont été lancés POLDER (France), SeaWiFS (USA), MOS (Inde/Allemagne), OCI (Taiwan), OCTS (Japon), OCM (Inde), MODIS (USA), et la liste de ceux qui sont prévus est aussi longue. Chaque nouveau capteur est plus performant en quantité de longueurs d'onde disponibles et en étroitesse de bande passante (figure 4).

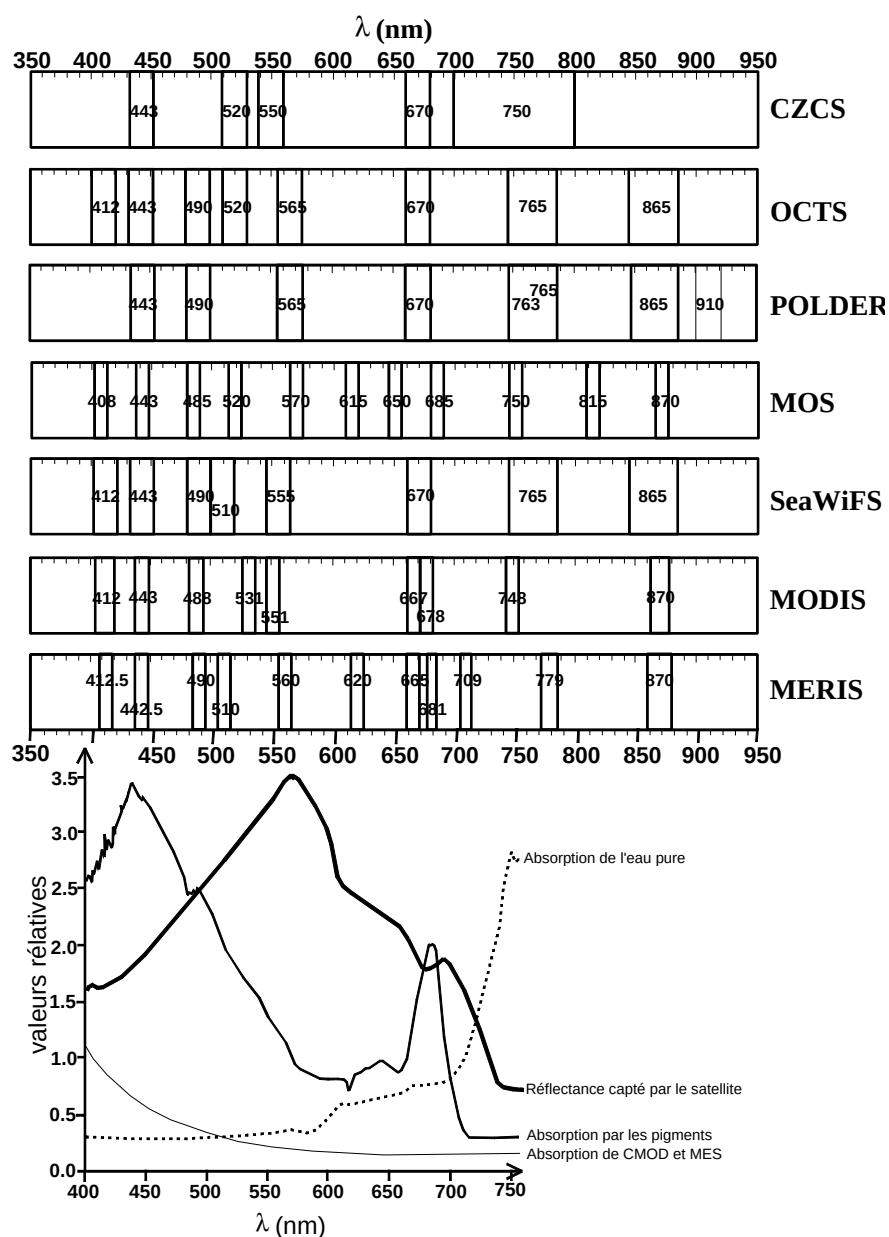


Figure 4 : Longueurs d'onde et bandes passantes des principaux capteurs « couleur de l'eau » en activité avec leur correspondance avec la réflectance marine et les pics d'absorption des différentes substances.

Théoriquement, la couleur de l'eau de mer (ou plutôt la résolution spectrale de la réflectance) est une fonction des coefficients d'absorption et diffusion de la masse d'eau. Le phytoplancton influence majoritairement la couleur de l'eau à travers son spectre d'absorption, mais la fluorescence de la chlorophylle *a* et celle des biliprotéines à 685 nm peuvent être significatives dans ces longueurs d'onde.

Dans les eaux océaniques (Cas 1), il est accepté que le phytoplancton est la principale composante changeant les propriétés optiques de la masse d'eau. Dans les eaux côtières, dites de Cas 2, les substances organiques dissoutes (matières jaunes, Gelbstoff ou CDOM pour Coloured Dissolved Organic Matter) et les matières en suspension (MES) changent considérablement les rapports des longueurs d'onde et les quantités de chlorophylle *a* évaluées sont très largement surestimées. Pour retrouver des valeurs de concentrations de chlorophylle *a* plus réalistes, il faut donc séparer le signal des CDOM et des MES de celui propre à la chlorophylle *a*. L'approche la plus prometteuse dans les eaux du Cas 2, est l'utilisation de la fluorescence marine. Les nouveaux capteurs embarqués dans les satellites comportent des canaux dans le rouge (660-680 nm) permettant d'enregistrer la fluorescence naturelle du phytoplancton.

Plusieurs études menées depuis les années 80 ont permis d'obtenir les spectres d'absorption des différentes souches algales, cependant le problème inverse, obtenir la composition algale à partir de leurs spectres est bien plus difficile, car les spectres d'absorption des différents pigments se superposent et l'état physiologique des cellules influence les coefficients d'absorption.

Il a été possible de détecter, à partir des réflectances saturantes, des blooms de coccolithophoridés (Holligan *et al.*, 1983 ; Le Fèvre *et al.*, 1983 ; Holligan *et al.*, 1993-b ; Townsend *et al.*, 1994 ; Garcia-Soto *et al.*, 1995 ; Sukhanova et Flint, 1998) ou des blooms de la cyanobactérie *Trichodesmium* grâce à leurs spectres d'absorption (Brown et Yoder, 1994 ; Subramaniam et Carpenter, 1994), mais il s'agit de situations particulières qui ne sont pas représentatives des communautés phytoplanctoniques couramment trouvées dans les océans.

L'étude de la résolution des classes algales par leur réflectance est un objectif qui nécessite une approche bio-optique (SooHoo *et al.* (1986), Hilton *et al.* (1989), Bidigarre *et al.* (1989), Johnsen *et al.* (1994)) et une augmentation du nombre de longueurs d'onde disponibles accompagnée d'une diminution de la largeur de la bande passante.

1.9. Objectifs et Organisation de la thèse

L'objectif de cette thèse est d'étudier l'évolution spatio-temporelle du phytoplancton dans le PCAF à partir des mesures effectuées pendant les campagnes MODYCOT et BIO-MODYCOT (conventions SHOM/IFREMER). Une étude écologique de cette ampleur n'a jamais été menée sur le PCAF jusqu'à présent ; elle permettra d'obtenir une vision synthétique saisonnière des phénomènes influençant les cycles phytoplanctoniques, la dynamique des populations et de valider le modèle écologique développé par l'IFREMER.

Les chapitres 2 et 3 abordent les problèmes liés à la méthodologie et en particulier la validité de l'utilisation des pigments pour l'étude écologique du phytoplancton. Des comparaisons ont été effectuées entre les distributions algales issues de la méthode chémotaxonomique et les abondances cellulaires. D'autre part, des résultats issus des filtrations fractionnées ont été comparés aux fractionnements pigmentaires. Ces résultats nous permettent de mieux cerner le degré d'incertitude dans l'analyse écologique des successions phytoplanctoniques qui suit.

Les chapitres 4 et 5 présentent les résultats obtenus pendant les campagnes Bio-Modycot effectuées d'avril 1998 à avril 2000. Les processus physiques et chimiques sont abordés et une étude fine de l'environnement nutritionnel a été réalisée. Les variations saisonnières et spatiales par groupes phytoplanctoniques sont abordés par des approches différentes : chémotaxonomie, comptages microscopiques, cytométrie de flux.

Dans le chapitre 6 nous essaierons de comprendre le fonctionnement de l'écosystème dans son intégralité en essayant de répondre aux questions telles que : Y a-t-il une succession phytoplanctonique sur le PCAF ? Quelle est la distribution des classes de taille ? La biomasse phytoplanctonique sur le PCAF est-elle du même ordre de grandeur que dans les autres systèmes productifs de la planète ?.

L'utilisation des images satellitales nous a permis d'avoir une vision synthétique de la biomasse totale (chlorophylle *a* – images de la caméra SeaWiFS) et de la température superficielle de l'océan par imagerie infrarouge (SST - images de la caméra « Advanced Very High Resolution Radiometers » [AVHRR]). Ces données qui ont été utilisées dans l'analyse écologique présentent cependant des inconvénients liés à la zone de travail. Les eaux côtières (eaux de Cas 2) sont très chargées en particules et les algorithmes développés par la NASA ne sont pas performants. Nous avons collaboré avec l'IFREMER dans le développement d'un nouvel algorithme présenté dans l'annexe 2.

CHAPITRE 2 : METHODOLOGIE

2.1. Programme Modycot et Bio-Modycot

2.1.1. Contexte général

Sur la base du modèle physique 3D « Mars » développé par Pascal LAZURE (IFREMER/DEL/AO), l'IFREMER/DEL/EC développe un modèle bio-physique qui intègre les phénomènes biologiques et chimiques tels que les efflorescences phytoplanctoniques et les concentrations en sels nutritifs dans le milieu côtier (Loyer, 2001).

Le SHOM et l'IFREMER travaillent conjointement dans l'amélioration du modèle physique et dans le développement du modèle bio-physique. Pour valider les résultats issus des modèles, une série de campagnes menées par les navires du SHOM et de l'IFREMER ont été programmées. Les campagnes MODYCOT/BIO-MODYCOT du SHOM ont été effectuées afin d'acquérir les paramètres nécessaires à la validation des modèles physiques et bio-physiques. La contribution du SHOM à la validation du modèle bio-physique comprend également l'étude écologique des développements phytoplanctoniques menée dans cette thèse.

La figure 5 présente le schéma général d'organisation du projet Modycot / Bio-Modycot.

Les objectifs du projet sont :

- Définir les actions et le projet scientifique menant à la réalisation d'un modèle numérique bio-physique utilisable par l'IFREMER et le SHOM.
- Définir les domaines d'action dans l'élaboration d'un modèle bio-physique couvrant le plateau continental atlantique français (PCAF).
- Définir les actions à mener afin de valider le modèle physique qui lui sert de support.
- **Définir les actions pour valider la boîte biologique du modèle à partir des campagnes de mesures.**

PROJET BIO-MODYCOT

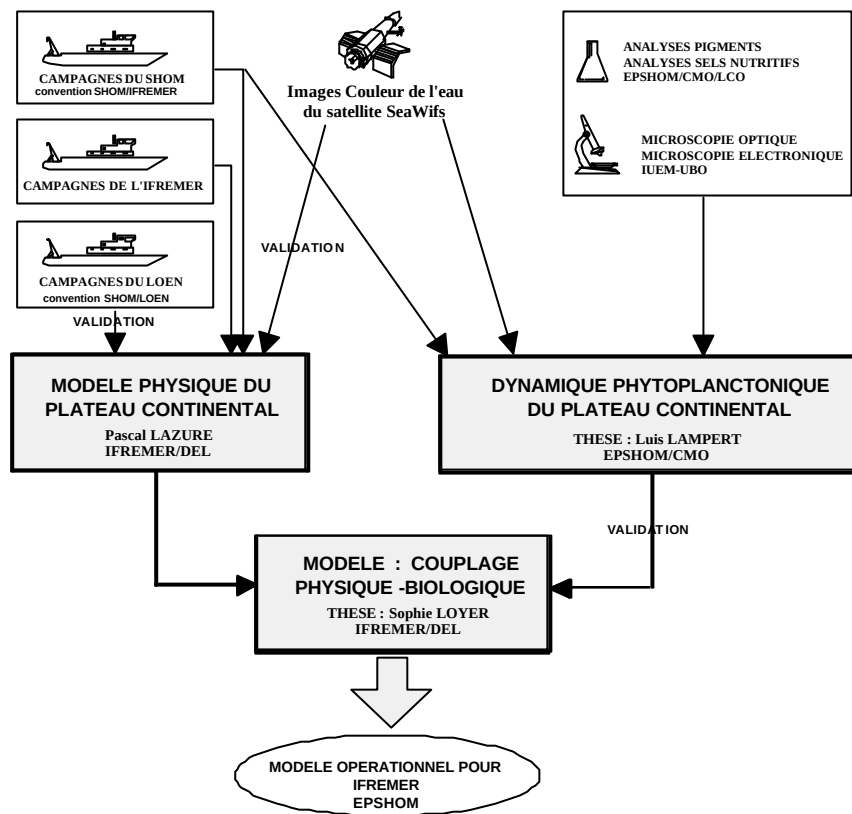


Figure 5 : Schéma de fonctionnement du Projet Modycot / Bio-Modycot tel qu'il a été défini dans la convention SHOM/IFREMER.

2.1.2. Synthèse des campagnes

La principale contrainte lors des campagnes du projet Modycot a été d'exécuter l'ensemble des stations dans un minimum de temps. Ceci s'explique par le besoin de réduire la variable temporelle au minimum, afin de minimiser le biais lié à l'interprétation spatiale. Depuis 1998, 5 campagnes MODYCOT / BIO-MODYCOT ont été effectuées sur un réseau à méso-échelle de 20 MN environ (Figure 6 et tableau 6):

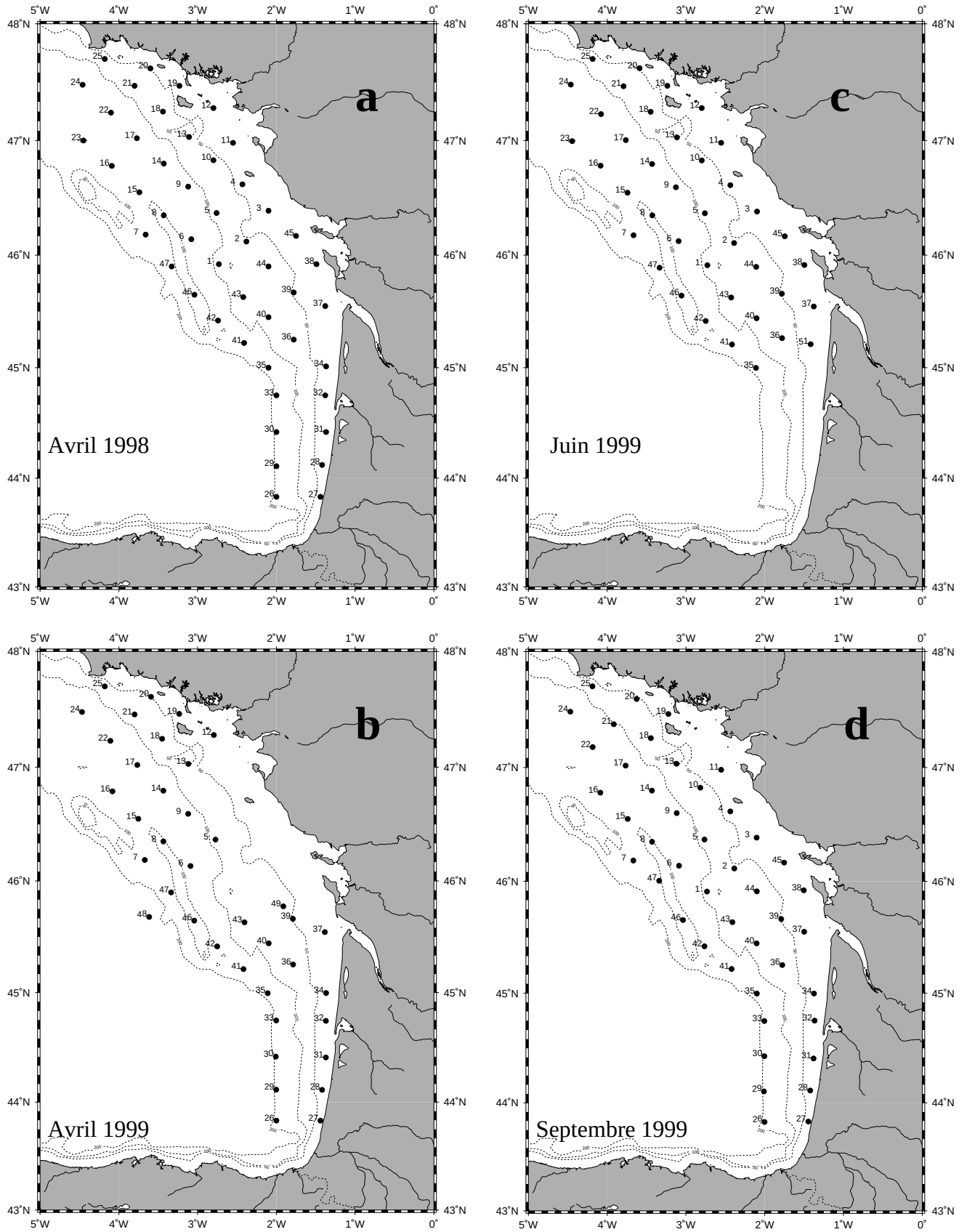


Figure 6 : Stations échantillonnées lors des campagnes Bio-Modycot. a) Bio-Modycot 98.3 ; b) Bio-Modycot 99.1 ; c) Bio-Modycot 99.2 ; d) Bio-Modycot 99.3.

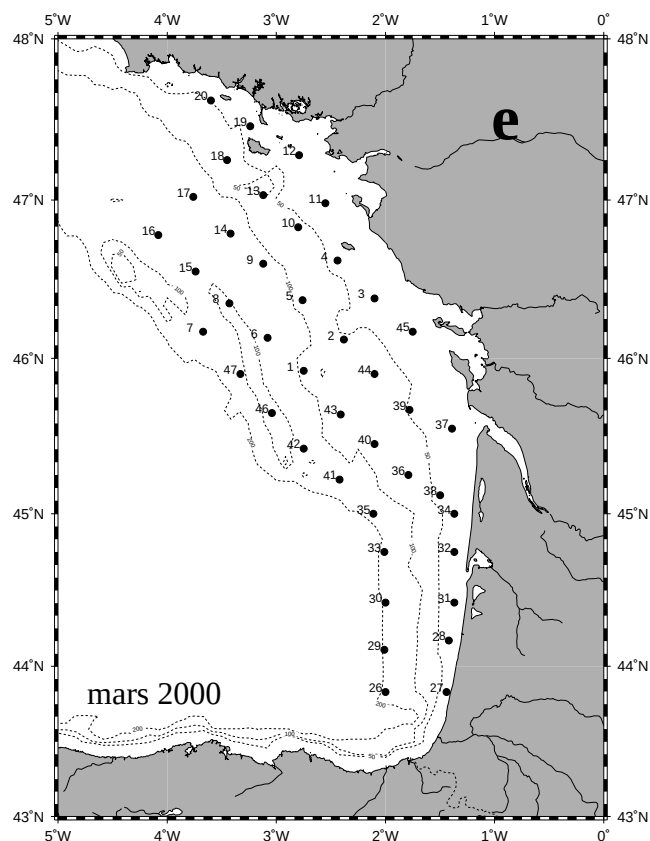


Figure 6 suite : Stations échantillonnées lors des campagnes Bio-Modycot. e) Bio-Modycot 2000.

MESURES	98.3	99.1	99.2	99.3	2000
Dates de campagnes	22 au 27 avril	7 au 13 avril	7 au 15 juin	7 au 14 septembre	1 au 6 mars
N° de stations avec CTD	47	35	38	46	41
Transmissiomètre	ND	X	X	X	X
Fluorimètre	ND	X	X	X	X
Quantamètre	ND	X	X	X	ND
Nombre de Bouées dérivantes	3	3	3	3	3
NH ₄ ⁺	ND	IFR	IFR	IFR	LCO
NO ₃ ⁻ + NO ₂ ⁻	ND	IFR	IFR	IFR	LCO
PO ₄ ⁻	ND	IFR	IFR	IFR	LCO
Si(OH) ₄	ND	LCO	LCO	LCO	LCO
Comptages microscopiques	X	X	X	X	ND
HPLC	LCO	LCO	LCO	LCO	LCO
Filtrations fractionnées	LCO	ND	LCO	LCO	ND
cytométrie de flux	ND	Roscoff	ND	ND	ND
Turbidité néphélométrique	X	X	X	X	X
M.E.S.	ND	ND	ND	ND	IFR
Radiomètre	ND	IFR	IFR	ND	ND

ND : Pas de données ; X : mesures réalisés ; IFR : analyses effectués à l'IFREMER ; LCO : analyses effectués au LCO ; Roscoff : analyses effectués au laboratoire de Roscoff.

Tableau 6 : Ensemble des mesures effectuées lors des campagnes Bio-Modycot réalisées par le SHOM entre 1998 et 2000.

Pour chacune des cinq campagnes BIO-MODYCOT effectuées, les actions suivantes ont été assurées :

- Stations CTD avec rosette (12 bouteilles de 5 L, sur ~ 47 stations),
- Profils de fluorimétrie couplés avec la CTD,
- Profils de transmissiométrie couplés avec la CTD,
- Profils d'irradiance (quantamètre 2π couplé avec la CTD),
- Prélèvements de flore phytoplanctonique avec les bouteilles Niskin pour comptages phytoplanctoniques,
- Prélèvements d'eau de mer et filtrations sur filtre GF/F et/ou Polycarbonate pour analyse des pigments par HPLC,
- Prélèvements pour la mesure de la salinité,
- Prélèvements pour l'analyse des sels nutritifs (PO_4^- , NO_3^- , NH_4^+ et Si(OH)_4),
- Mise à l'eau de trois bouées dérivantes du type Surdrift GPS.

2.2. Stratégies d'échantillonnage

2.2.1. Échantillonnage des paramètres physiques :

2.2.1.1. Profils bathysonde :

A chaque station, un profil hydrologique a été réalisé avec une bathysonde avec rosette. La même bathysonde a été utilisée pendant toutes les campagnes afin d'éviter les erreurs dues à l'utilisation d'appareils différents. Le SHOM a utilisé une bathysonde SeaBird SBE 911+ avec un altimètre, pouvant recevoir quatre appareils de mesure couplés en standard, dont :

Un fluorimètre Chelsea Aquatraka III

Un Quantamètre (immergé 2π (PAR) et en surface 2π (SPAR) LiCor,

Un Transmissiomètre Wet Labs

Ensemble Bathysonde CTD Seabird 911+ :

A chaque station un profil a été réalisé avec une bathysonde CTD SeaBird 911+ composée d'un carrousel SBE32 et d'une unité CTD adossée à la partie inférieure du carrousel. L'acquisition est effectuée par un ordinateur, situé dans le PC-scientifique, relié à la bathysonde par l'intermédiaire d'un câble électroporteur et d'un treuil fonctionnant à une vitesse moyenne de

$1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. L'unité CTD (Conductivity-Temperature-Depth) a été systématiquement étalonnée par le service de métrologie du SHOM avant et après chaque campagne afin de réduire les effets des dérives et les dysfonctionnements des capteurs.

	Résolution	Précision constructeur	Précision laboratoire
Pression en dbars	$6.8 \cdot 10^{-2}$	1	0.5 à 1.5
Température en °C	$2 \cdot 10^{-4}$	$1 \cdot 10^{-3}$	$3 \cdot 10^{-3}$
Salinité	$4 \cdot 10^{-4}$	$3 \cdot 10^{-3}$	$5 \cdot 10^{-3}$
Conductivité en $\text{mS}\cdot\text{cm}^{-1}$	$4 \cdot 10^{-4}$	$3 \cdot 10^{-3}$	$5 \cdot 10^{-3}$

Tableau 7 : Précision et résolution annoncées par le constructeur et le laboratoire de métrologie du SHOM.

Altimètre :

Un altimètre Datasonics fonctionnant à 200 kHz a été gréé avec la bathysonde afin de pouvoir approcher au plus près du fond sans danger.

Transmissiomètre :

Un transmissiomètre Wet-Labs a été connecté à l'unité centrale de commande de la bathysonde afin de mesurer la transmittance (%) de l'eau de mer par un faisceau à 660 nm sur 10 cm de longueur. La transmittance T_r est égale à :

$$T_r = \frac{V_{sig} - V_{dark}}{V_{ref} - V_{dark}} \quad (2)$$

V_{sig} = signal de sortie en volts.

V_{ref} = signal dans l'eau distillée.

V_{dark} = signal obtenu en bloquant le faisceau lumineux

La transmittance peut aussi être exprimée :

$$T_r = e^{-cx} \quad (3)$$

c = coefficient d'atténuation à 660 nm (m^{-1})

x = Distance parcourue par le faisceau lumineux

D'où il est possible de calculer le coefficient d'atténuation de l'eau de mer à 660 nm (c). Cet appareil permet d'obtenir des profils de transmittance, mettant ainsi en évidence l'augmentation de la matière en suspension dans la colonne d'eau.

Quantamètre :

Il a été utilisé un quantamètre Li-Cor (2π) fixé sur la bathysonde, permettant un enregistrement de la quantité de lumière (PAR : entre 400nm et 700nm) disponible à chaque profondeur. Cette mesure a été couplée avec l'enregistrement avec le même type de capteur (SPAR 2π) posé sur le pont (monté sur une plate-forme à cardan afin de compenser l'effet de roulis du bateau) afin d'obtenir le pourcentage d'énergie à chaque niveau par rapport à l'énergie de surface. Le coefficient d'atténuation ainsi calculé tient compte alors des propriétés de la colonne d'eau intégrée car la source d'énergie est le soleil.

Fluorimètre :

Le fluorimètre utilisé était le modèle Chelsea AQUATRACKA MkIII composé d'une lampe au Xénon qui excite les centres actifs de la chlorophylle *a* à 430nm et un détecteur à diode recevant l'énergie émise par la cellule phytoplanctonique à 685nm. La calibration du fluorimètre par rapport à la chlorophylle *a* est effectuée une fois par an afin de permettre de vérifier la linéarité de la réponse de l'appareil par rapport aux différentes concentrations de chlorophylle *a* (commerciale). Bien que la calibration soit effectuée par rapport à la chlorophylle *a*, la réponse dans le milieu naturel n'est pas la même que celle obtenue en laboratoire. L'unité alors utilisée est la RFU (Relative Fluorimetric Unit). Pour obtenir des concentrations en $\text{ng chl}a \cdot \text{L}^{-1}$, un étalonnage par campagne s'impose alors, avec les vraies valeurs de chlorophylle *a* obtenus par HPLC lors des paliers. Les profils de fluorimétrie obtenus en temps réel ont permis d'identifier le niveau du maximum de chlorophylle *a* où ont été pris des échantillons par déclenchement des bouteilles Niskin.

	Quantamètre de pont SPAR	Quantamètre immergé PAR	Fluorimètre	Transmissiomètre
Marque	Li-Cor	Li-Cor	Chelsea	Wet Labs
Modèle	Li 192 SA	Li 192 SA	AQUA ^{tracka} MkIII	C Star
Gamme de mesure	400 – 700 nm	400 – 700nm	0 – 4 V	0 – 5 V
Unité de sortie	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Volt	Volt
Zmax	540 dbars	540 dbars	600m	600m
Précision	5%	5%	3%	1 mV

Tableau 8 : Caractéristiques des capteurs couplés avec la bathysonde SeaBird 911+

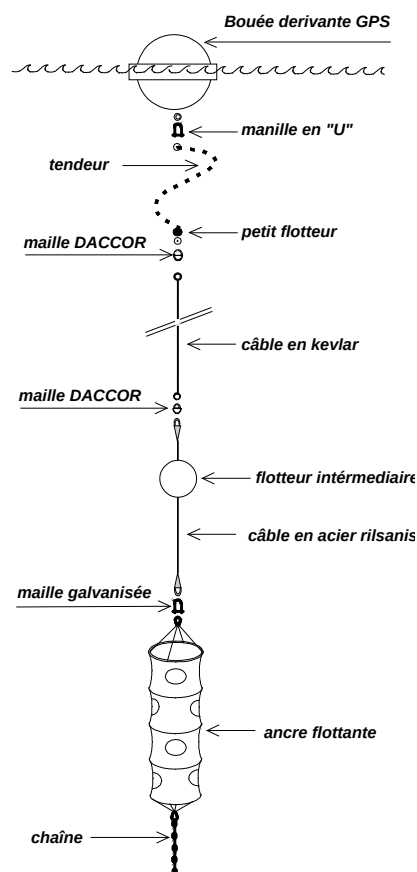


Figure 7 : Schéma d'un mouillage de type Surdrit avec bouée dérivante à positionnement GPS.

2.2.1.2. Prélèvements avec bouteilles :

Les prélèvements des échantillons au moyen des bouteilles Niskin pour le dosage des sels nutritifs et pigments chlorophylliens ont été effectués aux profondeurs du maximum de chlorophylle *a* (visualisé par fluorimétrie) et en surface. Dans la radiale 4 (stations 12, 13, 14 et 15) le nombre de paliers a été augmenté afin d'obtenir une meilleure résolution sur la verticale.

2.2.1.3. Bouées dérivantes :

3 bouées dérivantes du type SC-40 de la société SERPE avec positionnement GPS et un pas d'échantillonnage de 1h ont été lâchées en mer (stations 7, 8 et 9) pour chacune des campagnes BIO-MODYCOT (Figure 7). Leur mise à l'eau et récupération ont été assurées par les campagnes menées par le SHOM. Chaque bouée est équipée d'une ancre flottante de 11m de long et 1m de diamètre placée à environ 60m de profondeur. Les bouées sont composées d'un corps en plastique contenant

des piles au lithium et un émetteur avec son antenne (système de positionnement par satellite GPS et émission ARGOS). Ce flotteur est relié à une ancre flottante (voile immergée qui permet de suivre la masse d'eau à la profondeur de consigne) par un câble en kevlar de faible diamètre, afin de minimiser sa traînée dans l'eau. Un tendeur est inséré entre la bouée et le câble en kevlar pour réduire l'effet du pilonnement dû à la houle et au clapot. Le temps de vie de l'émetteur a été programmé pour les campagnes Bio-Modycot à 90 jours par flotteur.

2.2.2. Échantillonnage des paramètres chimiques :

2.2.2.1. Sels nutritifs :

Une partie des échantillons des campagnes Bio-Modycot a été analysée à l'IFREMER et une autre partie au LCO (tableau 6). Les échantillons, pris dans des bouteilles Niskin, ont été immédiatement congelés à -20°C et stockés sur le bateau jusqu'à leur analyse. Les variations de la salinité dans les échantillons d'eau de mer ont été comprises entre 32 et 36 (salinités

supérieures à 30), raison pour laquelle les échantillons pour les dosages de l'acide orthosilicique ($\text{Si(OH}_4\text{)}$) ont été aussi stockés au congélateur.

2.2.2.2. Salinité :

Pour toutes les stations, deux bouteilles de 300 mL ont été recueillies à chaque palier pour les analyses de la salinité. Les bouteilles ont été stockées dans des caisses contenant 25 bouteilles et entreposées dans un endroit frais et à l'abri de la lumière. Les analyses ont été effectuées au LCO dans les 2 mois suivant la fin de la campagne.

2.2.3. Échantillonnage des paramètres biologiques:

2.2.3.1. Pigments chlorophylliens :

Pour les analyses en HPLC, 1 L d'eau de mer préfiltrée à 200 μm a été filtré sur un filtre en fibre de verre Wathman GF/F sous une dépression modérée (< 0.5 bar, suivant Del Amo *et al.*, 1997). Les filtres ont été stockés immédiatement dans un tube à hémolyse à -20°C dans le bateau et à -80°C dans le laboratoire, pour une période inférieure à 7 mois. A l'exception du réseau « côtier » de la campagne BIO-MODYCOT 98.3 (avril 1998) où des filtres Wathman GF/F de 47 mm de diamètre ont été utilisés, le reste des prélèvements a été effectué avec des filtres Wathman GF/F de 25 mm de diamètre. Les analyses des pigments chlorophylliens par HPLC ont été effectuées dans le laboratoire du SHOM/CMO/LCO.

2.2.3.2. Filtrations fractionnées :

Pour l'analyse de la biomasse phytoplanctonique par classes de taille, des filtrations fractionnées ont été réalisées pendant les campagnes Modycot98.3, Modycot 99.2 et Modycot 99.3 (Figure 8). Après filtration sous une dépression modérée (< 0.5 bar, suivant Del Amo *et al.*, 1997), les filtres ont été stockés immédiatement à -20°C dans le bateau et à -80°C dans le laboratoire pour une période inférieure à 1 mois, avant l'analyse de leur contenu en chlorophylle *a* par spectrofluorimétrie ou HPLC.

Bio-Modycot 98.3 : Des volumes de 250 mL à 1 L ont été filtrés avec fractionnement de classe de taille sur un porte-filtres à trois étages « Sartorius » muni de filtres « Nuclepore » en polycarbonate de porosités successives : 14 μm , 2 μm et 0,2 μm . Les concentrations en chlorophylle *a* des 27 stations échantillonnées en surface sur le réseau « océanique » ont été

obtenues selon la méthode de Neveux et Panouse (1987) sur un spectrofluorimètre Shimadzu RF-5001.

Bio-Modycot 99.2 : 18 échantillons de surface couvrant une radiale sur deux, ont été filtrés avec un dispositif à têtes séparées. Deux aliquotes du même échantillon ont été utilisés pour filtrer 500 ml à 1 L d'eau de mer (préfiltrée à 200 μm) sur des filtres GF/F et Nuclepore en polycarbonate de 14 μm de porosité. Les concentrations en chlorophylle *a* ont été obtenues selon la méthode HPLC décrite plus loin, dans ce chapitre.

Bio-Modycot 99.3 : Un dispositif à 3 têtes de filtration séparées a été utilisé pour les filtrations effectuées sur les 4 stations de la radiale Loire-Vilaine sur toutes les profondeurs échantillonnées (12 échantillons). Trois aliquotes d'environ 500 ml à 1L d'eau de mer ont été filtrés sur filtres GF/F et Nuclepore en polycarbonate de porosités successives : 12 μm et 2 μm . Les concentrations en chlorophylle *a* ont été obtenues selon la méthode HPLC décrite plus loin, dans ce chapitre.

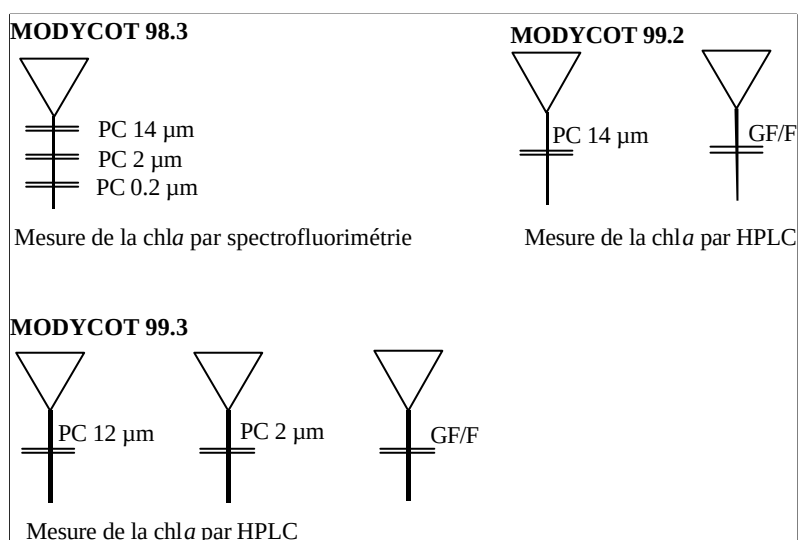


Figure 8 : Schéma de montage des dispositifs de filtrations fractionnées mis en œuvre pour les trois campagnes, Modycot 98.3, Modycot 99.2 et Modycot 99.3.

2.2.3.3. Flore phytoplanctonique :

Pour chaque point de prélèvement, des échantillons d'eau de mer préfiltrés à 200 μm fixés au Lugol acide (250 μL dans 100 mL d'échantillon) et au glutaraldéhyde (6 mL de glutaraldéhyde tamponné au cachodylate dans 300 mL d'échantillon) ont été stockés au frais et à l'ombre pour le dénombrement et l'identification des groupes phytoplanctoniques au microscope optique et l'identification au microscope électronique.

2.3. Techniques d'analyse

2.3.1. Analyses pigmentaires par la méthode HPLC

2.3.1.1. Analyse des échantillons :

La méthode d'analyse pigmentaire phytoplanctonique par HPLC utilisée pour tous les échantillons des campagnes Bio-Modycot a été celle de « l'étalon interne » préconisée par l'UNESCO (Wright *et al.* 1991) avec des modifications minimales. La différence principale par rapport à cette méthode de référence réside dans l'incorporation de l'étalon interne après extraction des pigments dans les solvants et non au moment de l'extraction. La méthode de l'étalon interne s'affranchit des pertes éventuelles de solvants par évaporation entre le moment de l'extraction et le passage dans la colonne et des variations dues aux modifications dans le système optique. Cependant, nous avons opté pour l'ajout de l'étalon interne dans l'extrait acétonique par le passeur d'échantillons, car cette technique permet une meilleure précision dans les quantités injectées.

Filtration en mer :

Voir le chapitre 2.2.3. *Échantillonnage des paramètres biologiques*

Extraction :

L'extraction des pigments phytoplanctoniques a été réalisée par sonication (30 secondes, au rythme de 1 seconde de fonctionnement et 1 seconde de relaxation pour éviter l'échauffement de l'échantillon) puis broyage manuel dans 3 mL d'un solvant acétone/eau (90:10, v/v), suivi d'une centrifugation à 3000 tpm pendant 3 minutes afin d'extraire 500 μ L de surnageant, immédiatement placés dans un godet du passeur d'échantillons réfrigéré à 4°C.

Injection :

Afin d'améliorer la résolution des pigments, chaque échantillon est mélangé avec un « contre-ion » (solution IP) composé de 1.5 g d'acétate tétrabutylammonium acétate (TBAA) et 7.7 g d'acétate d'ammonium (tampon pH) dissous dans 100 mL d'eau bi-distillé. Cet ion neutralise les formes ioniques des pigments évitant ainsi l'apparition de deux pics pour un même

pigment. Pour chaque échantillon, 500 μL d'extrait acétone-eau ont été mélangés avec 165 μL de solution IP et 35 μL de l'étalon interne, la transcantaxanthine (Figure 9). 100 μL de cette solution sont alors injectés automatiquement par l'échantillonneur Thermo AS3000 dans une colonne ODS2 RP-C18 (150 mm $\times$ 4.6 mm, avec des particules de silice de 3 μm de diamètre). Un détecteur UV-visible à scanner Thermo UV3000 balaye le spectre entre 400 et 700 nm et la détection effective est effectuée à 440 nm pour les pigments chlorophylliens et les caroténoïdes et à 415 nm pour les produits de dégradation des chlorophylles. Une pompe constamétrique quaternaire LCD Analytical Constametric 4100 a été utilisée avec un débit de 1 $\text{mL}\cdot\text{mn}^{-1}$.

Solvants d'élution :

Suivant Wright *et al.* (1991), le gradient des solvants a été le suivant :

Temps (minutes)	Solvant A ¹ (%)	Solvant B ² (%)	Solvant C ³ (%)
0	100	0	0
4	0	100	0
18	0	20	80
20	0	100	0
22	100	0	0

1 = 80 :20, méthanol : acétate d'ammonium à 0.5M (pH 7.2, v/v)
 2 = 90 :10 acétonitrile : H₂O (v/v)
 3 = éthyl d'acétate

Tableau 9 : Evolution dans le temps de la composition des solvants dans la phase mobile.

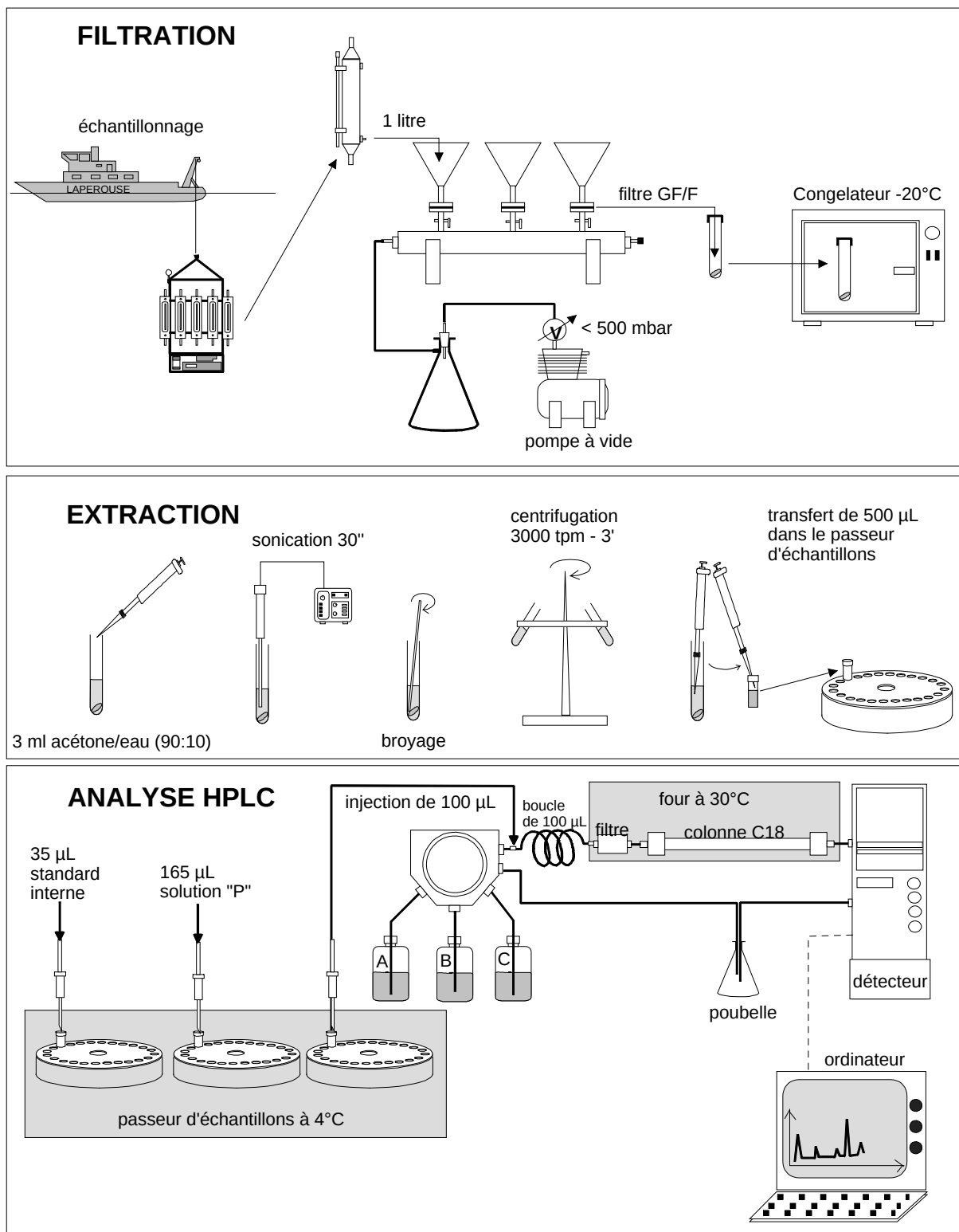


Figure 9 : Schéma des séquences, depuis la filtration jusqu'à la sortie du chromatogramme, de la méthode utilisée pour toutes les analyses en HPLC (Wright *et al*, 1991).

Après le passage de chaque échantillon, le système de solvants est équilibré par l'injection du solvant A pendant 5 minutes. A la fin de la journée un rinçage général est programmé avec la séquence suivante : 10 minutes de solvant A, 10 minutes de solvant B et 5 minutes de méthanol pur avant arrêt de l'HPLC.

2.3.1.2. Calcul des concentrations :

La méthode de l'étalon interne repose sur le calcul des « coefficients de réponse » (f_p^{is}) pour chaque pigment marqueur (Tableau 10). L'étalon interne, la **transcanthaxanthine**, répond aux critères suivants :

- Il ne doit pas être présent dans l'échantillon à analyser,
- Il doit avoir une nature chimique similaire aux pigments à analyser,
- Il ne doit pas coéluer avec un autre pigment,
- Il doit être chimiquement stable.

Pour obtenir les coefficients de réponse des pigments (Mantoura et Repeta, 1997), des quantités de pigment et transcanthaxanthine connues sont injectées dans l'HPLC. Après l'intégration des aires de chaque pic, il est possible d'obtenir le f_p^{is} , qui est la valeur de la pente de la droite de régression entre les aires (axe X) et les concentrations pigmentaires (axe Y).

$$f_p^{is} = \frac{A_{is} \cdot W_p}{A_p \cdot W_{is}} \quad (4)$$

Le calcul de la concentration d'un pigment dans un échantillon d'eau de mer est alors possible par le calcul de l'aire de son pic dans le chromatogramme selon la formule suivante :

$$C_p = \frac{A_p \cdot W_{is} \cdot f_p^{is}}{A_{is} \cdot v_{filt}} \quad (5)$$

C_p : Concentration inconnue du pigment dans l'échantillon en $\text{ng} \cdot \text{L}^{-1}$.

A_p : Aire du pigment p dans l'échantillon ($\mu\text{V} \cdot \text{s}$)

A_{is} : Aire du pic de la transcanthaxanthine

W_p : Concentration connue du pigment p ($\text{ng} \cdot \text{L}^{-1}$)

W_{is} : Concentration connue en transcanthaxanthine ($\text{ng} \cdot \text{L}^{-1}$)

v_{filt} : Volume de l'échantillon filtré (L)

PIGMENT	f_p^{is}	Tr (min)	ORIGINE
Chlorophyllide a	0.38	6.00	Limon, 1999
Chlorophylle C ₃	1.82	6.20	Jeffrey et al., 1997
Chlorophylle C ₁ +C ₂	1.11	6.70	Gueguen, 1997
Péridinine	0.53	8.00	VKI
19'butanoyloxyfucoxanthine	0.86	9.52	Jeffrey et al., 1997
Phéophorbide (410 nm)	6.12	10.40	Limon, 1999
Fucoxanthine	0.88	10.50	Gueguen, 1997
19'hexanoyloxyfucoxanthine	0.84	10.99	Jeffrey et al., 1997
Néoxanthine	1.13	11.00	VKI
Prasincoxanthine	0.82	11.47	VKI
Violaxanthine	1.53	12.04	VKI
Diadinoxanthine	1.16	12.88	VKI
Lutéine	1.68	14.30	VKI
Zéaxanthine	1.04	14.50	VKI
Transcanthaxanthine	1	15.00	Sigma Aldrich
Chlorophylle b	0.34	16.20	Sigma Aldrich
Chlorophylle a	0.26	16.80	Sigma Aldrich
Phéophytine b	0.72	18.00	Limon, 1999
Phéophytine a (410 nm)	1.54	19.00	Limon, 1999
β,β-carotènes	0.94	19.50	Sigma Aldrich

Tr = Temps de rétention en minutes
VKI = The International Agency for ¹⁴C Determination, Agern alle 11, DK-2970 Horsholm, Denmark
Sigma Aldrich = BP. 701 – 38297 St Quintin Fallavier Cedex

Tableau 10 : Facteurs de réponse et temps de rétention utilisés au LCO (Laboratoire de chimie océanographique)

L'identification d'un pic dans le chromatogramme est faite par comparaison du temps de rétention et de la forme de son spectre d'absorption par rapport aux standards stockés dans la bibliothèque de pigments.

2.3.1.3. Validité de la méthode :

Afin de valider la méthode analytique HPLC utilisée par le LCO, pendant 10 jours un mélange des pigments standards a été analysé avec trois dosages par jour (Labasque *et al.*, 1999). La fidélité a été estimée par l'étude des coefficients de variation de la répétabilité (Cvr) et de la reproductibilité (CvR).

PIGMENT	Cvr (%)	CvR (%)
Chla	5.77	7.70
Chlb	5.13	6.73
Fuco	5.52	8.52
β-caroté	5.73	6.86

Tableau 11 : Coefficients de variation de la répétabilité (Cvr) et de la reproductibilité (CvR) obtenus au LCO pour l'analyse des pigments phytoplanctoniques.

La justesse de la méthode a été évaluée par la différence entre la valeur vraie (pigment standard) et l'incertitude des mesures (au seuil de 95% de confiance).

PIGMENT	Incertitude ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Biais ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	Résultat
Chla	0.06	0.030	Méthode juste
Chlb	0.03	0.020	Méthode juste
Fuco	0.05	0.012	Méthode juste
β -caro	0.06	0.053	Méthode juste

Tableau 12 : Résultats de l'estimation de la justesse dans la méthode analytique HPLC.

Les limites de détection et de quantification ont été déterminées sur la mesure du bruit de fond du HPLC.

- Limite de détection = $0.005 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$
- Limite de quantification = $0.03 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$

2.3.1.4. Quelques extraits de définitions des normes NF ISO :

Erreur aléatoire (*random error*) : composante de l'erreur d'une mesure qui, au cours de plusieurs mesurages d'une même mesurande, varie de façon imprévisible.

Erreur systématique (*systematic error*) : <composante de l'erreur d'une mesure qui, au cours de plusieurs mesurages d'une même mesurande, reste constante ou varie de façon prévisible.

Répétabilité : étroitesse d'accord entre les résultats des mesurages d'une même mesurande, en appliquant la même procédure expérimentale plusieurs fois et dans des conditions prescrites en respectant les conditions suivantes :

- même méthode de mesure ;
- même observateur ;
- même instrumentation ;
- même lieu ;
- mêmes conditions d'utilisation ;
- sur une courte période de temps.

Reproductibilité (*precision*) : étroitesse d'accord entre les résultats des mesurages d'une même mesurande, dans le cas où les mesurages individuels sont effectués en faisant varier les conditions telles que :

- méthode de mesure ;
- observateur ;
- instrument de mesure ;
- lieu ;
- conditions d'utilisation ;
- temps.

Justesse (*trueness*) : étroitesse d'accord entre le résultat d'un mesurage et la valeur vraie de la grandeur mesurée (ISO 3 534). Cette définition de la justesse n'est donnée que dans les publications récentes. Elle correspondait auparavant à celle de l'exactitude (*accuracy*) donnée par ISO jusqu'en 1992.

Fidélité : étroitesse d'accord entre des résultats d'essai indépendants obtenus sous des conditions stipulées.

NOTES :

1. La fidélité dépend uniquement de la distribution des erreurs aléatoires et n'a aucune relation avec la valeur vraie ou la valeur spécifiée.
2. La mesure de la fidélité est exprimé en termes d'infidélité et est calculée à partir de l'écart-type des résultats d'essais. Une fidélité faible est reflétée par un grand écart-type.

Exactitude : étroitesse de l'accord entre le résultat d'essai et la valeur de référence acceptée.

Incertitude : Estimation s'appliquant à un résultat d'essai et qui caractérise l'étendue des valeurs à l'intérieur de laquelle la valeur vraie est supposée se trouver.

2.3.1.5. Exemples de chromatogrammes :

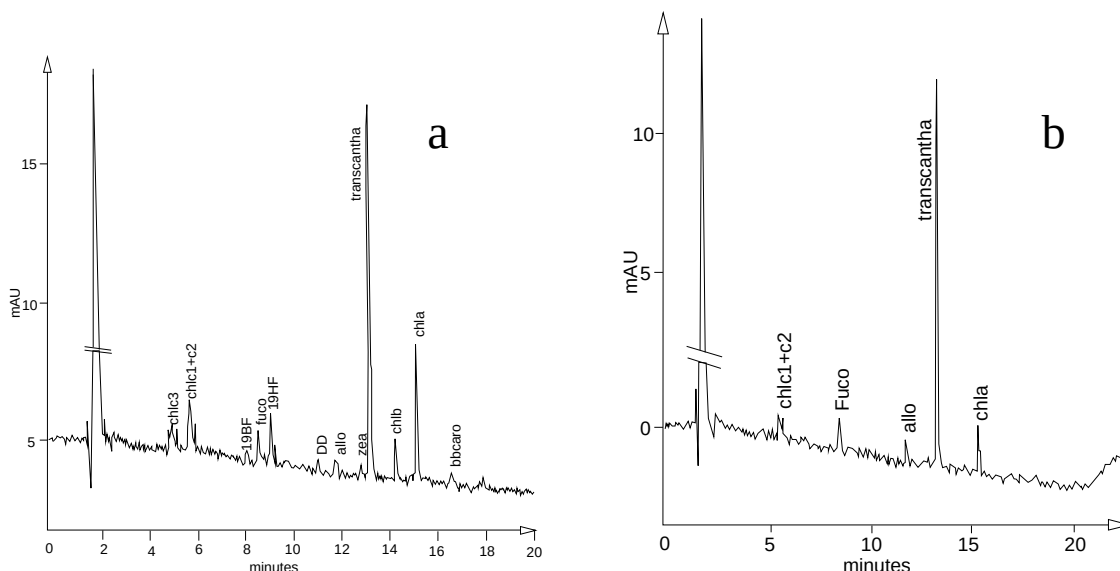


Figure 10 : Exemple de deux chromatogrammes obtenus avec la méthode décrite dans la campagne Bio-Modycot 2000. a), station 30 (surface), b) station 31 (z=36m).

2.3.2. Analyse des éléments nutritifs

2.3.2.1. Phosphates PO_4^{3-} :

La méthode utilisée pour le dosage des orthophosphates est celle de Murphy et Riley (1962).

2.3.2.2. Nitrites NO_2^- :

La méthode utilisée pour le dosage des nitrites est basée sur la réaction de Griess appliquée à l'eau de mer par Bendschneider et Robinson (1952).

2.3.2.3. Nitrates NO_3^- :

Lors du dosage, les nitrates dissous dans l'eau de mer sont réduits presque totalement (> 95%) en nitrites par passage sur une colonne de cadmium traité au cuivre (Wood *et al.*, 1967). Les nitrites sont ensuite dosés selon la procédure décrite plus haut.

2.3.2.4. Acide orthosilicique Si(OH)_4 :

La méthode de référence est celle de Mullin et Riley (1955), modifiée par Fanning et Pilson (1973).

2.3.2.5. Ammonium NH_4^+ :

La méthode utilisée est celle décrite par Kérouel et Aminot (1997) basée sur la réaction de l'ammonium avec l'Orthophtaldialdéhyde (OPA). Elle est facile à mettre en place et d'une bonne reproductibilité. L'effet de la salinité dans le rang 0-35 est $< 0.5\%$ ce qui la rend très adaptée pour les mesures en eau de mer.

2.3.2.6. Auto-Analyzer II TECHNICON :

Les mesures de phosphate, nitrite, nitrate et acide orthosilicique de la campagne ont été menées en analyse automatique (Auto-Analyzer II TECHNICON) selon les principes décrits ci-dessus et en suivant le mode opératoire du manuel de Treguer et Le Corre (1975). Dans ces conditions, les incertitudes de mesure obtenues sont les suivantes ($P < 0,05$) :

analyse	Incertitude
Nitrates	$0.10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$
Phosphates	$0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$
Silicates	$0.10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$
Nitrites	$0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$

Tableau 13 : Incertitudes dans la mesure des concentration en sels nutritifs selon la procédure suivi avec le Auto-Analyzer II TECHNICON

2.3.3. Analyse de la salinité

La salinité a été déterminée au LCO à l'issue de chaque campagne sur deux salinomètres Guildline (Portasal 8410 et Autosal 8400) successivement selon la méthode indiquée dans le rapport technique n°14 EPSHOM/CMO/LCO/NP d'avril 1997. L'incertitude de mesure est de 0,0025 ($P < 0,05$).

2.3.4. Comptages microscopiques

2.3.4.1. Microscopie optique :

Le microphytoplancton ($> 20\mu\text{m}$) et le nanophytoplancton ($2\text{-}20\mu\text{m}$) ont été comptés dans les six mois suivant la fin de la campagne par la méthode d'Utermöhl (1931) sur un microscope inversé Nikon pour Bio-Modycot 98.3 et Zeiss Axiovert25 pour les autres campagnes. Un premier comptage avec un objectif de x10 est utilisé pour les comptages du microphytoplancton et un deuxième comptage est effectué avec un objectif de x20 pour la fraction nanophytoplanctonique. Une quantité d'au moins 100 cellules est dénombrée par comptage et par classe de taille afin d'obtenir une précision statistique d'au moins $\pm 20\%$ (Lund *et al.*, 1958). Plusieurs atlas de reconnaissance ont été utilisés pour le travail de routine, notamment: Brunel (1962), Hendey (1964), Drebes (1974), Chrétiennot-Dinet (1990), Sournia (1986), Nezan et Piclet (1996). Le pouvoir de résolution du microscope n'a pas permis de déterminer les espèces nanoplanctoniques. Celles-ci ont été divisées en trois grands groupes: cryptophycées, dinoflagellés et « autres ». Pendant les comptages de Bio-Modycot 98.3, il a été possible d'estimer l'abondance du coccolithophoridé *Emiliania huxleyi* déjà identifié auparavant par microscopie électronique.

2.3.4.2. Microscopie électronique :

Les échantillons fixés au glutaraldéhyde ont été filtrés sur un filtre surfacique en polycarbonate de $0.8\mu\text{m}$ de porosité, puis déshydratés par passages successifs dans des bains d'éthanol avant leur passage au « point critique » dans le laboratoire de microscopie électronique de l'Université de Bretagne Occidentale. Les filtres ont été collés sur des plots de 13 mm, recouverts d'une couche de 20 nm d'or et observés dans un scanning electron microscopy (SEM) HITACHI S-3200N.

2.3.5. Analyse de la concentration de chlorophylle a par Spectrofluorimétrie

Les filtres Nuclepore en polycarbonate congelés lors des filtrations fractionnées effectuées pendant la campagne BIO-MODYCOT 98.3 ont été soumis aux ultrasons dans 6 mL d'acétone-eau (90/10, v/v) pour leur extraction pigmentaire. Les concentrations en chlorophylle *a* ont été obtenues par spectrofluorimétrie selon la méthode de Neveux et Panouse (1987) sur un spectrofluorimètre Shimadzu RF-5001.

2.4. Traitement de données

2.4.1. Méthodes chémotaxonomiques

Plusieurs méthodes mathématiques permettant de remonter à l'information du poids relatif de chaque classe algale ont vu le jour depuis que les améliorations en HPLC ont permis d'élargir la quantité de chlorophylles et de caroténoïdes identifiés et quantifiés. Parmi toutes ces méthodes, se basant sur l'utilisation des rapports pigmentaires chl a :biomarqueur (Tableau 2), nous en avons choisi les trois plus couramment utilisées pour effectuer une inter-comparaison à partir des résultats de la campagne Bio-Modycot 98.3. Nous utiliserons la méthode DP (Diagnostic Pigments), les régressions multiples et la méthode CHEMTAX (CHEMical TAXonomy) mise au point par une équipe du CSIRO en Australie. Chaque méthode a des avantages et des inconvénients que nous essaierons de mettre en évidence dans le chapitre 3. Le choix de la campagne Bio-Modycot 98.3 est détaillé dans l'introduction du chapitre 3

Les groupes ou classes algales mis en évidence par les biomarqueurs ne répondent pas toujours aux dernières tendances et classifications dans la taxonomie moderne, qui tient de plus en plus compte des recherches dans le domaine de la biologie moléculaire ou de la microscopie électronique. Les divisions taxonomiques du tableau 14 ne suivent pas strictement les critères en usage dans cette discipline, mais plutôt des critères pigmentaires mis en évidence par la chromatographie.

2.4.1.1. Méthode DP (Diagnostic Pigments)

Cette méthode est basée sur l'utilisation des rapports pigmentaires chl a :biomarqueur issus de la littérature. Ainsi, à partir d'une matrice de concentrations pigmentaires obtenues lors d'une campagne d'échantillonnage (matrice $|S|$), il est possible d'appliquer directement les rapports pigmentaires (matrice $|F_0|$).

Exemple :

Matrice de données $|S|$

st	fuco	19HF	chl b		chl a
1	89	260	160		832
2	87	67	171		702
3	110	120	215		851

ALGUES BRUNES

DIVISION	CLASSE	ORDRE	FAMILLE	GENRES	N° Sp	TAILLE µm
CHRYSTOPHYTA	Chrysophyceae	Dicthyocales (silicoflagellés)		Dictyocha	Environ 1000	20-100
		Parmales (siliceuses)		Tetraparma		2 - 5
	Raphidophyceae	Raphidomonadales (Chloromonades)		Chatonella Fibrocapsa Heterosigma	9	30 - 100
	Pelagophyceae			Pelagococcus Aureococcus Pelagomonas		2 - 3
HAPTOPHYTA	Prymnesiophyceae	Prymnesiales	Phaeocystaceae	Phaeocystis	500	5 - 20
		Isochrysidales	Gephyrocapsaceae	Gephyrocapsa Dicrateria Imantonia Parachrysidalis		
			Isochrysidaceae	Isochrysis		
		Pavlova	Pavlovaceae	Pavlova		
		Coccosphaerales	11 Familles	Emiliania Coccolithus Umbellosphaera Calcopappus		
BACILLARIOPHYTA	Sous-classe des Centrophyceae	Coscinodisciales Rhizosoleniales		Coscinodiscus Rhizosolenia	5000/10000	5 - 200
	Sous-classe des Pennatophyceae	Biddulphiales		Biddulphia		
		Diatomales				
DINOPHYTA (PHYRRROPHYTA)	Dinophyceae	Eutoniales			4000	
		Achnatales				
		Naviculales		Navicula		
		Dinophysidae		Dinophysis		
		Gonvaulacales		Gonvaulax		
		Gymnodiniales		Gymnodinium		
		Noctilucales		Noctiluca		
		Oxyrrhinales		Oxyrrhis		
		Peridinales		Heterocapsa		
CRYPTOPHYTA			Cryptomonadiaceae	Chroomonas Cryptomonas Rhodomonas Guillardia Rhinomonas	> 50	6 - 20
			Goniomonadiaceae			
			Hemiselmisadiaceae			
			Teleaulaxadiaceae			
EUSTIGMATOPHYTA				Nannochloropsis	12	< 12

ALGUES VERTES

DIVISION	CLASSE	ORDRE	FAMILLE	GENRE	N° Sp	TAILLE
CHLOROPHYTA	Chlorophyceae (flagellés)	Volvocales		Chlorella	2500	1-40
				Dunaliella		
				Chlamydomonas		
				Selenastrum		
	Prasinophyceae (flagellés)			Pycnococcus Pyramimonas Micromonas Tetraselmis	120	2-30
EUGLENOPHYTA	Euglenophyceae (flagellés)			Eutreptia Eutreptiella (2 genres marins)	50 genres 1000 sp.	15-500

CYANOBACTERIES

DIVISION	CLASSE	ORDRE	FAMILLE	GENRE	N° Sp	TAILLE
CYANOPHYTA				Trichodesmium Nodularia Synechococcus	> 10000	1-2
PROCHLOROPHYTA				Prochloron Prochlorococcus	3	0.6-1.5

Tableau 14: Tableau taxonomique des principaux groupes phytoplanctoniques adaptés à l'étude chimotaxonomique. Synthèse effectuée de Jeffrey et Vesk (1997), Sournia (1986), Throndsen (1993), Heimdal (1993).

Matrice des rapports pigmentaires $|F_0|$ (chl*a*:biomarqueur)

chl <i>a</i> /fuco	chl <i>a</i> /19HF		chl <i>a</i> /chl <i>b</i>
1.32	1.38		1.35

Pour obtenir le poids de chaque classe algale ($[chl*a*]_{classe}$) en termes de chlorophylle *a* (donc de biomasse totale), il suffit de multiplier les deux matrices. La fucoxanthine étant le biomarqueur des diatomées, la 19'hexanoyloxyfucoxanthine des prymnésiohyces et la chlorophylle *b* des algues vertes.

St	$[chla]_{diatom}$	$[chla]_{prym}$	$[chla]_{...}$	$[chla]_{vertes}$
1	118	361	...	216
2	115	93	...	230
3	145	166	...	290

Le pourcentage de chaque classe algale sur la biomasse totale est alors obtenu par la division $[chl*a*]_{classe}:chl*a*$. L'ajustement de la méthode est visible par l'écartement à 100% de la somme de tous les pourcentages ainsi calculés par ligne (station).

st	% _{diatom}	% _{prym}	%...	%vertes	somme
1	14	43	...	26	107%
2	16	13	...	33	97%
3	17	19	...	34	102%

Dans cet exemple nous observons un bon ajustement car l'écartement à 100% est faible. Des écarts de $\pm 20\%$ doivent faire revoir les valeurs de la matrice $|F_0|$ afin d'essayer d'obtenir un meilleur ajustement. Bien sûr ceci n'est possible que par des approximations successives, ce qui constitue la limite de la méthode.

2.4.1.2. Méthode des régressions multiples

Le principe de la méthode est le même, sauf qu'au lieu d'utiliser des rapports pigmentaires chl*a*:biomarqueur fixés d'avance, c'est par un modèle de régressions multiples qu'ils sont calculés. Ceci donne une formule du type :

$$[chl*a*] = A*[fuco] + B*[19HF] + \dots + X*[chl*b*] + Cte \quad (6)$$

Où les coefficients A, B et C sont les valeurs des rapport pigmentaires de $|F_0|$ et « Cte » est la valeur qui inclut tous les autres pigments qui n'ont pas été pris en compte dans le modèle.

Une étude préliminaire sur des possibles covariances doit être effectuée afin de minimiser les erreurs d'interprétation. Les coefficients ainsi calculés peuvent cependant être très éloignés des rapports classiquement trouvés dans la littérature ou même être négatifs. Il faut alors sélectionner les pigments (variables indépendantes) et la méthode (sélection ascendante, descendante, avec toutes les variables, avec ou sans constante, etc.), qui permettent d'avoir des valeurs positives et cohérentes. Il ne faut pas oublier qu'il ne s'agit que d'un ajustement mathématique très dépendant de la matrice initiale des données.

Une fois que les coefficients de la matrice $|F_0|$ ont été obtenus, la procédure pour arriver aux pourcentages de chaque classe algale est similaire à celle de la méthode DP. Un quantité d'au moins 30 échantillons est souhaitable pour que la droite de régression puisse être représentative de l'ensemble des combinaisons pigmentaires. Cette méthode met bien en évidence les principaux groupes phytoplanctoniques, mais ceux qui sont faiblement représentés restent en générale noyés dans la variance du modèle. Une excellente critique de cette méthode est présenté dans Goericke et Montoya (1998)

2.4.1.3 Méthode CHEMTAX

Pour éviter les problèmes de valeurs négatives et incohérentes, Mackey *et al.* (1996, 1997) ont développé **CHEMTAX** (CHEMical TAXonomy) sous environnement Matlab®.

Il s'agit de retrouver la contribution de chaque classe algale (matrice $|C|$), à partir de la matrice de données pigmentaires (matrice $|S|$) et celle des rapports pigmentaires (matrice $|F|=[\text{biomarqueur:chl}a]$). Ceci est un problème d'analyse factorielle où la matrice de données pigmentaires $|S|$ doit être factorisée en une matrice $|F|$ et une matrice $|C|$ donnant la distribution de chaque classe par échantillon. Le problème est indéterminé et présente un nombre infini de factorisations possibles.

Les concepteurs de CHEMTAX n'ont pas réussi à résoudre la matrice de résultats $|C|$ par les méthodes de factorisation traditionnelles et une méthode d'approximations par itérations a du être mise en place. Le détail est présenté dans Mackey *et al.* (1996).

Une estimation initiale de la matrice des abondances phytoplanctoniques $\hat{C}_0$ est alors calculée directement par résolution de l'équation par la méthode des moindres carrés (Lawson et Hanson, 1974) assujettie à :

$$[\hat{C}_0]_{ij} \geq 0 \quad \forall_{ij} \quad (7)$$

$$\sum [\hat{C}_0]_{ij} = 1 \quad \forall_j \quad (8)$$

Le résidu calculé est alors :

$$\varepsilon_0 = \|S - \hat{C}_0 F_0\| \quad (9)$$

Pour obtenir des résultats cohérents, il faut définir une matrice initiale $|Fo|$ avec des valeurs de rapports pigmentaires issues de la littérature les plus proches possibles de ceux des échantillons (Tableau 2).

Pour éviter les erreurs de calcul dues aux problèmes de précision, la matrice de données $|S|$ et celle de rapports pigmentaires $|F_i|$ sont normalisées à l'unité sur la somme de chaque ligne (échantillon).

Les estimateurs $\hat{C}$ et $\hat{F}$ de $|C|$ et $|F|$ sont alors déterminés de façon à obtenir $\hat{F}$ le plus proche de $|Fo|$ sous la contrainte de la normalité et des valeurs non négatives de $\hat{C}$ et $\hat{F}$.

Un algorithme descendant pas-à-pas est alors utilisé pour trouver la meilleur factorisation de $|S|$, où chaque élément $f_{ij} > 0$ de $|Fo|$ va varier d'un facteur spécifique (typiquement 10%). Les valeurs de $\hat{C}$ et ε étant alors calculées à chaque fois. La variation produisant la plus forte diminution de ε est retenue ce qui conduit à une nouvelle matrice de rapports pigmentaires $|F_1|$. Chaque élément de $|F_1|$ va varier alors à son tour et une nouvelle matrice sera définie en fonction de la plus forte diminution de ε et ainsi de suite. Alors une série de matrices $|F_i|$ correspondant aux résultats C_i sera déterminée avec des ε_i strictement décroissants. Cette série continuera jusqu'à ce qu'il n'y ait pas de changement significatif de ε_i , ou que le nombre d'itérations prédéfini soit atteint.

La meilleur optimisation de la distribution des classes algales sera obtenue quand tous les rapports pigmentaires auront varié (la chlorophylle *a* incluse). Cependant ceci nécessite un temps de calcul considérable, raison pour laquelle un sous-échantillon de valeurs de la matrice $|F_i| > 0$ sera utilisé (typiquement 5). Ceci se justifie par le fait que les variations des éléments de $|F_i|$ ont un faible effet sur les résultats de ε_i et de C_i et que le sous-échantillon sera composé avec les éléments $|F_i|$ qui produisent la plus forte diminution du résidu. Cette procédure donne pratiquement les mêmes résultats que la procédure complète et permet d'effectuer plus

rapidement les calculs. En règle générale le temps de calcul est proportionnel au nombre de données et au carré de la quantité de classes algales sélectionnées, mais il est largement indépendant du nombre de pigments utilisés.

Chemtax assume que tous les représentants de la même classe algale ont le même rapport pigmentaire ; il faut donc s'assurer que les rapports biomarqueur:chl*a* définis correspondent aux espèces dominantes de la classe considéré. Une connaissance préliminaire de la composition des communautés phytoplanctoniques permettra de cibler les espèces dominantes et éventuellement de connaître leur pool pigmentaire ainsi que les variations de celui-ci dans des conditions différentes de lumière et de nutriments. Ceci est cependant très difficile dans l'état actuel des connaissances car peu d'études ont été menées sur l'évolution des pigments sous des conditions contrôlées de milieu et celles dont nous disposons ont été obtenues sur des cultures de laboratoire.

Chaque classe algale attendue dans l'échantillon devra être représentée dans la matrice par des rapports pigmentaires et inversement une classe qui n'est pas attendue ne devra pas être présente par son biomarqueur dans |Fo|.

Les pigments biomarqueurs doivent être les plus spécifiques possible d'une classe algale. L'utilisation des pigments qui se trouvent largement présents dans le phytoplancton tels que la chlorophylle *c* est déconseillée.

Les pigments qui ont une forte variation de concentration entre espèces ou même entre différentes souches donneront un résultat médiocre.

L'utilisation des pigments labiles est déconseillée. La diadinoxanthine par exemple est rapidement convertie en diatoxanthine à la lumière (Demers *et al.*, 1991).

Les résultats de CHEMTAX sont optimisés si le nombre de pigments biomarqueurs utilisés est supérieur au nombre de classes algales. Selon l'équipe du CSIRO, il est préférable de définir une classe algale par au moins deux pigments biomarqueurs qui soient représentés dans la matrice de données par des valeurs supérieures à 0 en plus de la chlorophylle *a*, mais nous verrons dans le chapitre suivant que ceci ne donne pas toujours les meilleurs résultats.

Le programme CHEMTAX est plus tolérant aux erreurs dans la définition de la matrice de rapports pigmentaires qu'aux erreurs introduites dans la matrice de données.

2.4.1.4. Incertitudes liées à l'échantillonnage et à la méthode

En été, quand les vents sont faibles, il est possible de voir des tâches de couleur sur la surface de la mer en forme de bandes étirées à des distances variant entre quelques mètres et quelques dizaines de mètres. Il s'agit bien souvent des populations phytoplanctoniques en fortes concentrations (parfois en bloom) qui sont dispersées par les vents et par la circulation à faible échelle (cellules de Langmuir par exemple). La validité de l'inférence que nous ferons sur toute la zone d'influence à partir des données de l'échantillon, sera fonction de l'endroit précis où l'échantillon a été collecté. Un échantillon pris à quelques mètres ou dizaines de mètres de distance, peut alors, conduire à une interprétation écologique différente.

Même dans un milieu dit « homogène » d'un point de vue macroscopique, la distribution des cellules phytoplanctoniques ne l'est pas. A la petite échelle (1cm-1m) les organismes vivants se regroupent, (en « patches » en anglais) et cette hétérogénéité vient encore compliquer l'inférence de l'échantillon sur la population. Une conséquence de ce phénomène est mise en évidence par les résultats divergents dans les comptages microscopiques effectués avec des cuves de décantation de faible volume (5 cc à 50 cc) issues d'une même bouteille de prélèvements.

Les résultats issus de l'étude pigmentaire sont impossibles à valider par une autre méthode dite « de référence », car celle-ci n'existe pas. Très longtemps les comptages cellulaires au microscope optique ont été « la référence », essentiellement parce qu'il n'existait aucune autre méthode pour déterminer les biomasses phytoplanctoniques.

Pour obtenir la biomasse phytoplanctonique par comptage, il est nécessaire de déterminer et dénombrer les cellules pour ensuite calculer leur biovolume. Comme il est impossible de calculer un biovolume moyen représentatif de toute la population, en générale sont utilisées des valeurs trouvées dans la littérature scientifique qui peuvent différer considérablement des vrais biovolumes. Ces derniers peuvent varier avec l'état général de la cellule et les conditions environnementales (lumière, concentration en sels nutritifs). Par la suite, il est appliqué un coefficient pour transformer le biovolume en biomasse de carbone. Il existe plusieurs coefficients tenant compte de la spécificité de chaque classe algale (diatomées, dinoflagellés, petits flagellés).

La comparaison des résultats entre méthodes microscopique et chémotaxonomique effectuée par Schlüter *et al.* (2000) montre qu'ils peuvent diverger d'une façon très significative.

Quelques uns des avantages et inconvénients de la méthode de comptages microscopiques et chémotaxonomique sont énumérés ci-dessous :

Calcul de la biomasse phytoplanctonique par comptages microscopiques :

- Faible reproductibilité : (Des choix de stockage, d'opérateur et de fixation des échantillons différents contribuent à avoir des résultats divergents) ;
- Faible précision : $\pm 20\%$ si 100 cellules du même type sont comptées (Loi de Poisson) ;
- Calcul des biomasses difficile : Le calcul des biovolumes est peu précis car le rapport biovolume:C est variable avec l'espèce ;
- Faible résolution : Le microphytoplancton est bien résolu par le microscope optique, le nanophytoplancton l'est difficilement et le picophytoplancton ne peut pas l'être. La biomasse totale sera alors fortement sous-estimée si elle est composée de cellules picophytoplanctoniques. Dans ce cas, l'utilisation d'un microscope à épifluorescence peut améliorer le dénombrement des cellules autotrophes ;
- Faible représentativité : Les caractéristiques de la population sont inférées à partir de celles de l'échantillon. Dans le cas des comptages effectués dans le milieu côtier, les cuves de décantation ont un faible volume (5, 10 ou 25 mL). Donc les phénomènes d'hétérogénéité du milieu prennent ici toute leur importance ;
- Méthode lente : Pour l'identification et le dénombrement en routine des échantillons d'eau de mer, un opérateur peut compter entre 2 et 4 échantillons par jour ;
- Bonne résolution des espèces : Pour le microphytoplancton, le microscope optique permet d'identifier jusqu'au niveau de l'espèce. Quelques espèces nanophytoplanctoniques peuvent aussi être identifiées si la qualité des optiques utilisées le permet.

Calcul chémotaxonomique de la biomasse phytoplanctonique :

- Bonne reproductibilité : les différences entre deux analyses ne dépassent que rarement le 5% ;
- Bonne résolution : L'estimation de la biomasse phytoplanctonique est faite avec la même précision indépendamment de leur classe de taille. Toute la biomasse autotrophe est intégrée ;

- Bonne représentativité : 1 L ou plus sont en général filtrés pour effectuer les analyses pigmentaires, donc il intègre un volume au moins 20 fois plus important que celui utilisé dans les comptages par la technique d'Uthermöl ;
- Rapidité : Avec un passeur automatique il est possible d'analyser 40 échantillons par jour ;
- Impossibilité de déterminer l'espèce ;
- Difficulté à connaître « à priori » les rapports pigmentaires moyens représentatifs de chaque classe algale dans la zone échantillonnée. Ils sont souvent très dépendants des conditions du milieu et des espèces dominantes, voire de la souche ;
- Manque de spécificité de certains biomarqueurs pour une classe algale. Par exemple : la fucoxanthine (diatomées, prymnésiofycées, chrysophycées), la zéaxanthine (cyanophycées, chlorophycées), la chlorophylle *b* (chlorophycées, prasinophycées, euglénophycées, quelques dinoflagellés). Ceci peut conduire à des aberrations dans l'interprétation écologique.

2.4.2. Indice de stabilité de la masse d'eau (IS)

Pour caractériser la stabilité verticale de la masse d'eau, il a été calculé un indice de stabilité (IS) (Bustillos-Guzman, 1996) qui utilise la différence de masse volumique (ou σ_t dans la pratique) par tranches de 5 m selon l'équation :

$$IS = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{\Delta\sigma_t}{\Delta z}}{n}, \quad (10) \quad \text{où } i = \text{nombre de couches de 5 m dans la colonne d'eau.}$$

Les valeurs utilisées dans les figures ont été multipliée par un facteur 10^4 afin d'avoir des valeurs plus faciles à représenter.

2.4.3. Calcule des classes de taille par la méthode pigmentaire

Si la biomasse totale est représentée par la somme des pigments marqueurs (DP pour Diagnostic Pigments), selon Vidussi (1998), la distribution en pourcentage de cette biomasse par classe de taille (BP = biomass proportion) sera :

$$BP_{\text{pico}} = (zea + Tchlb)/DP \quad (11)$$

$$BP_{\text{nano}} = (allo + 19BF + 19HF)/DP \quad (12)$$

$$BP_{\text{micro}} = (\text{fuco} + \text{peri})/DP \quad (13)$$

ou $Tchl b = \text{Chlorophylle } b + \text{divinyl-chlorophylle } b$

Entre la somme de pigments marqueurs ($DP = \text{fuco} + \text{peri} + 19BF + 19HF + \text{allo} + \text{zea} + Tchl b$) et la quantité de chlorophylle a totale (chlorophylle a + divinyl-chlorophylle a), la relation est linéaire (Vidussi, 1998). Il est alors possible d'exprimer la quantité de chlorophylle a associée à chaque classe de taille.

$$Chla_{\text{pico}} = BP_{\text{pico}} \times Tchl a \quad (14)$$

$$Chla_{\text{nano}} = BP_{\text{nano}} \times Tchl a \quad (15)$$

$$Chla_{\text{micro}} = BP_{\text{micro}} \times Tchl a \quad (16)$$

La différence entre la quantité de chlorophylle a calculée et celle mesurée, donne le degré d'ajustement de la méthode pigmentaire sur l'échantillon étudié. Une étude comparative entre les résultats ainsi obtenus et ceux issus des filtrations fractionnées est présenté dans le chapitre 3.

2.4.4. Concentrations de chlorophylle a intégrées

Le calcul de la concentration en chlorophylle a intégrée à toute la colonne d'eau a été réalisé en deux étapes, a) Etalonnage du profil du fluorimètre en $\text{ng chl } a \cdot \text{L}^{-1}$: Ceci est fait par le calcul de la pente de la régression linéaire obtenue entre les valeurs du fluorimètre (en RFU), obtenus au moment des paliers pendant 8.8 s) et les valeurs de $\text{ng chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ issues des analyses par HPLC pour les mêmes paliers. b) Intégration de la courbe ainsi obtenue à toute la colonne d'eau par tranches discrètes. Celles-ci correspondent à la profondeur de chacun des enregistrements des valeurs du fluorimètre.

2.5. Utilisation des données satellitales

Les images satellitales SeaWiFS de l'année 1998 ont été fournies par RSDAS research group (NERC, Plymouth Laboratory). Les valeurs de la chlorophylle dans l'eau de mer ont été obtenues avec l'algorithme SeaBAM de Mc Clain (1997) représentées avec une palette de couleurs « RSDAS stretched palette » exprimée en $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$. Pour la visualisation de la phase dissipative des blooms de coccolithophoridés, nous avons utilisé les images couleur RGB

(utilisant les longueurs d'onde 555, 510 et 443 nm). Celles-ci présentent une tache blanche caractéristique de ces blooms par la saturation en intensité des capteurs.

Pour les valeurs de la chlorophylle des années 1999 et 2000, l'Ifremer a traité les images SeaWiFS brutes obtenues à la NASA avec l'algorithme OC5 développé par Gohin et *al.* (accepté en 2001, voir annexe 2).

Les images avec les températures de surface (SST) fournies par RSDAS pour l'année 1998 ont été obtenues par traitement des données du capteur AVHRR du satellite NOAA de la NASA.

CHAPITRE 3 : VALIDATION DE LA METHODE PIGMENTAIRE

Introduction :

L'étude des variations saisonnières des assemblages phytoplanctoniques sur le PCAF a été envisagée par l'approche pigmentaire (chémotaxonomie) et par des comptages microscopiques quand ceci a été possible. Mais avant de démarrer l'étude, quelques questions se posent :

- Les méthodes chémotaxonomiques donnent-elles des résultats satisfaisants ? Quelle est la meilleure méthode : Les régressions multiples, la méthode de biomarqueurs DP (Diagnostic Pigments) ou Chemtax ?
- Ces résultats peuvent-ils être comparés avec ceux obtenus par des comptages microscopiques ? Pouvons nous obtenir les mêmes conclusions écologiques en utilisant une méthode ou l'autre (au niveau de la classe algale) ?
- Pour la détermination des classes de taille phytoplanctoniques, pouvons-nous utiliser indifféremment les résultats obtenus par la méthode pigmentaire ou ceux issus des filtrations fractionnées ?

Ceci ne constitue qu'une partie des questions que nous devons éclaircir pour aborder l'étude globale de l'évolution spatio-temporelle des groupes phytoplanctoniques sur le PCAF, cependant il est essentiel d'y répondre pour définir les méthodes à utiliser et les limites dans leur interprétation.

Cette étude sur la validité des méthodes pigmentaires sur le PCAF a été réalisée sur un échantillon de données choisi parmi les cinq campagnes effectuées. La campagne Bio-Modycot 98.3 effectuée en avril 1998 a été retenue car elle présentait les avantages suivantes :

- a) Des comptages microscopiques sur la fraction micro- et nanophytoplanctonique ont été réalisés pour cette campagne,

- b) Un bloom du coccolithophoridé *Emiliana huxleyi* (prymnésiofycée) a eu lieu sur le bord extérieur du plateau continental pendant la campagne, ce qui permet de mettre en relation leur pigment biomarqueur, la 19HF qui caractérise les prymnésiofycées, avec les comptages microscopiques et les images satellitales SeaWiFS,
- c) Les conditions printanières présentent une diversité phytoplanctonique plus marquée que celles d'hiver ou d'automne, ce qui permettra de tester l'efficacité des méthodes pigmentaires pour résoudre un plus grand nombre de classes algales,
- d) Le gradient côte-large a été plus fort pendant le printemps 1998, avec des conditions « côtières » et « océaniques » plus marquées qu'au printemps 1999,
- e) L'utilisation d'un dispositif de filtrations fractionnées pendant cette campagne permet de comparer ces résultats à la distribution des classes de taille de la méthode pigmentaire.

Nous verrons dans le chapitre 3.1. qui suit, (objet d'une publication scientifique en cours de soumission), les résultats des comparaisons effectuées entre les méthodes traditionnelles (comptages et filtrations fractionnées) et les méthodes pigmentaires.

3.1 . Validation de l'utilisation des pigments phytoplanctoniques pour la détermination et la quantification des groupes algaux. Comparaison de la méthode pigmentaire avec des comptages microscopiques et des filtrations fractionnées.

Validation de l'utilisation des pigments phytoplanctoniques pour la détermination et la quantification des groupes algaux. Comparaison de la méthode pigmentaire avec des comptages microscopiques et des filtrations fractionnées.

Lampert L.^{(a)(b)*}, Quéguiner B.^(c), Loyer S.^(d), Labasque T.^(a)

(a) Centre Militaire d'Océanographie, EPSHOM, 13, rue du Châtelier, BP 30316, 29603 Brest cedex, France.

(b) Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM), Technopôle BREST-IROISE, Place Nicolas Copernic - 29280 Plouzané, France.

(c) Centre Océanologique de Marseille/FR CNRS 6106, Université de la Méditerranée, Parc Scientifique et Technologique de Luminy, Case 901, F-13288 Marseille cedex 09, France.

(d) Ifremer Brest - DEL/EC, 29280 Plouzané, France.

* Auteur correspondant. EPSHOM/CMO/CM - BP.426 - 29275 Brest Cedex, France

fax: (33) 298 221 864; e-mail: lampert@shom.fr

Mots Clés : chémotaxonomie, HPLC, Pigments, CHEMTAX, France, Golfe de Gascogne, 44°-48°N and 001°-005°W.

Résumé

Une estimation de la validité de la méthode des signatures pigmentaires pour la détermination de la distribution des classes algales a été réalisée sur le plateau continental atlantique français (PCAF) pendant la campagne Modycot 98.3 effectuée en avril 1998. Pour cette étude, nous avons abordé trois techniques: a) comptages microscopiques, b) chémotaxonomie HPLC (régressions multiples, méthode DP (Diagnostic Pigments) et CHEMTAX), c) Filtrations fractionnées pour l'étude des classes de taille.

La comparaison des trois méthodes chémotaxonomiques met en évidence la rapidité d'exécution de la méthode DP et la souplesse combinée au bon ajustement de Chemtax pour déterminer la distribution des classes algales sur le PCAF avec des rapports uni-pigmentaires,

La comparaison des abondances cellulaires obtenues par comptages microscopiques et les résultats de Chemtax montre la complémentarité de ces méthodes : les espèces microphytoplanctoniques, diatomées et microdinoflagellés, sont correctement évaluées par les comptages microscopiques, tandis que les groupes nano- et picophytoplanctoniques composés d'algues vertes et de cyanobactéries sont au-delà de la limite de détermination microscopique et n'ont pu être résolus que par la méthode pigmentaire. Les diatomées, cryptophycées et prymnésiofycées ont présenté des corrélations significatives supérieures à 77 % entre comptages microscopiques et poids relatifs à la biomasse totale obtenus par Chemtax. La faible corrélation entre les résultats des comptages microscopiques et l'estimation par Chemtax pour les dinoflagellés ($r=0.26$) peut être expliquée par l'existence d'une population partiellement hétérotrophe, par des erreurs de comptage, ou par la présence d'endosymbiontes appartenant à d'autres groupes algaux.

Les comparaisons des méthodes pigmentaires et par filtrations fractionnées dans l'estimation de la biomasse phytoplanctonique par classes de tailles a montré des corrélations égales à 0.77 pour le pico- et nanophytoplancton et des valeurs de 0.55 pour le microphytoplancton.

1. Introduction

Depuis plus de 100 ans, la biomasse phytoplanctonique est estimée par la méthode de comptages microscopiques, encore utilisée pour atteindre le niveau de l'espèce. Depuis 50 ans, la mesure de la concentration en chlorophylle *a* (*chl a*) a été utilisée comme une alternative (spectrophotométrie, fluorimétrie, spectrofluorimétrie), mais le rapport biomasse:*chl a* est biaisé par les variations de la concentration en pigments qui sont fonction de l'état physiologique des algues, de l'irradiance, du taux de croissance ou de la disponibilité en sels nutritifs (Goericke et Montoya, 1998 ; Schlüter *et al.*, 2000).

Dans les années 70, l'utilisation de la chromatographie à couche mince (TLC) a permis d'identifier les pigments chlorophylliens et les caroténoïdes du phytoplancton marin (Liaaen-Jensen and Jensen, 1971). Mais c'est dans la dernière décennie avec l'amélioration des techniques de chromatographie liquide à haute performance (HPLC) que l'étude écologique et physiologique du phytoplancton par leurs biomarqueurs pigmentaires (chémotaxonomie) a connu son essor (Jeffrey and Hallegraeff, 1980 ; Bidigare *et al.*, 1987 ; Williams et Claustre, 1991 ; Wright *et al.*, 1991).

A partir des rapports pigmentaires chl_a:biomarqueur caractéristiques de chaque groupe phytoplanctonique, quelques méthodes chémotaxonomiques ont été développées permettant de connaître leur contribution relative dans un échantillon d'eau de mer (Gieskes *et al.*, 1988 ; Everitt *et al.*, 1990 ; Letelier *et al.*, 1993 ; Claustre *et al.*, 1994 ; Mackey *et al.*, 1996).

Gieskes *et al.* (1988) ont utilisé les **régressions multiples** pour trouver le meilleur ajustement des rapports pigmentaires par rapport à la biomasse totale (chl_a), mais cette méthode caractérise essentiellement les classes dominantes.

Claustre *et al.*, (1994) appliquent directement les rapports chl_a:biomarqueur à la matrice de pigments analysés (**méthode DP** [Diagnostic Pigments]). Cette méthode permet l'utilisation de toute l'information pigmentaire disponible, mais l'ajustement des rapports à la biomasse totale est souvent médiocre et l'hypothèse, partagée avec les régressions multiples, des rapports pigmentaires constants n'est qu'une approximation.

Mackey *et al.* (1996) ont développé sur Matlab[®] le programme **CHEMTAX**, qui permet par itérations successives de trouver le meilleur ajustement entre les rapports biomarqueur:chl_a et la matrice des données pigmentaires. Avec cette méthode, Mackey *et al.* (1996) ont obtenu des bons résultats, même après avoir introduit volontairement des erreurs dans les matrices de données et des rapports pigmentaires.

Le but de ce travail est de a) comparer les méthodes des **régressions multiples**, **DP** et **CHEMTAX** qui permettent de calculer la distribution des classes algales à partir des concentrations pigmentaires obtenues par HPLC, b) Comparer le meilleur de ces derniers résultats avec les abondances phytoplanctoniques obtenues par comptages microscopiques, c) Comparer les résultats obtenus par les filtrations fractionnées et par la méthode pigmentaire dans la distribution des classes de taille.

2. Matériel et méthodes

2.1. Stratégie d'échantillonnage :

47 stations ont été échantillonnées sur un réseau de maille d'environ 20 milles nautiques (Figure 1) lors de la campagne Modycot 98.3 (projet conjoint du *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine [SHOM]* et *IFREMER*). Celle-ci a été réalisée du 22 au 27 avril 1998 sur le plateau continental atlantique français (PCAF) à bord du navire BH2 Lapérouse (*SHOM*).

Des bouteilles Niskin de 5 L en PVC montées sur un ensemble CTD-rosette Seabird SBE 911+ ont permis la prise d'échantillons d'eau de mer en sub-surface (environ 3m) nécessaires aux comptages phytoplanctoniques, aux analyses pigmentaires par HPLC et aux filtrations fractionnées.

2.1.1. Echantillonnage pour les comptages phytoplanctoniques :

Les échantillons nécessaires à l'identification et au dénombrement phytoplanctoniques ont été fixés au Lugol acide dans des flacons en verre de 100 mL (250 μ L de Lugol dans 100 mL d'échantillon). Pour la microscopie électronique des flacons de 300 mL ont été fixés au glutaraldéhyde (6 mL de glutaraldéhyde tamponné au cachodylate dans 300 mL d'échantillon). Pour l'identification des coccolithophoridés, les échantillons fixés au glutaraldéhyde ont été filtrés sur une membrane en polycarbonate de porosité 0,8 μ m et déshydratés par bains successifs dans l'éthanol avant de passer au point critique. Les membranes fixées sur un plot ont été recouvertes d'une couche d'or de 20 nm et observées au microscope électronique à balayage (SEM) HITACHI S-3200 N.

2.1.2. Echantillonnage pour les analyses pigmentaires en HPLC :

Pour les analyses en HPLC, 1 L d'eau de mer préfiltrée à 200 μ m a été filtré sur un filtre en fibre de verre Wathman GF/F sous une dépression modérée (inférieure à 0.5 bar, suivant Del Amo *et al.*, 1997). Les filtres ont été stockés immédiatement à -20°C sur le bateau et à -80°C dans le laboratoire pour une période inférieure à 7 mois. Deux méthodes d'extraction pigmentaire légèrement différentes ont été utilisées pendant cette campagne en fonction de la charge en matière particulaire présente dans l'eau de mer. Pour le réseau « côtier » ont été utilisés des filtres GF/F de 47 mm de diamètre et pour le réseau « océanique », des filtres GF/F de 25 mm de diamètre (Figure 1).

2.1.3. Echantillonnage pour les filtrations fractionnées :

Dans le réseau « océanique », 250 mL à 1 L d'eau de mer ont été filtrés avec fractionnement de classe de taille sur un porte-filtres à trois étages Sartorius muni de filtres Nuclepore en polycarbonate de porosités respectives : 14 μm , 2 μm et 0,2 μm sous une dépression modérée (inférieure à 0.5 bar, suivant Del Amo *et al.*, 1997). Les filtres ont été stockés immédiatement à -20°C sur le bateau et à -80°C dans le laboratoire pour une période inférieure à 1 mois avant l'analyse de leur contenu en chlorophylle *a* par spectrofluorimétrie.

2.2. Techniques d'analyses :

2.2.1. Analyses pigmentaires par HPLC :

L'extraction et l'analyse pigmentaire ont été réalisées par la méthode HPLC en phase inverse décrite par Wright *et al.* (1991) légèrement modifiée. Les filtres GF/F congelés ont été broyés manuellement et soumis aux ultrasons dans 3 mL ou 6 mL d'acétone-eau (90/10, v/v) selon qu'il s'agisse des filtres GF/F de 25 mm ou 47 mm de diamètre respectivement. Afin d'améliorer la résolution des pigments, chaque échantillon est mélangé avec un « contre-ion » (solution IP) composé de 1.5 g d'acétate tétrabutylammonium acétate (TBAA) et 7.7 g d'acétate d'ammonium (tampon pH) dissous dans 100 mL d'eau bi-distillé. Cet ion neutralise les formes ioniques des pigments évitant ainsi l'apparition de deux pics pour un même pigment. Pour chaque échantillon, 500 μL d'extrait acétone-eau ont été mélangés avec 165 μL de solution IP et 35 μL de l'étalon interne, la transcantaxanthine. 100 μL de cette solution sont alors injectés automatiquement par l'échantillonneur Thermo AS3000 dans une colonne ODS2 RP-C18 (150 mm $\times$ 4.6 mm, avec des particules de silice de 3 μm de diamètre). Un détecteur UV-visible à scanner Thermo UV3000 balaye le spectre entre 400 et 700 nm et la détection effective est effectuée à 440 nm. Un débit de 1 mL $\cdot\text{mn}^{-1}$ a été maintenu grâce à une pompe constamétrique quaternaire LCD Analytical Constametric 4100.

2.2.2. Comptages microscopiques :

Le microphytoplancton (20-200 μm) et le nanophytoplancton (2-20 μm) ont été comptés dans les six mois suivant la fin de la campagne par la méthode d'Utermöhl (1931) sur un microscope inversé Nikon à contraste de phase. Le microphytoplancton a été identifié et compté avec un objectif x10 et le nanophytoplancton avec un objectif x20. Une quantité supérieure à 100 cellules a été dénombré par échantillon et par classe de taille afin d'obtenir une précision statistique d'au moins $\pm 20\%$ (Lund *et al.*, 1958). Plusieurs atlas de reconnaissance ont été utilisés pour le travail de routine, notamment: Brunel (1962), Hendey

(1964), Drebes (1974), Sournia (1986), Chrétiennot-Dinet (1990), Nezan et Piclet (1996). Le pouvoir de résolution du microscope n'a pas permis de déterminer les espèces nanoplanctoniques, qui ont simplement été divisées en trois grands groupes : cryptophycées, dinoflagellés et « autres ». L'abondance du coccolithophoridé *Emiliania huxleyi* (prymnésiofycée) a pu être estimée par comptages optiques après leur identification par microscopie électronique.

2.2.3. Analyse de la concentration en chlorophylle a pour les filtration fractionnés :

Les filtres Nuclepore en polycarbonate congelés ont été soumis aux ultrasons dans 6 mL d'acétone-eau (90/10, v/v) pour extraction pigmentaire. Les concentrations en chlorophylle *a* ont été obtenues par spectrofluorimétrie selon la méthode de Neveux et Panouse (1987) sur un spectrofluorimètre Shimadzu RF-5001.

2.3. Traitement des données :

2.3.1 Chémotaxonomie :

Avec les concentrations pigmentaires obtenues par HPLC, trois techniques ont été utilisées pour obtenir le pourcentage relatif de chaque classe algale par rapport à la biomasse autotrophe totale (chl*a*) : a) La méthode DP (Diagnostic Pigments) ; b) Les régressions multiples et c) le programme CHEMTAX.

2.3.1.1. La méthode DP :

A partir des rapports chl*a*:biomarqueur issus de la littérature (Tableau 1) le poids relatif de chaque classe algale par rapport à la chlorophylle *a* totale a été calculé. Les valeurs des rapports retenus sont les suivants : chl*a*:peri=2.5, chl*a*:19BF=1, chl*a*:fuco=1.25, chl*a*:19HF=1.3, chl*a*:allo=3.3, chl*a*:zea=3 et chl*a*:chl*b*=1.3.

2.3.1.2. Les Régressions Multiples :

L'utilisation du modèle linéaire de régressions multiples a été effectuée selon la méthode « forward » avec le logiciel Statgraphics Plus v.2.1. Les 8 biomarqueurs : alloxanthine, 19'-butanoyloxyfucoxanthine, fucoxanthine, périidine, prasinoxanthine, zéaxanthine, 19'-hexanoyloxyfucoxanthine et chlorophylle *b*, indiquent la présence de cryptophycées, pélagophycées, diatomées, dinoflagellés autotrophes, prasinophycées, cyanobactéries, prymnésiofycées et "algues vertes" (Tableau 2).

2.3.1.3. CHEMTAX

CHEMTAX est un programme développé sur environnement Matlab[®] permettant d'estimer la contribution de chaque classe algale par rapport à la biomasse totale (matrice |C|) à partir de la matrice de pigments analysés (matrice |S|), (Mackey *et al.*, 1996). Une estimation initiale des rapports pigmentaires biomarqueur:chl*a* doit être introduite au début du calcul (matrice |F₀|) ; ensuite CHEMTAX calcule une nouvelle matrice |F| afin d'améliorer l'ajustement entre les différentes matrices.

Trois variantes de Chemtax ont été développées avec des matrices de rapports pigmentaires |F₀| différentes.

Chemtax A : Afin de comparer Chemtax avec les régressions multiples sur les mêmes bases de calcul, nous avons établi la variante Chemtax A en utilisant les mêmes classes algales et biomarqueurs que les régressions multiples.

Chemtax B : Pour optimiser l'information pigmentaire obtenue par HPLC, une nouvelle hypothèse de travail, Chemtax B a été réalisée. La zéaxanthine (présente avec des concentrations de 0 à 42 ng·L⁻¹) et la 19BF (0 à 162 ng·L⁻¹) ont été introduites comme marqueurs des cyanophycées et des pélagophycées dans la matrice de ratios pigmentaires |F₀|.

Chemtax C : Dans cette variante, nous avons utilisé une matrice de ratios multi-pigmentaires |F₀| pour essayer de mettre en évidence la contribution des chlorophycées, prasinophycées, euglénophycées, cryptophycées, diatomées, pélagophycées, dinoflagellés, prymnésiohycées et cyanophycées sur la biomasse totale.

2.3.2. Classes de taille pigmentaires

Une approche de la distribution de classes de taille basée sur le message taxonomique des pigments chlorophylliens et caroténoïdes a été effectué (Tableau 3, selon Vidussi, 1998). Si la biomasse totale (chl*a* totale) est bien corrélée à la somme des pigments marqueurs (ΣDP pour somme de Diagnostic Pigments = fuco + peri + 19BF + 19HF + allo + zea + chl*b*), la distribution en pourcentage de chaque classe de taille (BP = biomass proportion) sera :

$$BP_{pico} = (zea + chl_b) / \Sigma DP \quad (1)$$

$$BP_{nano} = (allo + 19BF + 19HF) / \Sigma DP \quad (2)$$

$$BP_{micro} = (fuco + peri) / \Sigma DP \quad (3)$$

La chl*a* associée à chaque classe de taille sera alors calculée par :

$$[chl_a]_{pico} = BP_{pico} \times chl_a \quad (1')$$

$$[chl_a]_{nano} = BP_{nano} \times chl_a \quad (2')$$

$$[chl_a]_{micro} = BP_{micro} \times chl_a \quad (3')$$

La différence entre la quantité de chl_a calculée et celle mesurée donnera le degré d'ajustement de la méthode pigmentaire sur l'échantillon étudié.

3. Résultats

3.1. Comptages microscopiques :

Les résultats bruts des abondances cellulaires utilisés dans les comparaisons avec la méthode pigmentaire sont présentés dans le tableau 4.

Les diatomées ont présenté des abondances décroissantes sur la radiale côte-large partant de l'embouchure des fleuves Loire et Vilaine. Leur abondance maximale était de 266 cells·mL⁻¹ près des côtes (Figure 2-a).

L'addition des fractions micro- et nanophytoplanctoniques a été utilisée pour la représentation des dinoflagellés totaux (Figure 3-a). Les plus fortes abondances ont été trouvées : a) près du talus dans la zone au nord de la Loire ; b) sur l'isobathe de 100 m environ pour le secteur se trouvant entre la Loire et la Gironde et c) près des côtes, au sud de la Gironde. Donc, à l'exception des côtes landaises, les plus fortes abondances n'étaient pas localisées sur les régions côtières. La valeur maximale de 248 cells·mL⁻¹ a été observée à la station 23.

A cette même station (23), les cryptophycées ont aussi atteint leur maximum, avec une abondance égale à 1265 cells·mL⁻¹. Leur distribution spatiale semble correspondre à celle observée pour les dinoflagellés à l'exception du maximum qui se trouve sur le bord du talus pour les cryptophycées (Figure 4-a).

Grâce aux observations satellitales effectuées lors de cette campagne, il a été possible de mettre en évidence un bloom occasionné par le coccolithophoridé *Emiliania huxleyi* (prymnésiophyceé), identifié par microscopie électronique (Lampert *et al.*, sous presse). Le dénombrement de cette espèce par microscopie optique a été réalisé uniquement sur la zone d'influence du bloom (Figure 5-a). Les plus fortes abondances ont été observées dans la zone située entre la Loire et la Gironde et sur le bord intérieur du talus. Six stations ont présenté des abondances supérieures à 1000 cells·mL⁻¹.

3.2. Chémotaxonomie :

3.2.1. Présentation de la matrice pigmentaire brute :

Les résultats des analyses pigmentaires effectuées par HPLC sur toute la zone d'étude sont présentés dans le tableau 5. Les biomarqueurs, 19'hexanoyloxyfucoxanthine, fucoxanthine, alloxanthine et chlorophylle *b* sont dominants par rapport aux autres pigments présents dans les échantillons. Une augmentation des concentrations en zéaxanthine, diadinoxanthine, prasinoxanthine, 9'*cis*-néoxanthine, 19'butanoyloxyfucoxanthine et violaxanthine est observée dans les stations sous l'influence de la Gironde.

3.2.2. Comparaison entre méthodes chémotaxonomiques :

Seuls les résultats du réseau « océanique », échantillonné avec des filtres GF/F de 25 mm de diamètre ont été exploités pour la comparaison des méthodes chémotaxonomiques. Ceci permet d'éliminer les incertitudes dues aux processus de filtration et extraction, légèrement différents pour les zones « océanique » et « côtière ».

Pour inter-comparer les méthodes DP, les régressions multiples et les trois variantes de Chemtax, les résultats ont été exprimés en **pourcentage** de chaque classe algale par rapport à la biomasse autotrophe totale (%_{classe}). Ceci a été préféré à une comparaison avec des valeurs de biomasse ([chl*a*]_{classe}) où aucune référence absolue ne permet d'estimer l'importance des écarts.

3.2.2.1. Régressions Multiples :

Nous avons obtenu l'équation suivante exprimée en ng·L⁻¹ :

$$[\text{Chl}a] = 3.32 [\text{allo}] + 1.35 [\text{chl}b] + 1.32 [\text{fuco}] + 1.38 [19\text{HF}] + 3.77 [\text{peri}] + 102.7 \quad (4)$$

Les coefficients ainsi calculés sont en accord avec les rapports pigmentaires trouvés dans la littérature sauf pour la valeur chl*a*:péridinine (Gieskes et Kraay, 1983 ; Gieskes *et al.*, 1988 ; Everitt *et al.*, 1990 ; Barlow *et al.*, 1993 ; Letelier *et al.*, 1993 ; Claustre *et al.*, 1994 ; Andersen *et al.*, 1996 ; Peeken, 1997).

L'équation (4) montre le meilleur ajustement du modèle linéaire de régressions multiples pour décrire la relation existant entre la chl*a* et les 8 variables indépendantes choisies (rapports pigmentaires). Le résultat obtenu explique 98.3% ($R^2 = 0.983$) de la variance de la chlorophylle *a* avec seulement 5 pigments et une constante. Cette dernière peut

être interprétée comme la contribution des autres pigments non retenus par le modèle. La distribution de chaque classe algale par station est présentée dans le tableau 6.

A l'exception de la station 7, la somme des classes algales n'a jamais dépassé de $\pm 10\%$ les valeurs de la chlorophylle *a* mesurée, ce qui montre un bon ajustement du modèle pour cette campagne.

3.2.2.2. Méthode DP :

Les écarts constatés entre les résultats obtenus par cette méthode et ceux des régressions multiples n'ont pas excédé $\pm 2\%$ sauf pour les dinoflagellés, où il a eu jusqu'à 7% d'écart (Tableau 7). La somme des pourcentages des classes algales par station a varié entre 75% et 103% , montrant une tendance à sous-estimer la biomasse totale. Ces faibles écarts se justifient par les différences minimales existant entre les rapports pigmentaires utilisés dans la méthode DP et les régressions multiples. Les fortes différences entre les rapports chl*a*:péridinine des deux méthodes sont à l'origine des écarts plus prononcés dans la répartition des dinoflagellés. Cette méthode a permis de résoudre la « constante » obtenue par les régressions multiples en pélagophycées et cyanophycées, car le choix des rapports chl*a*:biomarqueur à utiliser, est fait sur la base des pigments existants dans l'échantillon analysé.

3.2.2.3. Chemtax A :

Les résultats obtenus par cette méthode, qui a été élaborée avec la même matrice de rapports pigmentaires $|Fo|$ utilisé dans les régressions multiples, sont toujours restés en moyenne à $\pm 5\%$ de ces derniers (Tableau 8). Les ratios pigmentaires inverses recalculés par Chemtax (matrice $|F|_A$) présentés dans le tableau 9, sont proches de ceux des régressions multiples, sauf pour le rapport chl*a*:peri égal à 2.77, qui est plus proche de ceux trouvés dans la littérature (1.4 à 2.8 selon Peeken, 1997).

3.2.2.4. Chemtax B :

Les échantillons des zones « océanique » et « côtière » ont fait l'objet d'un calcul indépendant avec Chemtax en utilisant une même matrice initiale $|Fo|$ de rapports pigmentaires. Le réseau « océanique » a été utilisé pour la comparaison entre les méthodes chémotaxonomiques (Chemtax A, B et C). Les résultats obtenus pour l'ensemble de la zone (réseau côtier et océanique) ont permis d'effectuer les comparaisons avec les abondances phytoplanctoniques obtenues par comptages microscopiques. Malgré l'utilisation de la même

matrice initiale $|F_0|$, Chemtax a obtenu après calcul deux matrices distinctes $|F|_{B25}$ et $|F|_{B47}$ (Tableau 9). Les écarts obtenus entre les résultats de Chemtax A et Chemtax B ont été de l'ordre de $\pm 5\%$ (Tableau 10).

3.2.2.5. Chemtax C :

Avec une matrice de rapports multi-pigmentaires $|F|_C$ (Tableau 9), de plus forts écarts ont été observés, plus contrastés que ceux obtenus par les autres méthodes ; en plus des quantités aberrantes d'euglénophycées dans les stations de la province « océanique » (10 % à 33%). Des valeurs s'éloignant de plus de 20% par rapport aux autres méthodes, et même des valeurs nulles, ont été obtenues pour les diatomées malgré la présence des concentrations en fucoxanthine supérieures à $100 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$. Avec Chemtax C les pourcentages de dinoflagellés ont été les plus faibles (2% à 10%) et le pourcentage de cyanophycées a atteint les plus hautes valeurs (Tableau 11).

3.2.3. Comparaisons entre abondances et concentrations :

Les abondances cellulaires issues des comptages microscopiques ($\text{cells}\cdot\text{mL}^{-1}$) ont été comparées avec les résultats obtenus par la méthode pigmentaire Chemtax B ($[\text{chl}a]_{\text{classe}}$ en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$) sur toute la zone d'étude (filtres GF/F de 25 mm et 47 mm). Les pourcentages calculés par Chemtax ($\%_{\text{classe}}$) ont été transformés en biomasses relatives par rapport aux concentrations obtenues en chlorophylle *a* (Il est aussi possible d'obtenir cette matrice directement par Chemtax). La justification du choix de Chemtax B pour effectuer cette comparaison est développée dans le paragraphe 4.1.

Deux test ont été effectués : a) étude des corrélations linéaires entre les valeurs d'abondances microscopiques et les résultats de Chemtax B (Tableau 12) et b) étude de la concordance spatiale entre les abondances et les résultats de Chemtax B, car un coefficient de corrélation ne permet pas d'affirmer que les maximas et minimas obtenus par les deux méthodes aient la même distribution spatiale.

3.3. Classes de taille :

La faible dispersion de points et une valeur de $R^2 = 0,97$ dans la corrélation de la somme de biomarqueurs (ΣDP) et de la biomasse totale (Figure 6) valide le choix des pigments utilisés. Dans le tableau 13 sont présentés en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ les résultats issus des filtrations fractionnées et ceux obtenus par la méthode pigmentaire selon la description effectuée dans le paragraphe 2.3.2. Les classes de taille ont été définies de la façon suivante :

picophytoplancton : filtre de 0,2 μm ; nanophytoplancton : filtre de 2 μm ; microphytoplancton : filtre de 14 μm .

Les corrélations obtenues entre les filtrations fractionnées (chlorophylle *a* mesurée par spectrofluorimétrie) et la méthode pigmentaire (données HPLC) ont été toutes significatives ($p > 99\%$). Un coefficient de corrélation égal à 0.77 a été trouvé pour le pico- et nanophytoplancton, tandis que pour le microphytoplancton il a été égale à 0.55 (Tableau 14).

4. Discussion

4.1. Comparaisons entre méthodes chémotaxonomiques:

Pour une étude écologique, les différences constatées entre les résultats issus des cinq méthodes utilisées ne semblent pas excessives (Figures 7, 8 et 9). Les principales tendances sont bien représentées sauf dans le cas de Chemtax C qui présente des variations aléatoires trop importantes pour tenir compte de ces résultats.

Dans l'étude des cyanophycées (Figure 9), nous observons une forte variabilité entre les résultats de la méthode DP et de Chemtax B (jusqu'à 24 % sur la station 34). Cette différence est attribuée à l'utilisation de la chlorophylle *b* et de la zéaxanthine (présente minoritairement dans les chlorophycées) comme biomarqueur des « algues vertes » dans la matrice |F| de chemtax B, tandis que la zéaxanthine est utilisée uniquement comme biomarqueur des cyanophycées dans la méthode DP.

Le modèle de régressions multiples présente l'inconvénient majeur de ne pas inclure toujours les classes algales qui nous intéressent ou d'avoir même des coefficients négatifs. Dans notre exemple, les classes algales dominantes ont été bien résolues, mais les cyanophycées et pélagophycées qui étaient faiblement représentés par leurs biomarqueurs sont restées noyées dans la valeur de la constante du modèle. Pour optimiser cette méthode il faut disposer d'un nombre important de données et malgré ceci, la covariance des pigments invalide parfois la méthode (Mackey *et al.*, 1996). L'excellent ajustement obtenu entre la chlorophylle *a* calculée et la chlorophylle *a* mesurée par cette méthode n'a pas été généralisée à toutes les campagnes Modycot, et des écarts supérieurs à $\pm 30\%$ ont parfois été constatés. Les conditions initiales de Chemtax excluent la possibilité d'avoir des abondances négatives et l'ajustement de la somme des classes phytoplanctoniques sur un échantillon est toujours égale à 100% (Mackey *et al.*, 1996). Cependant, les résultats sont très sensibles aux erreurs introduites dans la matrice de pigments |S| et à l'adéquation de la matrice de ratios |F₀| qui doit

être cohérente avec celle de pigments (si une classe algale est définie par plusieurs pigments, il faut qu'ils soient présents dans |S|).

Sur le PCAF, où les gradients pigmentaires sont plus forts que dans l'Océan Austral (Wright *et al.*, 1996), l'utilisation des matrices |F| multi-pigmentaires semble plus délicate. Chemtax B avec des ratios essentiellement uni-pigmentaires (un biomarqueur par classe algale) semble bien répondre à la spécificité pigmentaire du PCAF. Seule une connaissance plus approfondie des ratios pigmentaires des espèces autochtones évoluant dans des conditions de lumière et de nutriments proches des conditions rencontrées, pourrait améliorer l'estimation de la répartition des classes algales (Latasa, 1995 ; Goericke et Montoya, 1998 ; Schlüter *et al.*, 2000, Breton *et al.*, 2000).

Faute de disposer d'une référence absolue dans la distribution des classes algales, nous constatons que les résultats obtenus par les régressions multiples et Chemtax B semblent être cohérentes avec la distribution des pigments de la matrice |S|. Chemtax B a suivi de très près les variations des classes algales par station, obtenues par les régressions multiples et cette dernière méthode a présenté un très bon ajustement de la chlorophylle *a* par station. Cependant, Chemtax B nous a permis d'utiliser davantage de biomarqueurs et de mettre en évidence des classes algales qui, avec les seules régressions multiples, auraient été noyées dans la variance des données.

Parmi les cinq méthodes utilisées, l'approche effectuée avec la variante Chemtax B semble être celle qui correspond le mieux aux conditions rencontrées sur le PCAF.

4.2. Comparaison entre abondances (comptages) et concentrations (Chemtax B) :

Les valeurs des corrélations entre abondances cellulaires et les résultats de Chemtax ont été comprises entre 0.77 et 0.80 pour les cryptophycées, prymnésiofycées et diatomées (Tableau 12). Les dinoflagellés ont présenté une faible corrélation de 0.25, cependant il était égale à 0.54 en tenant compte des microdinoflagellés uniquement, ce qui suggère une mauvaise détermination des espèces où une fraction hétérotrophe plus importante dans les nanodinoflagellés. Des concentrations nulles en péridinine constatées dans des stations où ont été dénombrés jusqu'à 198 dinoflagellés·mL⁻¹ appuient cette dernière hypothèse. Ce phénomène a été aussi constaté par Breton *et al.* (2000) dans La Manche occidentale en avril-mai 1997. Le découplage entre les concentrations de péridinine et les abondances de dinoflagellés pourrait aussi être expliqué par des chloroplastes endosymbiotiques appartenant à d'autres classes algales (Jeffrey et Vesk, 1997).

Des bonnes concordances spatiales dans la distribution des classes algales obtenues par les méthodes de comptages cellulaires et pigmentaires ont été trouvés pour les cryptophycées (Figures 4-a et 4-b), les prymnésiofycées (Figures 5-a et 5-b) et les diatomées (Figures 2-a et 2-b). Des maxima observés au sud du parallèle 45°N dans la distribution de $[chl a]_{diato}$ n'ont pas eu d'équivalent dans les abondances cellulaires. Ceci suggère la présence d'autres classes algales contenant la fucoxanthine (prymnésiofycées, dinoflagellés). Aucune concordance spatiale n'a été trouvée pour le groupe de dinoflagellés (Figures 3-a et 3-b).

Bien que la comparaison entre abondances et concentrations soit difficile à cause de la différence de taille des cellules et de la variation du contenu pigmentaire cellulaire, les coefficients de corrélation supérieurs à 77% montrent que les résultats obtenus par Chemtax, à l'exception des dinoflagellés, sont cohérents avec ceux des abondances cellulaires. Ceci est plus marqué quand les comptages ont lieu dans une situation de bloom, où la taille des cellules est plus homogène.

Schlüter *et al.* (2000) ont trouvé de bonnes corrélations entre les biomasses en carbone estimées par les comptages microscopiques et CHEMTAX quand l'essentiel de la biomasse était représentée par de grosses cellules de diatomées et dinoflagellés. Quand la biomasse était composée de petits flagellés et de cyanobactéries, leurs comparaisons n'ont pas été significatives à cause des grandes différences constatées dans l'estimation de l'abondance phytoplanctonique (obtenue par deux laboratoires utilisant la microscopie optique classique pour l'un et la microscopie à épifluorescence pour l'autre). Ceci met encore en évidence les incertitudes qui peuvent exister autour des résultats obtenus par comptage microscopique quand il s'agit des assemblages où les classes algales dominantes sont composées de petites cellules.

Andersen *et al.* (1996) ont également trouvé des corrélations raisonnables entre les concentrations en chlorophylle *a* par classe algale obtenues par régressions multiples (HPLC) et les comptages phytoplanctoniques effectués par microscopie électronique dans la couche de surface. Les comparaisons faites dans les couches profondes montrent cependant une plus grande variabilité avec des écarts parfois supérieurs à 20%.

Selon le niveau de définition nécessaire pour l'étude écologique, une méthode complémentaire doit être alors utilisée parallèlement à la méthode pigmentaire (comptages microscopiques, cytométrie de flux) afin de compléter ou de confirmer l'information ainsi obtenue (Mackey *et al.*, 1998).

4.3. Comparaisons entre filtrations fractionnés et la méthode pigmentaire :

Les valeurs des pentes des droites de régression inférieures à 1 dans les trois cas, suggèrent une sous estimation de la biomasse par la méthode pigmentaire (Tableau 14). Ceci pourrait s'expliquer par a) l'utilisation de deux méthodes d'analyses de la chlorophylle *a* (HPLC pour la méthode pigmentaire et spectrofluorimétrie pour les fractionnements). Neveux *et al.* (1990) ont trouvé en moyenne 2% de surestimation de la biomasse par spectrofluorimétrie ; et b) une perte du matériel pigmentaire dans les nombreuses manipulations effectués entre le porte-filtres et leur analyse.

Les trois ordonnées à l'origine ont des valeurs allant de 137 à 231 ng·L⁻¹, ce qui suggère une meilleur sensibilité de la méthode pigmentaire par rapport aux filtrations.

5. Conclusions

Nous avons comparé trois méthodes chémotaxonomiques destinées à estimer l'importance de chaque groupe algal sur la biomasse totale à partir des analyses pigmentaires par HPLC : a) les régressions multiples, b) la méthode DP et c) CHEMTAX avec trois hypothèses de travail différentes. Chemtax (variante B) a permis d'utiliser raisonnablement l'information pigmentaire obtenue par HPLC avec des rapports uni-pigmentaires [F]. Les méthodes de régressions multiples et DP ont cependant l'avantage de la rapidité de calcul et peuvent être utilisées comme une première approche de la distribution des classes algales et pour vérification de dérives possibles de Chemtax ou des erreurs d'analyse.

Les abondances de diatomées, cryptophycées et prymnésiphytes ont été corrélées aux résultats obtenus par Chemtax B. Dans tous les cas les coefficients de corrélation ont été supérieurs à 0.77, à l'exception des dinoflagellés, où le meilleur coefficient de corrélation obtenu a été égale à 0.54 pour les comptages de la fraction microphytoplanctonique. Ceci montre la difficulté pour ce groupe phytoplanctonique d'être quantifié par son pigment marqueur, la péricidine. A l'existence d'une population de dinoflagellés hétérotrophes s'ajoute le phénomène d'endosymbiose avec d'autres groupes algaux. Une meilleure connaissance dans l'écologie des dinoflagellés sur le PCAF est nécessaire afin de pouvoir mieux adapter les ratios pigmentaires des matrices de Chemtax. Les comptages microscopiques restent incontournables pour le moment pour le dénombrement en routine de ce groupe.

Le microscope optique reste une bonne méthode de travail pour les comptages du microphytoplancton, où l'identification est plus aisée. Le nano- et picophytoplancton sont

souvent composés de petites cellules nues très fragiles difficilement identifiables au microscope, même lorsqu'elles sont bien conservées. C'est ici où la méthode pigmentaire permet d'obtenir une meilleure résolution avec une plus grande vitesse d'exécution. Pour le dénombrement du picophytoplancton, le cytomètre de flux reste cependant la meilleur référence.

Les résultats des filtrations fractionnées ont été comparés avec ceux issus des distributions pigmentaires. Des coefficients de corrélation supérieurs à 0.77 pour le nano- et le picophytoplancton suggèrent que la méthode pigmentaire reste une bonne approximation pour les études écologiques. De plus faibles corrélations obtenues pour le microphytoplancton peuvent être expliquées par une faible connaissance de la distribution des pigments dans ce compartiment où les dinoflagellés peuvent être dominants et par les erreurs introduites lors des filtrations fractionnées et de leur analyse.

Remerciements : Nous remercions le commandant, les officiers et les hydrographes du BH2 Lapérouse pour leur aide, et tout particulièrement X. Lenhardt et F. Orvain pour leur travail d'échantillonnage pendant la campagne.

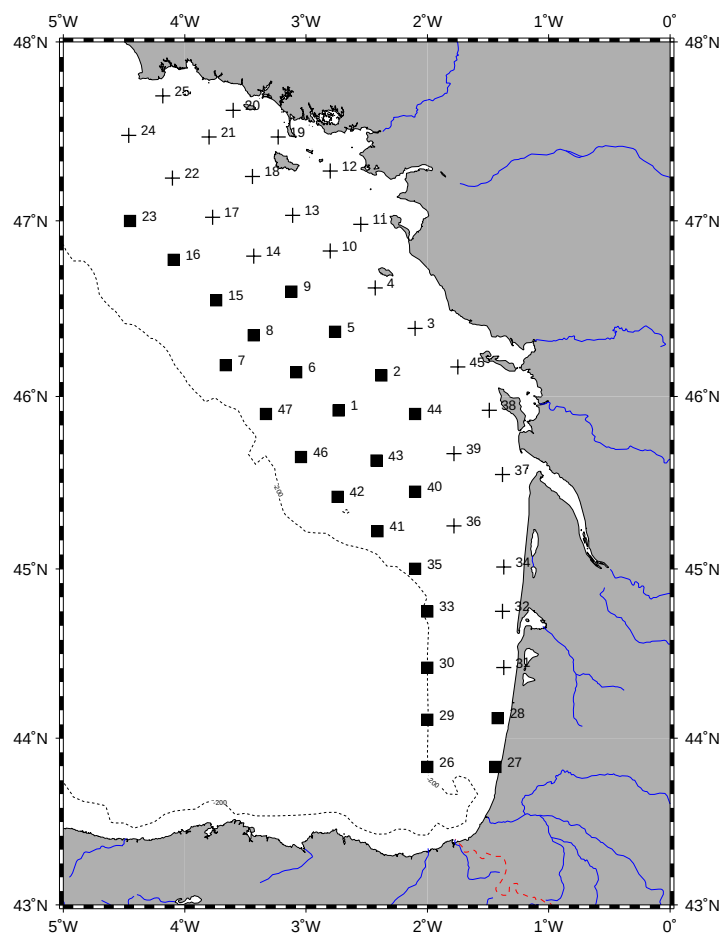


Figure 1 : Network sampled at the Modycot 98.3 cruise in April 1998. Black square: “oceanic” province sampled with GF/F 25 mm filters. Crosses: “coastal” province sampled with GF/F 47 mm filters.

Réseau échantillonné pendant la campagne Modycot 98.3 en avril 1998.
Carrée noir : province océanique échantillonnée avec des filtres GF/F de 25 mm ;
Croix : province côtière échantillonnée avec des filtres GF/F de 47 mm.

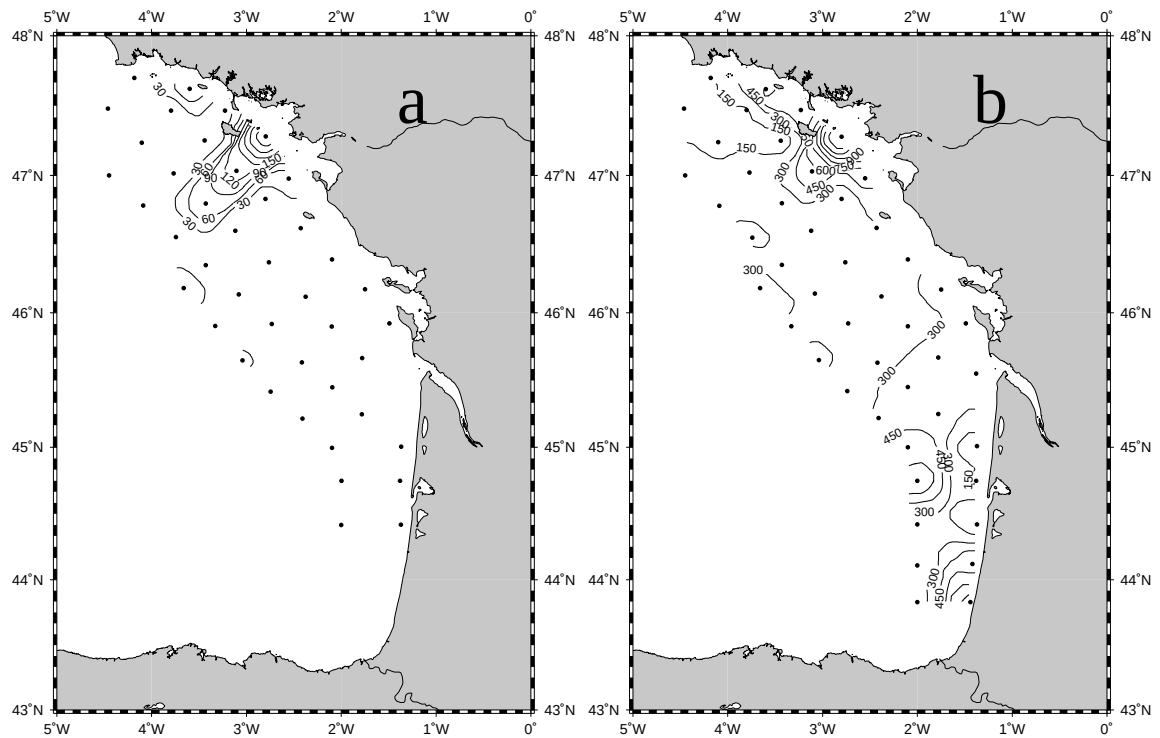


Figure 2 : Spatial distribution of Diatoms a) cellular abundances derived from microscope counts in $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ and b) relative diatom biomass $[\text{chl}a]_{\text{diatoms}}$ in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculated by Chemtax B.

Distribution spatiale de diatomées selon, a) Abondances cellulaires obtenues par comptages microscopiques en $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ et b) concentration de diatomées $[\text{chl}a]_{\text{diatomées}}$ en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculé par Chemtax B.

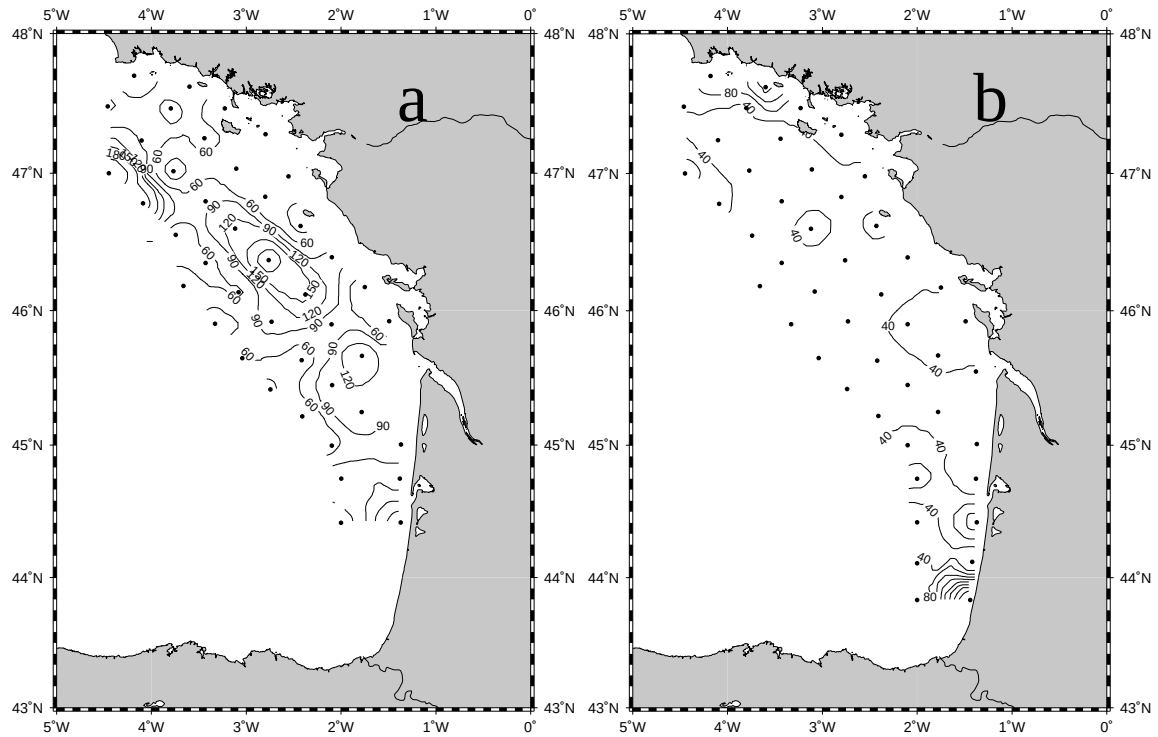


Figure 3 : Spatial distribution of Dinoflagellates a) cellular abundances derived from microscope counts in $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ and b) relative dinoflagellate biomass $[\text{chl}a]_{\text{dinoflagellates}}$ in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculated by Chemtax B.
 Distribution spatiale de dinoflagellés selon, a) Abondances cellulaires obtenues par comptages microscopiques en $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ et b) concentration de dinoflagellés $[\text{chl}a]_{\text{dinoflagellés}}$ en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculé par Chemtax B.

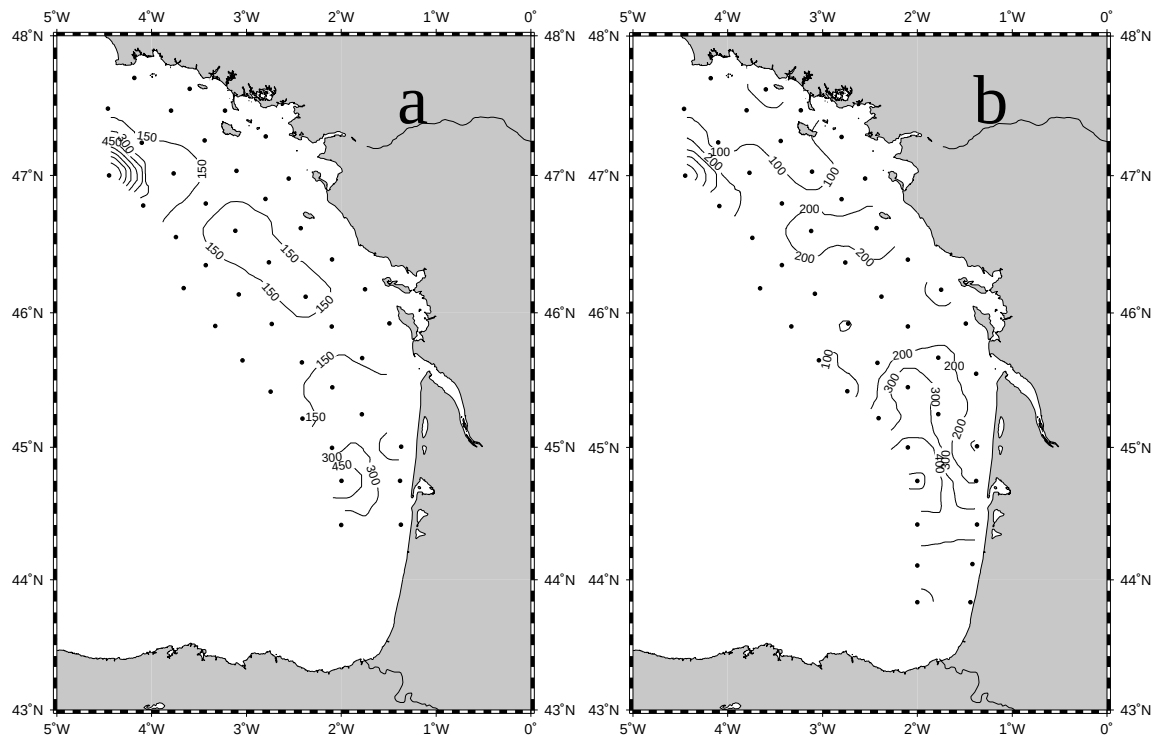


Figure 4 : Spatial distribution of Cryptophytes a) cellular abundances derived from microscope counts in $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ and b) relative cryptophyte biomass $[\text{chl}a]_{\text{cryptophytes}}$ in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculated by Chemtax B.

Distribution spatiale de cryptophycées selon, a) Abondances cellulaires obtenues par comptages microscopiques en $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ et b) concentration de cryptophycées $[\text{chl}a]_{\text{cryptophycées}}$ en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculé par Chemtax B.

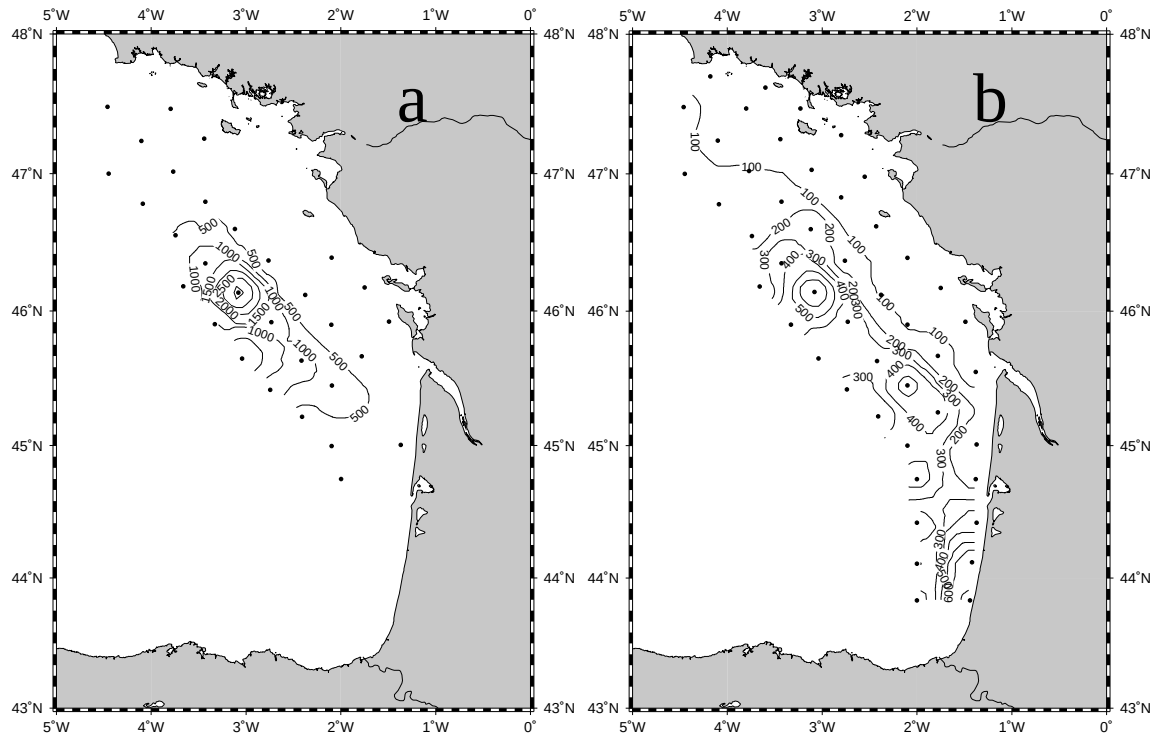


Figure 5 : Spatial distribution of Prymnesiophytes a) *Emiliana huxleyi* cellular abundances derived from microscope counts in $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ and b) relative prymnesiophyte biomass $[\text{chl}a]_{\text{prymnesiophytes}}$ in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculated by Chemtax B.
 Distribution spatiale de prymnésiofycées selon, a) Abondances cellulaires d'*Emiliana huxleyi* obtenues par comptages microscopiques en $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ et b) concentration de diatomées $[\text{chl}a]_{\text{prymnés.}}$ en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ calculé par Chemtax B.

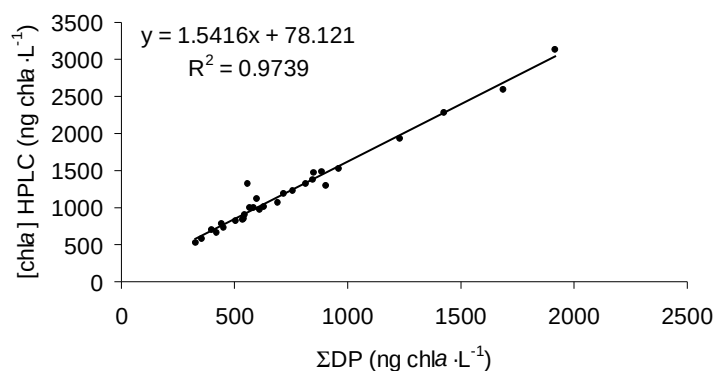


Figure 6 : Linear regression between HPLC chl a concentration vs the sum of diagnostic pigments ΣDP (peri+fuco+19BF+19HF+allo+zea+chl b) for the « oceanic » area .
Régression linéaire obtenue entre les concentrations en chl a (HPLC) et la somme de biomarqueurs ΣDP (peri+fuco+19BF+19HF+allo+zea+chl b) pour le réseau « océanique ».

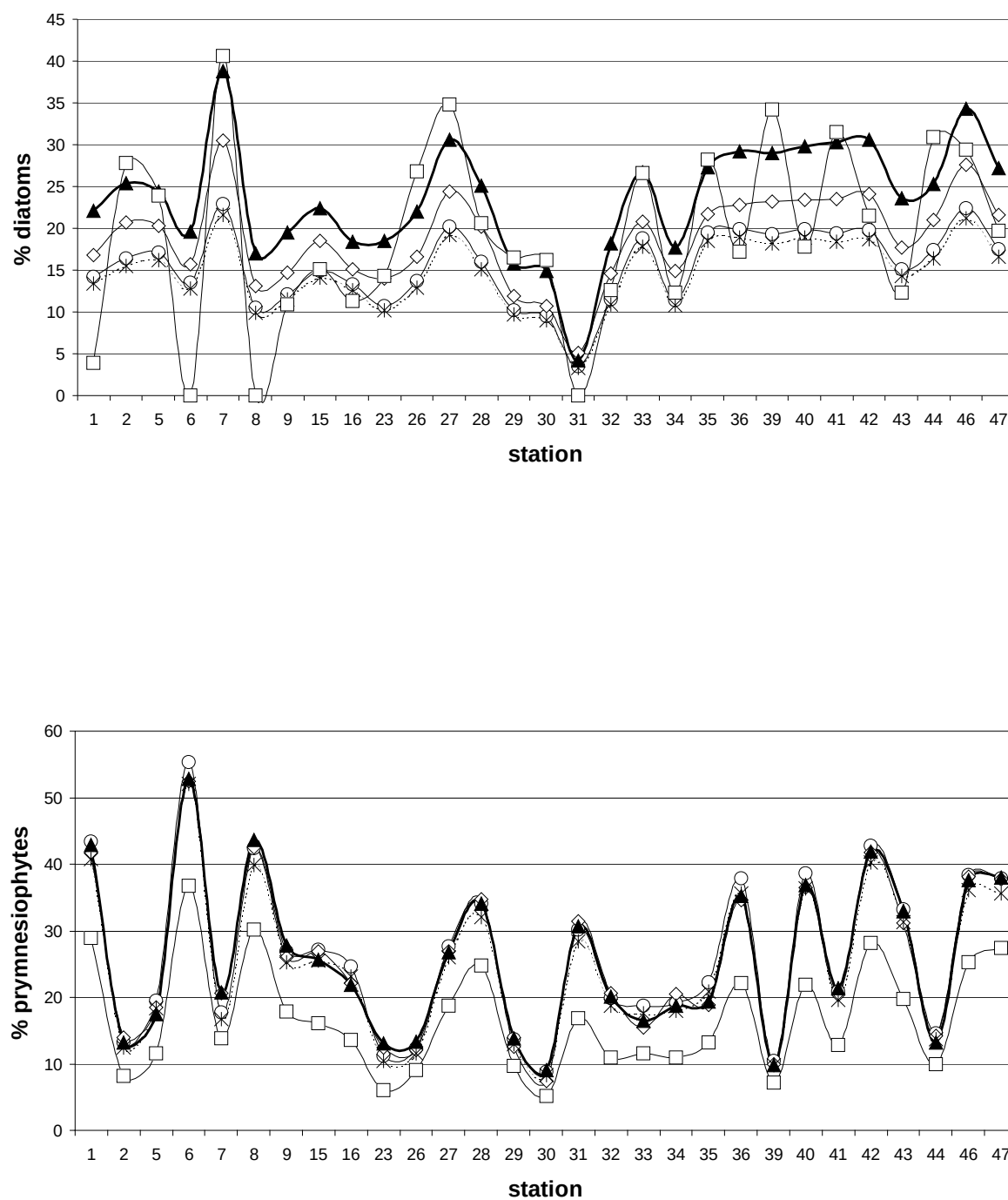


Figure 7 : Pourcentage of Diatoms and Prymnesiophytes in the « oceanic » area stations calculated by : star : **DP** method ; circle : Multiples Regressions ; diamond : Chemtax **A** ; triangle : Chemtax **B** ; square : Chemtax **C**.
 Pourcentage de diatomées et prymnésiofycées sur le réseau « océanique » selon les méthodes : étoile : **DP** method ; cercle : Multiples Regressions ; losange : Chemtax **A** ; triangle : Chemtax **B** ; carré : Chemtax **C**.

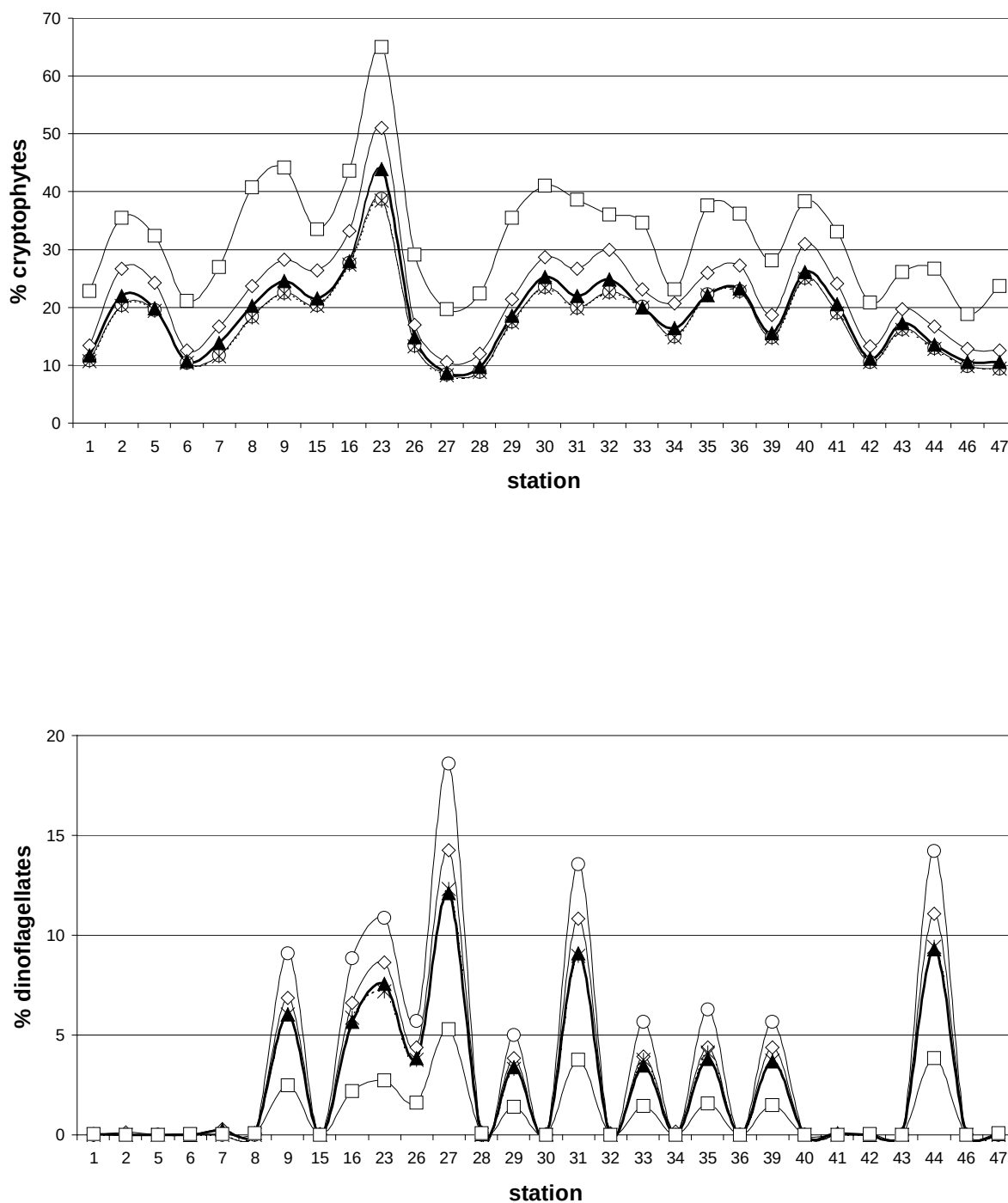


Figure 8 : Pourcentage de Cryptophytes and Dinoflagellates in the « oceanic » area stations calculated by : star : **DP** method ; circle : Multiples Regressions ; diamond : Chemtax **A** ; triangle : Chemtax **B** ; square : Chemtax **C**.
 Pourcentage de cryptophycées et dinoflagellés sur le réseau « océanique » selon les méthodes : étoile : **DP** method ; cercle : Multiples Regressions ; losange : Chemtax **A** ; triangle : Chemtax **B** ; carré : Chemtax **C**.

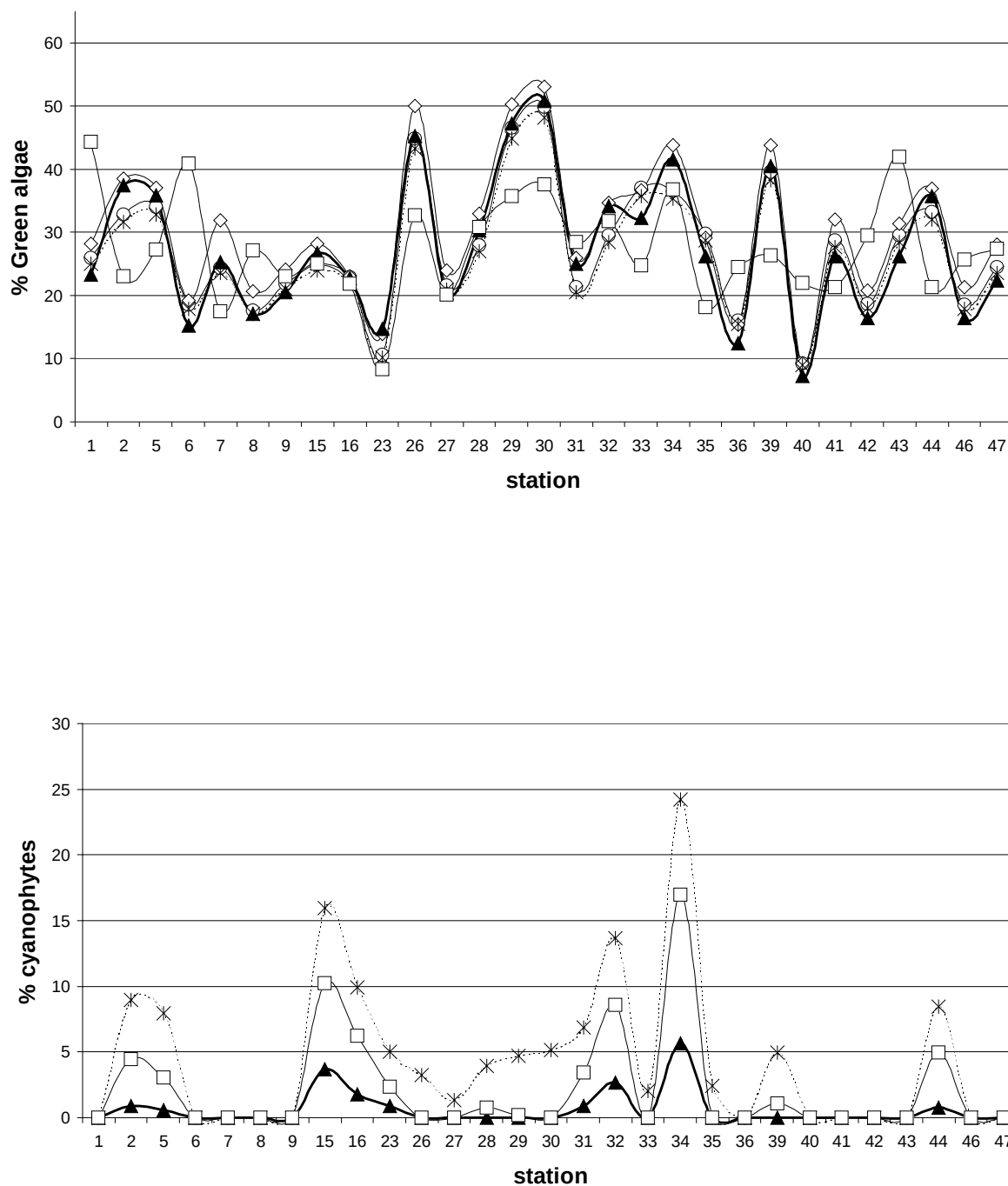


Figure 9 : Pourcentage of Green algae and Cyanophytes in the « oceanic » area station calculated by : star : **DP** method ; circle : Multiples Regressions ; diamond : Chemtax **A** ; triangle : Chemtax **B** ; square : Chemtax **C**.

Pourcentage d'algues vertes et cyanophycées sur le réseau « océanique » selon les méthodes : étoile : **DP** method ; cercle : Multiples Regressions ; losange : Chemtax **A** ; triangle : Chemtax **B** ; carré : Chemtax **C**.

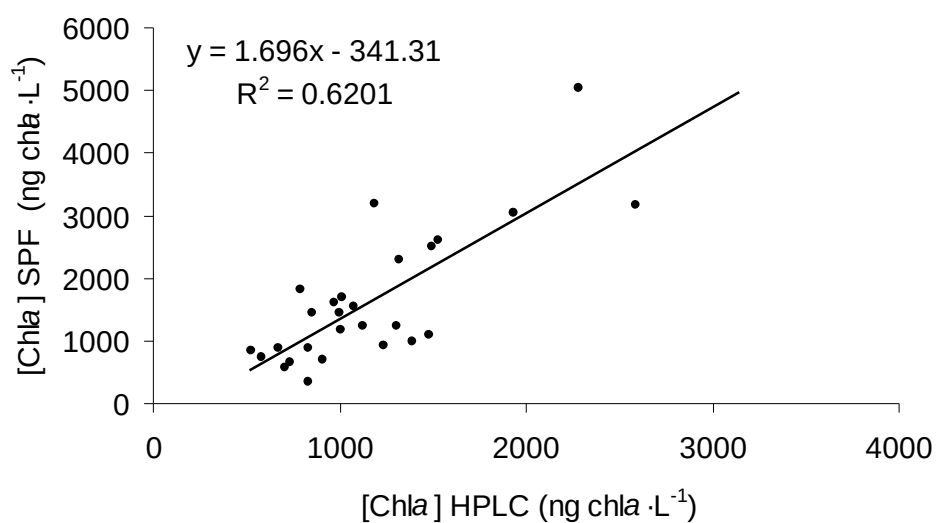


Figure 10 : Linear regression between HPLC chl a concentrations vs spectrofluorometric chl a concentrations (size fractionment experiment) for the « oceanic » area.
Régression linéaire existante entre les concentrations en chl a obtenues par HPLC et spectrofluorimétrie (fractionnement en classe de taille) pour le réseau « océanique ».

Biomarqueur	Abrev.	Chla:biomarqueur	Classe algale	Références
Chlorophylle <i>b</i>	Chl <i>b</i>	0.7 – 3	Algues vertes	1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10, 11
19'hexanoyloxyfucoxanthine	19HF	0.7 – 5.1	Prymnésiophycées	1, 2, 3, 7, 9, 10, 11
19'butanoyloxyfucoxanthine	19BF	0.9 – 3.9	Pélagophycées Chrysophycées	1, 11
Alloxanthine	Allo	1.8 – 4.2	Cryptophycées	3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11
Fucoxanthine	Fuco	1.2 – 2.3	Diatomées	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11
Péridinine	Peri	1.4 – 2.5	Dinoflagellés	1, 2, 3, 4, 5, 6,
Zéaxanthine	Zea	0.7 – 3.34	Cyanophycées	4, 5, 6, 9
Prasinoxanthine	Prasi	2.3 – 4.3	Prasinophycées	7, 11

1 : Andersen *et al.* (1996), 2 : Barlow *et al.* (1993), 3 : Barlow *et al.* (1998), 4 : Bustillos-Guzman (1996), 5 : Cailliau (1996), 6 : Claustre *et al.* (1994), 7 : Everitt *et al.* (1990), 8 : Gieskes et Kraay (1983), 9 : Gieskes *et al.* (1988), 10 : Letelier *et al.* (1993), 11 : Peeken (1997).

Table 1 : Biomarker pigments and their taxonomic message with ranges of ratios chla:biomarqueur found in the scientific literature.

Principaux biomarqueurs et leur message taxonomique avec les rapports pigmentaires chla:biomarqueur trouvés dans la littérature scientifique.

PIGMENT	MESSAGE TAXONOMIQUE
Chlorophylles	
Chlorophylle <i>a</i>	Biomasse photosynthétique totale sans les prochlorophycées
Divinyl-chla	Prochlorophycées
Chlorophylle <i>b</i>	Algues vertes : chlorophycées, prasinophycées, euglénophycées
Divinyl-chl <i>b</i>	Prochlorophycées
Chlorophylle <i>c</i>	Chromophycées
Chlorophylle <i>c1</i>	Diatomées, qqs prymnésiohycées, raphidophycées
Chlorophylle <i>c2</i>	Diatomées, dinoflagellés, prymnésiohycées, raphidophycées, cryptophycées
Chlorophylle <i>c3</i>	Qqs. prymnésiohycées, une chrysophycée, qqs. dinoflagellés and diatomées
Caroténoïdes	
Alloxanthine	Cryptophycées
19BF	Qqs. prymnésiohycées, pélagophycées , chrysophycées , dinoflagellés
Fucoxanthine	Diatomées , prymnésiohycées, chrysophycées, raphidophycées, qqs. dinoflagellés
19HF	Prymnésiophycées , dinoflagellés
Lutéine	Algues vertes : chlorophycées , prasinophycées
Néoxanthine	Algues vertes : chlorophycées , prasinophycées , euglénophycées
Péridinine	Dinoflagellés
Prasinoxanthine	Qqs. prasinophycées
Siphonaxanthine	Qqs. prasinophycées, une euglénophycée
Violaxanthine	Algues vertes : chlorophytes, prasinophytes, eustigmatophytes
Zéaxanthine	Cyanophycées , prochlorophycées, rhodophycées, chlorophycées, eustigmatophycées
Dinoxanthine	Dinoflagellés
Diadinoxanthine	Diatomées, dinoflagellés, prymnésiohycées, chrysophycées, raphidophycées, euglénophycées

Table 2 : Summary of signature pigments usefull as markers of algal groups and processes in the sea.

Résumé des principaux pigments utilisés comme biomarqueurs des groupes algaux et de processus dans le milieu marin.

PIGMENT	TAXONOMIC MESSAGE	SIZE
Zea	Cyanophycées et Prochlorophycées	< 2 µm
Total Chl <i>b</i>	Chlorophycées and Prochlorophycées	< 2 µm
19HF + 19BF	Chromophycées nanoflagellés	2-20 µm
Allo	Cryptophycées	2-20 µm
Fuco	Diatomées	> 20 µm
Peri	Dinoflagellés	> 20 µm

Table 3 : Biomarker pigments and their taxonomic message with the pigmentary size class used.

Principaux biomarqueurs et leur message taxonomique avec les classes de taille pigmentaires utilisées.

Station N°	diatomées	dinoflagellés	cryptophycées	<i>E.huxleyi</i>
1	4	98	59	1202
2	2	158	243	83
3	4	92	87	6
4	26	21	128	NC
5	1	198	176	77
6	2	56	115	3190
7	60	69	68	653
8	3	54	103	1330
9	0	129	293	458
10	8	43	120	NC
11	45	31	52	NC
12	266	45	128	NC
13	136	41	47	NC
14	89	89	112	480
15	1	46	98	504
16	0	194	232	151
17	10	16	250	73
18	8	70	120	0
19	9	37	70	NC
20	87	86	92	NC
21	8	52	52	0
22	27	88	155	20
23	2	248	1265	89
24	3	54	112	0
25	19	124	89	NC
26	NC	NC	NC	NC
27	NC	NC	NC	NC
28	NC	NC	NC	NC
29	NC	NC	NC	NC
30	0	79	219	NC
31	1	199	270	NC
32	1	107	196	NC
33	1	110	573	169
34	0	63	105	61.5
35	0	53	266	194
36	0	117	218	NC
37	NC	NC	NC	NC
38	19	27	90	0
39	14	138	142	143
40	0	115	301	1016
41	11	42	105	319
42	8	62	33	1202
43	1	48	103	1105
44	24	82	54	50
45	4	50	84	0
46	35	57	49	0
47	9	106	91	940

Table 4 : Cell abundances obtain by microscope counts in cells·mL⁻¹ over the whole studies area for the Diatoms, micro- and nanoplanktonic Dinoflagellates, Cryptophytes and the Coccolithophorid *Emiliana huxleyi*. NC : no counted.

Abondances cellulaires obtenues par comptages au microscope optique en cell·mL⁻¹ sur l'ensemble du secteur étudié pour les diatomées, dinoflagellés micro- et nanoplanctoniques, cryptophycées et le coccolithophoridé *Emiliana huxleyi*. NC : pas de comptage.

st	filter	peri	19BF	fuco	neo	19HF	prasi	viola	DDX	allo	zea	Chl b	Chl a
1	Ø25	0	0	89	0	261	0	0	92	27	0	160	832
2	Ø25	0	10	87	20	67	46	12	35	43	21	171	702
3	Ø47	12	0	124	14	25	48	7	31	47	0	123	651
4	Ø47	29	0	148	14	0	31	8	29	96	0	107	772
5	Ø25	0	22	110	21	120	55	19	52	50	23	215	851
6	Ø25	0	28	133	0	522	52	34	157	41	0	179	1301
7	Ø25	0	15	195	0	144	64	12	51	39	0	203	1123
8	Ø25	0	22	72	13	279	30	9	55	50	0	119	908
9	Ø25	24	22	93	19	196	28	11	56	68	0	163	1006
10	Ø47	12	0	80	0	16	0	0	17	53	0	44	440
11	Ø47	20	0	269	0	18	17	0	34	37	0	48	709
12	Ø47	48	0	679	0	0	12	0	78	50	0	46	1900
13	Ø47	0	0	283	0	33	0	0	45	16	0	40	713
14	Ø47	0	21	116	11	158	24	0	43	57	11	74	713
15	Ø25	0	0	66	0	114	27	10	38	36	31	107	580
16	Ø25	20	17	84	0	148	43	14	63	69	27	141	831
17	Ø47	18	16	117	0	104	0	0	39	63	9	44	599
18	Ø47	8	0	37	0	32	0	0	18	19	5	35	245
19	Ø47	33	0	250	0	24	0	0	49	26	0	42	710
20	Ø47	107	0	309	0	14	15	0	97	49	0	43	1051
21	Ø47	17	0	54	0	48	0	0	26	11	0	42	287
22	Ø47	0	0	54	0	54	0	0	29	21	9	34	298
23	Ø25	38	21	108	0	107	0	0	43	155	22	104	1330
24	Ø47	25	13	58	0	128	18	8	64	30	16	54	454
25	Ø47	68	0	77	0	31	18	0	44	18	0	55	417
26	Ø25	18	11	123	47	106	119	22	47	48	13	396	1188
27	Ø25	155	60	480	85	627	162	51	216	79	14	503	3133
28	Ø25	0	24	276	69	561	151	41	128	61	30	473	2278
29	Ø25	18	18	102	56	131	135	28	43	69	21	456	1319
30	Ø25	0	0	107	67	95	162	57	50	106	26	552	1490
31	Ø25	55	162	41	0	334	67	22	102	92	35	241	1528
32	Ø25	0	0	68	29	113	48	20	59	54	36	172	785
33	Ø25	39	41	370	90	351	227	58	112	156	17	712	2588
34	Ø25	0	0	45	0	72	47	11	47	24	42	142	523
35	Ø25	32	34	285	43	310	126	30	108	129	16	426	1928
36	Ø25	0	0	187	0	339	0	0	144	85	0	147	1236
37	Ø47	21	0	156	0	39	47	11	30	50	0	163	891
38	Ø47	40	0	122	10	27	36	7	36	53	0	82	684
39	Ø25	21	26	202	41	104	129	25	60	62	23	407	1384
40	Ø25	0	0	223	0	414	0	0	179	112	0	102	1479
41	Ø25	0	19	146	25	150	81	23	63	57	0	212	994
42	Ø25	0	0	100	0	206	33	13	70	21	0	92	666
43	Ø25	0	0	116	37	243	56	0	121	49	0	221	1011
44	Ø25	28	22	96	0	77	57	0	41	29	21	180	730
45	Ø47	23	0	148	11	27	43	7	36	70	0	102	783
46	Ø25	0	14	165	0	270	48	20	102	29	0	134	972
47	Ø25	0	27	142	18	294	51	22	66	31	0	195	1073

Table 5 : HPLC pigment concentrations (|S| matrix) for all Modycot 98.3 sampled stations in $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$. The shaded rows are the GF/F 25mm filters samples.

Concentrations pigmentaires obtenues par HPLC (matrice |S|) en $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$ pour toutes les stations échantillonnées de la campagne Modycot 98.3. Les cellules grisées correspondent aux stations échantillonnées avec des filtres GF/F de 25 mm.

Station N°	Others	Cryptophytes	Green algae	Diatoms	Prymnesiophytes	Dinoflagellates	Control (%)
1	12	11	26	14	43	0	106.6
2	15	20	33	16	13	0	97.4
5	12	20	34	17	19	0	102.2
6	8	10	19	14	55	0	105.8
7	9	12	24	23	18	0	85.7
8	11	18	18	10	42	0	100.3
9	10	23	22	12	27	9	102.7
15	18	20	25	15	27	0	105.0
16	12	28	23	13	25	9	109.6
23	8	39	11	11	11	11	89.7
26	9	13	45	14	12	6	98.7
27	3	8	22	20	28	19	99.8
28	5	9	28	16	34	0	91.4
29	8	17	47	10	14	5	100.9
30	7	24	50	9	9	0	98.7
31	7	20	21	4	30	14	95.3
32	13	23	30	11	20	0	96.7
33	4	20	37	19	19	6	104.4
34	20	15	37	11	19	0	101.8
35	5	22	30	19	22	6	105.3
36	8	23	16	20	38	0	104.9
39	7	15	40	19	10	6	97.2
40	7	25	9	20	39	0	99.9
41	10	19	29	19	21	0	98.5
42	15	11	19	20	43	0	107.2
43	10	16	29	15	33	0	104.2
44	14	13	33	17	15	14	106.4
46	11	10	19	22	38	0	99.8
47	10	9	24	17	38	0	98.9

Table 6 : Percent contribution of each algal class (%_{class}) over the total biomass obtained by the multiple regression analysis, for the « oceanic » stations.

Pourcentage de chaque classe algale (%_{classe}) sur la biomasse totale obtenue par régressions multiples. Les stations sélectionnées appartiennent au réseau « océanique ».

Station N°	Cyanophytes	Pelagophytes	Cryptophytes	Green algae	Diatoms	Prymnesiophytes	Dinoflagellates	Control (%)
1	0	0	11	25	13	41	0	89.9
2	9	1	20	32	15	12	0	90.1
5	8	3	19	33	16	18	0	97.2
6	0	2	10	18	13	52	0	95.3
7	0	1	12	23	22	17	0	74.7
8	0	2	18	17	10	40	0	87.6
9	0	2	22	21	11	25	6	88.4
15	16	0	20	24	14	26	0	99.8
16	10	2	27	22	13	23	6	103.0
23	5	2	38	10	10	10	7	83.1
26	3	1	13	43	13	12	4	89.1
27	1	2	8	21	19	26	12	89.9
28	4	1	9	27	15	32	0	87.9
29	5	1	17	45	10	13	3	94.3
30	5	0	23	48	9	8	0	94.0
31	7	11	20	21	3	28	9	98.5
32	14	0	23	28	11	19	0	94.2
33	2	2	20	36	18	18	4	98.5
34	24	0	15	35	11	18	0	103.2
35	2	2	22	29	18	21	4	98.5
36	0	0	23	15	19	36	0	92.6
39	5	2	15	38	18	10	4	91.5
40	0	0	25	9	19	36	0	89.1
41	0	2	19	28	18	20	0	86.6
42	0	0	11	18	19	40	0	87.5
43	0	0	16	28	14	31	0	90.1
44	8	3	13	32	16	14	9	95.9
46	0	1	10	18	21	36	0	86.5
47	0	3	9	24	17	36	0	87.7

Table 7 : Percent contribution of each algal class (%_{class}) over the total biomass obtained by the Diagnostic Pigments method (DP), for the « oceanic » sampled area.

Pourcentage de chaque classe algale (%_{classe}) sur la biomasse totale obtenue par la méthode DP (diagnostic pigments). Les stations sélectionnées appartiennent au réseau « océanique ».

Station N°	Green algae	Diatoms	Dinoflagellates	Prymnesiophytes	Cryptophytes
1	28	17	0	42	13
2	38	21	0	14	27
5	37	20	0	18	24
6	19	16	0	52	13
7	32	31	0	21	17
8	21	13	0	42	24
9	24	15	7	26	28
15	28	18	0	27	26
16	23	15	7	22	33
23	14	14	9	12	51
26	50	17	4	12	17
27	24	24	14	27	11
28	33	20	0	35	12
29	50	12	4	13	21
30	53	11	0	7	29
31	26	5	11	31	27
32	35	15	0	21	30
33	37	21	4	16	23
34	44	15	0	20	21
35	29	22	4	19	26
36	15	23	0	35	27
39	44	23	4	10	19
40	9	23	0	36	31
41	32	24	0	20	24
42	21	24	0	42	13
43	31	18	0	31	20
44	37	21	11	14	17
46	21	28	0	38	13
47	28	22	0	38	12

Table 8 : Percent contribution of each algal class (%_{class}) over the total biomass obtained by Chemtax A, for the « oceanic » sampled area.

Pourcentage de chaque classe algale (%_{classe}) sur la biomasse totale obtenue par Chemtax A. Les stations sélectionnées appartiennent au réseau « océanique ».

CHEMTAX A : $|F|_A$

	PER	FUC	19HF	ALO	CHLb	CHLa
Algues vertes	0	0	0	0	0.56	0.85
Diatomées	0	0.55	0	0	0	0.88
Dinoflagellés	0.36	0	0	0	0	1.04
Prymnésiophycées	0	0	0.75	0	0	1.02
Cryptophycées	0	0	0	0.25	0	1.05

CHEMTAX B - 25 mm : $|F|_{B25}$

	PER	19BF	FUC	19HF	ALO	ZEA	CHLb	CHLa
Cyanophycées	0	0	0	0	0	0.75	0	0.75
Algues vertes	0	0	0	0	0	0.05	0.58	0.88
Dinoflagellés	0.40	0	0	0	0	0	0	1
Prymnésiophycées	0	0	0	0.75	0	0	0	1.02
Cryptophycées	0	0	0	0	0.28	0	0	1.02
Diatomées	0	0	0.47	0	0	0	0	0.96
Pélagophycées	0	1.30	0.10	0	0	0	0	1

CHEMTAX B - 47 mm : $|F|_{B47}$

	PER	19BF	FUC	19HF	ALO	ZEA	CHLb	CHLa
Cyanophycées	0	0	0	0	0	0.50	0	1
Algues vertes	0	0	0	0	0	0.05	0.62	0.84
Dinoflagellés	0.52	0	0	0	0	0	0	0.88
Prymnésiophycées	0	0	0	0.87	0	0	0	0.90
Cryptophycées	0	0	0	0	0.31	0	0	0.99
Diatomées	0	0	0.45	0	0	0	0	0.98
Pélagophycées	0	1.30	0.10	0	0	0	0	1

CHEMTAX C : $|F|_C$

	PER	19BF	FUC	NEO	19HF	PRA	VIO	DDX	ALO	ZEA	CHLb	CHLa
Chlorophycées	0	0	0	0.01	0	0	0.05	0	0	0.08	0.5	1
Prasinophycées	0	0	0	0.11	0	0.37	0.1	0	0	0.05	1.13	1.04
Euglénophycées	0	0	0	0.01	0	0	0	0.27	0	0	0.29	0.97
Cryptophycées	0	0	0	0	0	0	0	0	0.17	0	0	1.03
Diatomées	0	0	0.35	0	0	0	0	0.15	0	0	0	1.1
Pélagophycées	0	1.2	0.2	0.01	0	0	0	0.2	0	0	0	1
Dinoflagellés	1	0	0	0	0.2	0	0	0.1	0	0	0	1
Prymnésiophycées	0	0.02	0.4	0	1.32	0	0	0.1	0	0	0	1.16
Cyanophycées	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0	1

Table 9 : The biomarker:chl a ratios calculated by Chemtax ($|F|$ matrix) for the Chemtax A variant ($|F|_A$), Chemtax B variant for « oceanic » stations ($|F|_{B25}$), Chemtax B variant for « coastal » stations ($|F|_{B47}$) and Chemtax C variant for « oceanic » stations.

Rapports pigmentaires biomarqueur:chl a calculés par Chemtax (matrice $|F|$) pour Chemtax A ($|F|_A$), Chemtax B dans le réseau « océanique » ($|F|_{B25}$), Chemtax B dans le réseau « côtier » ($|F|_{B47}$) et Chemtax C dans le réseau « océanique ».

Station N°	Cyanophytes	Green algae	Dinoflagellates	Prymnesiophy.	Cryptophytes	Diatoms	Pelagophytes
Filtre GF/F 25 mm							
1	0	23	0	43	12	22	0
2	1	38	0	13	22	25	1
5	1	36	0	17	20	24	2
6	0	15	0	53	11	20	2
7	0	25	0	21	14	39	1
8	0	17	0	44	20	17	2
9	0	20	6	28	25	20	2
15	4	27	0	26	21	22	0
16	2	23	6	22	28	18	1
23	1	15	8	13	44	18	1
26	0	45	4	13	15	22	1
27	0	20	12	27	9	31	1
28	0	30	0	34	10	25	1
29	0	47	3	14	19	16	1
30	0	51	0	9	25	15	0
31	1	25	9	31	22	4	8
32	3	34	0	20	25	18	0
33	0	32	3	16	20	27	1
34	6	42	0	19	16	18	0
35	0	26	4	19	22	27	1
36	0	12	0	35	23	29	0
39	0	41	4	10	16	29	1
40	0	7	0	37	26	30	0
41	0	26	0	21	21	30	1
42	0	16	0	42	11	31	0
43	0	26	0	33	17	24	0
44	1	36	9	13	14	25	2
46	0	16	0	38	11	34	1
47	0	22	0	38	11	27	2
Filtre GF/F 47 mm							
3	0	160	21	27	153	290	0
4	0	131	48	0	295	298	0
10	0	57	21	17	167	179	0
11	0	52	30	15	103	508	0
12	0	69	84	4	171	1572	0
13	0	48	0	33	47	586	0
14	10	101	0	164	179	244	16
17	10	54	28	102	185	207	12
18	5	49	14	33	61	83	0
19	0	49	54	23	76	507	0
20	0	53	178	15	151	655	0
21	0	53	29	50	35	119	0
22	12	47	0	56	67	116	0
24	22	69	40	128	87	98	10
25	0	67	112	31	54	153	0
37	0	223	38	45	173	412	0
38	0	110	68	30	175	301	0
45	0	135	39	30	226	353	0

Table 10 :
Percent contribution of each algal class (%_{class}) over the total biomass obtain by Chemtax B for all stations. Pourcentage de chaque classe algale (%_{classe}) sur la biomasse totale obtenue par Chemtax B. Les stations sélectionnées appartiennent au réseau « océanique ».

Station N°	Chlorophytes	Prasinophytes	Euglenophytes	Cryptophytes	Diatoms	Pelagophytes	Dinoflagellates	Prymnesiophytes	Cyanophytes
1	10	1	33	23	4	0	0	29	0
2	3	19	1	35	28	1	0	8	4
5	5	18	4	32	24	2	0	12	3
6	0	9	31	21	0	1	0	37	0
7	3	15	0	27	41	1	0	14	0
8	1	11	16	41	0	2	0	30	0
9	2	11	10	44	11	2	2	18	0
15	7	10	8	34	15	0	0	16	10
16	0	11	11	44	11	1	2	14	6
23	8	0	0	65	14	1	3	6	2
26	0	31	2	29	27	1	2	9	0
27	0	18	3	20	35	1	5	19	0
28	3	22	6	22	21	1	0	25	1
29	2	32	3	36	16	1	1	10	0
30	4	32	2	41	16	0	0	5	0
31	7	10	11	39	0	9	4	17	3
32	0	18	14	36	13	0	0	11	9
33	0	25	0	35	27	1	1	12	0
34	0	18	18	23	12	0	0	11	17
35	0	18	0	38	28	1	2	13	0
36	1	0	23	36	17	0	0	22	0
39	0	26	0	28	34	1	1	7	1
40	0	0	22	38	18	0	0	22	0
41	0	21	0	33	31	1	0	13	0
42	0	11	18	21	21	0	0	28	0
43	0	14	28	26	12	0	0	20	0
44	1	18	2	27	31	2	4	10	5
46	0	11	14	19	29	1	0	25	0
47	4	16	7	24	20	2	0	27	0

Table 11 : Percent contribution of each algal class (%_{class}) over the total biomass obtained by Chemtax C, for the « oceanic » stations.

Pourcentage de chaque classe algale (%_{classe}) sur la biomasse totale obtenue par Chemtax C. Les stations sélectionnées appartiennent au réseau « océanique ».

Counts Vs. Chemtax B	n	r	a	b
Cryptophytes Vs. Cryptophytes (chemtax B)	42	0.79	1267	-67800
<i>Emiliana huxleyi</i> Vs. Prymnesiophytes (chemtax B)	30	0.77	1.11	-52
Diatoms Vs. Diatoms (chemtax B)	42	0.80	151	-23800
Dinoflagellates Vs. Dinoflagellates (chemtax B)	42	0.25	324	74700

Table 12 : Linear regressions coefficients between the cell abundances obtained by microscope counts in $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$ vs relative biomass obtain by Chemtax B ($[\text{chl}a]_{\text{class}}$) in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$.

Coefficients de la régression linéaire obtenue entre les valeurs d'abondances cellulaires (comptages microscopiques) en $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$ et la biomasse relative obtenue par Chemtax B ($[\text{chl}a]_{\text{classe}}$) en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$.

Station N°	Filtrations			Pigmentary method		
	0.2 μm	2 μm	14 μm	$[\text{chl}a]_{\text{pico}}$	$[\text{chl}a]_{\text{nano}}$	$[\text{chl}a]_{\text{micro}}$
1	510	360	20	248	446	138
2	380	140	60	338	211	153
5	1230	200	30	375	303	174
6	500	680	60	258	851	192
7	680	340	220	382	374	366
8	250	430	30	199	588	120
9	760	400	20	290	509	208
15	490	220	30	227	246	108
16	120	210	30	277	384	170
26	2610	360	220	679	275	234
28	3110	1600	330	804	1033	441
29	1950	270	90	771	354	194
30	2300	160	50	972	338	180
31	1240	1190	180	440	936	153
32	1300	390	130	368	295	121
33	1800	1190	190	1120	841	627
34	560	240	60	296	154	73
35	2130	710	210	692	740	496
36	610	250	80	240	691	305
39	350	530	120	705	314	365
40	600	370	130	177	913	388
41	860	300	290	361	384	249
42	400	380	120	146	361	159
43	920	580	200	355	470	186
44	290	280	90	324	206	200
46	960	400	250	213	497	262
47	920	430	200	304	547	222

Table 13 :

Size fractionation results of spectrofluorometric concentrations in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ obtained over the Polycarbonate 0.2 μm , 2 μm and 14 μm filters and the chl a contribution by size ($[\text{chl}a]_{\text{size}}$) in $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ obtain by pigmentary method.

Contribution en chl a par classe de taille ($[\text{chl}a]_{\text{taille}}$) en $\text{ng chl}a\cdot\text{L}^{-1}$ obtenues par la méthode pigmentaire par spectrofluorimétrie à partir des filtrations fractionnées effectuées sur les filtres en polycarbonate de 0.2 μm , 2 μm et 14 μm de porosité nominal.

coefficient	Pico-	Nano-	Micro-
r	0.77	0.77	0.55
a	0.25	0.56	0.81
b	169	231	137

Table 14 : Linear regression results between the spectrofluorometric vs pigmentary method in the size fractionation experiment.

Coefficients obtenus à partir de la régression linéaire calculé entre les résultats issus des filtrations fractionnées (spectrofluorimétrie) et de la méthode pigmentaire.

Les réponses apportées dans le chapitre 3.1. nous ont permis de valider l'utilisation des méthodes pigmentaires pour l'étude écologique dans les domaines de la chémotaxonomie par Chemtax et de la distribution des classes de taille phytoplanctoniques. Cependant d'autres questions restent sans réponse :

- a) Nous avons validé les résultats de Chemtax pour les diatomées, cryptophycées et prymnésiofycées. L'étude des dinoflagellés a montré la limite dans l'utilisation de la péricidine comme biomarqueur. Alors qu'en est-il des cyanophycées et des algues vertes ?
- b) Les filtrations fractionnées effectuées avec le dispositif « Sartorius » sur le bateau n'ont pas été d'une mise en œuvre facile. Alors, avec l'utilisation d'autres dispositifs de filtration moins contraignants aurons nous des meilleurs résultats ?

Dans le **chapitre 3.2.** nous répondrons à la première question en étudiant la relation entre les concentrations du picophytoplancton autotrophe obtenues par cytométrie de flux et la concentration de son pigment biomarqueur, la zéaxanthine.

Pour les algues vertes nous n'apporterons pas de réponse, car si nous disposons des résultats obtenus par la méthode pigmentaire, aucune comparaison n'est possible par manque de comptages microscopiques. Du fait du faible pouvoir de résolution des microscopes utilisés (Nikon et Axiovert 25), l'identification et le dénombrement de cette classe algale a été impossible à effectuer.

Dans le **chapitre 3.3.** nous essaierons d'élargir les comparaisons dans la distribution des classes de taille cellulaires en utilisant les résultats des filtrations fractionnées effectuées avec d'autres dispositifs de filtration.

3.2. Corrélation entre les abondances cellulaires de *Synechococcus* spp. (cyanophycée) et son biomarqueur pigmentaire, la zéaxanthine.

Pendant la campagne Bio-Modycot 99.1 (avril 1999) ont été effectués des prélèvements de surface et au niveau de la DCM (Deep Chlorophyll Maximum) destinés à être analysés par cytométrie de flux dans le laboratoire de la station biologique de Roscoff.

Cette méthode, qui est aujourd'hui la plus adaptée pour la caractérisation des cellules picophytoplanctoniques, nous permettra de nous affranchir des limites imposées par le microscope optique. La méthode cytométrique utilisée est celle décrite par Marie *et al.* (1997).

3.2.1. Corrélation numérique :

Les faibles concentrations en zéaxanthine observées lors de la campagne Bio-Modycot 99.1 ont été insuffisantes pour intégrer le groupe des cyanophycées dans la matrice $|F_0|$ de Chemtax. Le coefficient de corrélation linéaire obtenu entre l'abondance de *Synechococcus* spp. par cytométrie de flux et la concentration en zéaxanthine en $\text{ng zeax} \cdot \text{L}^{-1}$ pour chaque échantillon a été égal à 0.54 pour les échantillons pris en surface et égal à 0.71 pour ceux pris à la profondeur du maximum de chl *a* (Figure 11).

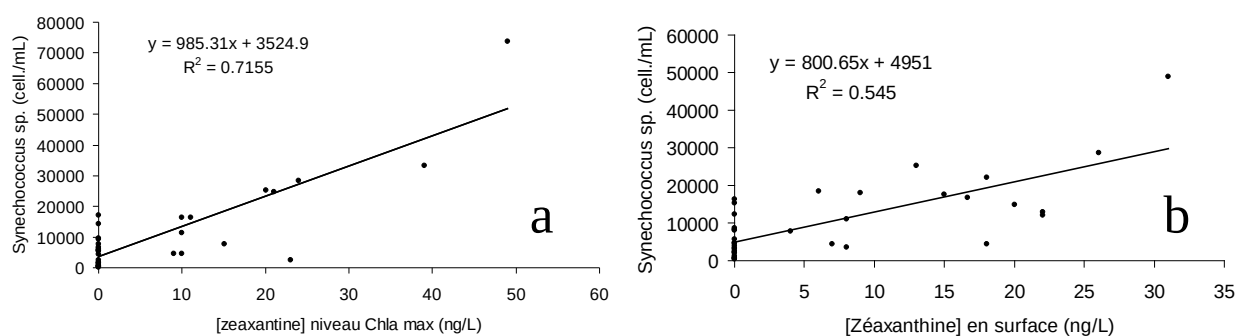


Figure 11 : Corrélation existant entre les abondances cellulaires de *Synechococcus* spp. obtenues par cytométrie de flux et les concentrations pigmentaires de zéaxanthine (biomarqueur des cyanophycées). a) échantillons du maximum de chl *a* ; b) échantillons de surface.

3.2.2. Concordances spatiale :

Dans la figure 12, les maximum d'abondance en *Synechococcus* spp. observés dans les stations 15, 16, 17, 42, 43 et 46 ont concordé avec les concentrations en zéaxanthine supérieures à $15 \text{ ng} \cdot \text{L}^{-1}$. La station 34 présente un maximum en zéaxanthine avec un minimum d'abondance de *Synechococcus* spp., ce qui suggère la présence des algues vertes (les chlorophycées possèdent des faibles quantités de zéaxanthine). La concentration en chlorophylle *b* égale à $423 \text{ ng} \cdot \text{L}^{-1}$ dans la station 34 (deuxième valeur absolue trouvée dans la couche de surface) appuie cette dernière hypothèse.

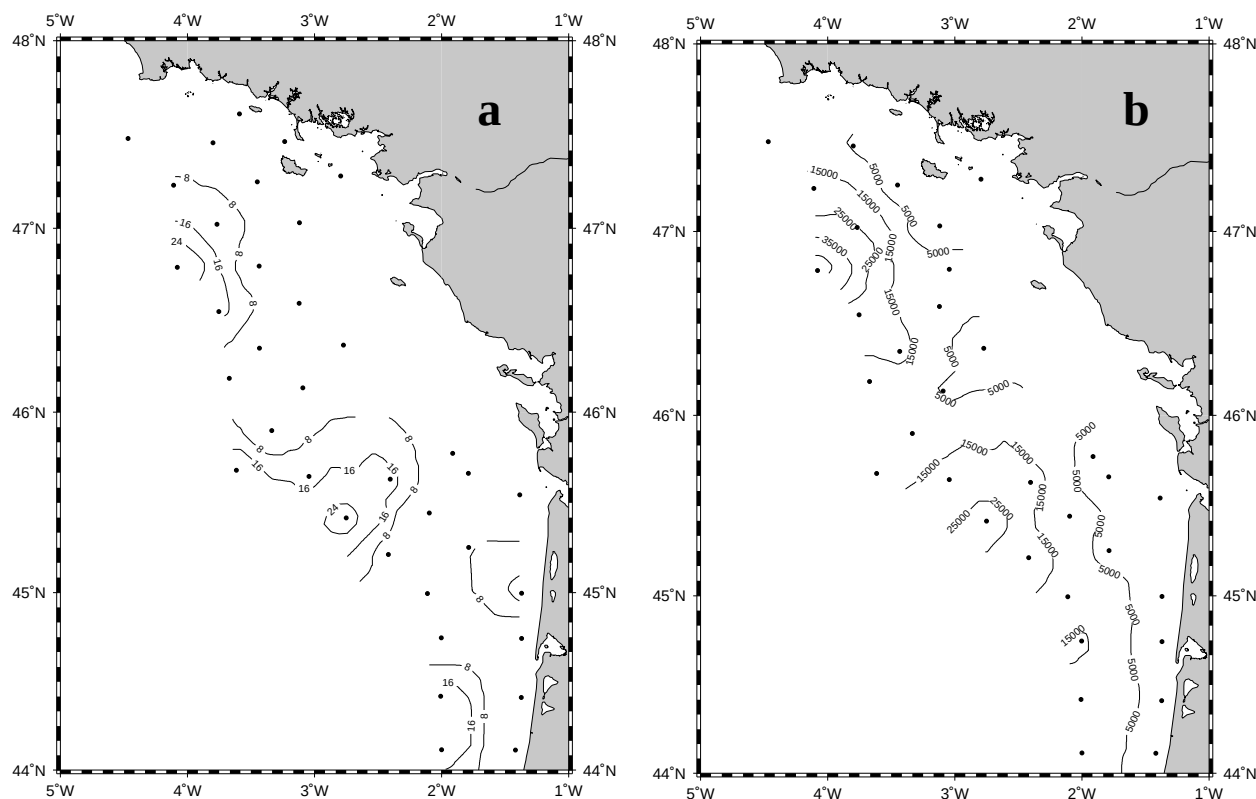


Figure 12 : Concordance spatiale entre a) la concentration en zéaxanthine en $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$ (HPLC) pour les stations de surface de la campagne Bio-Modycot 99.1 (avril 1999) et b) abondances de *Synechococcus* spp. (cytométrie de flux) en $\text{cell}\cdot\text{mL}^{-1}$.

Les concentrations en zéaxanthine montrent de bonnes concordances avec les abondances en *Synechococcus* spp. (population picophytoplanctonique). L'utilisation de la zéaxanthine est donc pertinente comme biomarqueur des cyanophycées dans le cadre des études écologiques sur le PCAF. Il faut cependant faire attention aux possibles covariances entre la zéaxanthine et la chlorophylle *b* afin de ne pas commettre d'erreurs d'interprétation.

3.3. Corrélations entre filtrations fractionnées et la méthode pigmentaire pour les campagnes Bio-Modycot 99.2 (juin 1999) et 99.3 (septembre 1999).

Les filtrations fractionnées effectuées pendant les campagnes Bio-Modycot 99.2 et 99.3 ont suivi des protocoles différents de celui utilisé pendant Bio-Modycot 98.3 (présenté dans le chapitre 3.1.). Nous allons maintenant étudier la corrélation entre les concentrations en

chlorophylle *a* (HPLC) obtenues par ces nouvelles filtrations fractionnées avec la méthode pigmentaire déjà décrite dans le chapitre 3.1.

Les stratégies d'échantillonnage, les techniques d'analyse et les méthodes de calcul sont celles qui ont été respectivement présentées dans les chapitres 2.2.3., 2.3.1. et 2.4.3.

Bio-Modycot 99.2 :

Les corrélations obtenues pour l'ensemble pico- plus nanophytoplancton et le microphytoplancton, sont significatives ($p > 99\%$). Les coefficients de corrélation pour le microphytoplancton et le pico- plus nanophytoplancton ont été égales à 0.68 et 0.92 respectivement (Tableau 15).

Bio-Modycot 99.3 :

Les corrélations obtenues entre la méthode de filtration fractionnée et la pigmentaire (pour le pico- et le microphytoplancton), sont significatives ($p > 99\%$). Les coefficients de corrélation ont été de 0.82 pour le picophytoplancton et de 0.80 pour le microphytoplancton (Tableau 15). Le coefficient de corrélation égal à -0.07 pour le nanophytoplancton met en évidence le manque de lien entre les variables.

La bonne adéquation de cette méthode passe par une bonne connaissance régionale dans la distribution des classes algales (et par conséquence de ses pigments). Pendant la campagne Modycot 99.2 nous avons constaté que la chlorophylle *b* se répartissait d'une façon sensiblement équivalente entre les trois classes de taille (à l'exception de quelques stations aux embouchures des fleuves où un bloom du dinoflagellé *Gymnodinium chlorophorum* contenant de la chlorophylle *b* avait été détecté), ce qui a permis de changer les équations (11), (12) et (13) en :

$$BP_{\text{pico}} = (\text{zea} + \text{chl}b/3)/DP \quad (11')$$

$$BP_{\text{nano}} = (\text{allo} + 19\text{BF} + 19\text{HF} + \text{chl}b/3)/DP \quad (12')$$

$$BP_{\text{micro}} = (\text{fuco} + \text{peri} + \text{chl}b/3)/DP \quad (13')$$

Les résultats ainsi obtenus ont fait diminuer le coefficient de corrélation du pico- plus nanophytoplancton de 0.92 à 0.86 et augmenter celui du microphytoplancton de 0.68 à 0.78 (Tableau 15).

campagne	n	Pico-	Nano-	Micro-
Modycot 98.3 (voir chapitre 3.1.)	27	0.77	0.77	0.55
Modycot 99.2	18	0.92		0.68
Modycot 99.3	11	0.82	-0.07	0.80
Variante				
Modycot 99.2 avec 1/3 chl <i>b</i> dans chaque compartiment	18	0.86		0.78

Tableau 15 : Coefficients de corrélation existant entre les biomasses calculées par la méthode pigmentaire et celles obtenues par filtrations fractionnées.

Hormis la valeur de r égale à -0.07 obtenue pour le nanophytoplancton en septembre 1999, nous avons obtenu des meilleures corrélations avec les dispositifs de filtrations fractionnées « en parallèle » par rapport à ceux en « série » du dispositif « Sartorius ». Il est probable que l'amélioration des coefficient de corrélation soit due à l'homogénéité dans les analyses de la chlorophylle *a* pour Bio-Modycot 99.2 et 99.3 (utilisation de l'HPLC dans le calcul de la chlorophylle *a* pour les fractionnements et la méthode pigmentaire) par rapport à la campagne Modycot 98.3 où la chlorophylle *a* du dispositif « Sartorius » a été analysée par spectrofluorimétrie. Mais il reste indiscutable que les filtrations à un seul étage (« en parallèle ») permettent de filtrer rapidement, empêchant la dégradation des pigments les plus instables, tout en étant d'une utilisation plus aisée sur un bateau.

3.4. Conclusions du chapitre

Les résultats obtenus dans le chapitre 3.1. et 3.2. nous ont permis d'évaluer l'ajustement existant entre les méthodes pigmentaire et microscopique pour les diatomées, les dinoflagellés, les prymnésiofycées, les cryptophycées et les cyanophycées. L'incertitude dans l'interprétation écologique liée à la méthode est tout à fait acceptable à l'exception du cas des dinoflagellés qui présentent des nombreux cas d'hétérotrophie et probablement d'endosymbiose. Pour ceux-ci les comptages microscopiques restent la meilleure méthode. De même, pour les classes picophytoplanctoniques, la cytométrie de flux reste la méthode de référence.

Les fractionnements en classes de taille par la méthode pigmentaire sont une bonne approche analytique et écologique qui peut être améliorée par une connaissance des classes

algales trouvées dans le milieu. Une analyse microscopique des espèces dominantes peut mettre en évidence des cas inhabituels comme le bloom de *G. chlorophorum*. Il est donc souhaitable d'utiliser d'autres approches écologiques telles que les comptages et la cytométrie conjointement à la méthode pigmentaire.

CHAPITRE 4 : VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES PHENOMENES PHYSIQUES ET CHIMIQUES SUR LE PCAF.

Introduction :

Dans ce chapitre nous étudierons plus particulièrement les environnements physique et chimique du PCAF sur la base des résultats obtenus pendant les cinq campagnes Modycot et Bio-Modycot menées entre avril 1998 et mars 2000.

L'analyse des phénomènes physiques sera effectuée avec le jeux de données obtenues par la bathysonde et sur la base des travaux de modélisation (modèle « mars ») entrepris par l'IFREMER (chapitre 4.1.).

Les connaissances sur l'environnement chimique du PCAF sont presque inexistantes et seules quelques campagnes océanographiques très côtières et restreintes à la zone d'influence de la Gironde ont été effectuées ces dix dernières années. Notre apport arrive au moment où le nouveau programme d'écologie côtière (PNEC atlantique) s'intéresse particulièrement à l'interaction de toutes les disciplines sur le plateau continental (chapitre 4.2.).

4.1. Environnement physique

4.1.1. Météorologie :

4.1.1.1. Débits fluviaux :

Dans la Figure 13, sont présentés les débits journaliers des fleuves Loire et Gironde à leur embouchure depuis janvier 1998 et jusqu'à mars 2000. Les débits de la Loire ont été pris à Montjean ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Source : Banque HYDRO/DIREN Centre-Bassin Loire-Bretagne. Extrait de Base de données IFREMER/DEL/AO (Loire 1978 à 2000). Les débits totaux journaliers de la Gironde sont l'addition de la Garonne/La Réole, plus la Dordogne/Pessac en $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Source: Port Autonome Bordeaux. (extrait de la Base de données IFREMER/DEL/AO).

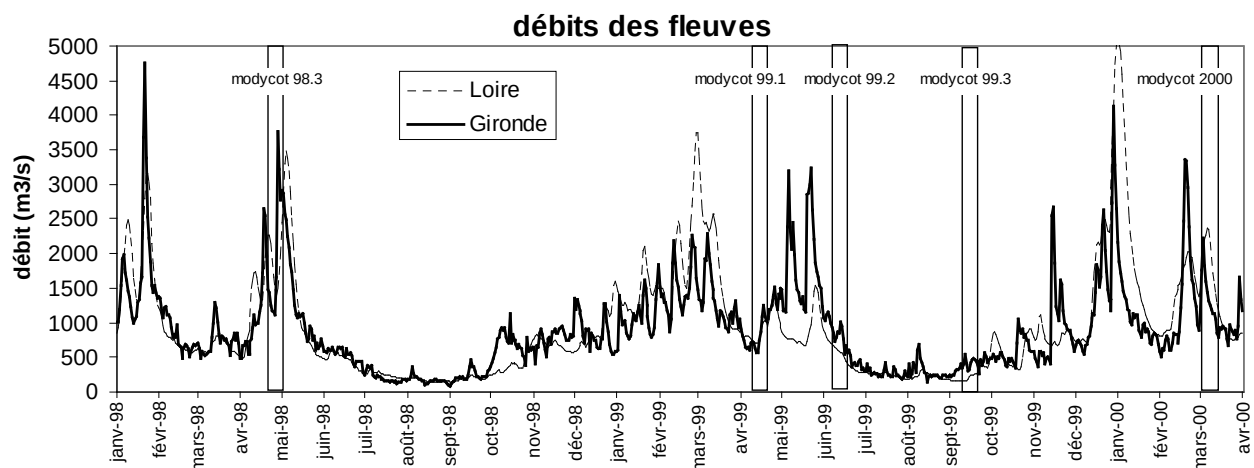


Figure 13 : Débit des fleuves Loire et Gironde de janvier 1998 à mars 2000 en $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

4.1.1.2. Rayonnement incident :

Les valeurs en $\text{Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, depuis janvier 1998 jusqu'à mars 2000, ont été obtenues à partir des données du rayonnement solaire au niveau de la mer ($\text{J} \cdot \text{m}^{-2}$) de la grille « AVISO » (pas de grille égale à 0.5°) de Météo France. La zone retenue est $43^\circ\text{-}47^\circ\text{N} / 0^\circ\text{-}6.5^\circ\text{W}$. Ceci représente 154 points de grille moyennés par jour. Dans la Figure 14 sont présentés ces valeurs et la moyenne mobile sur 7 jours permettant de mieux apprécier leur tendance.

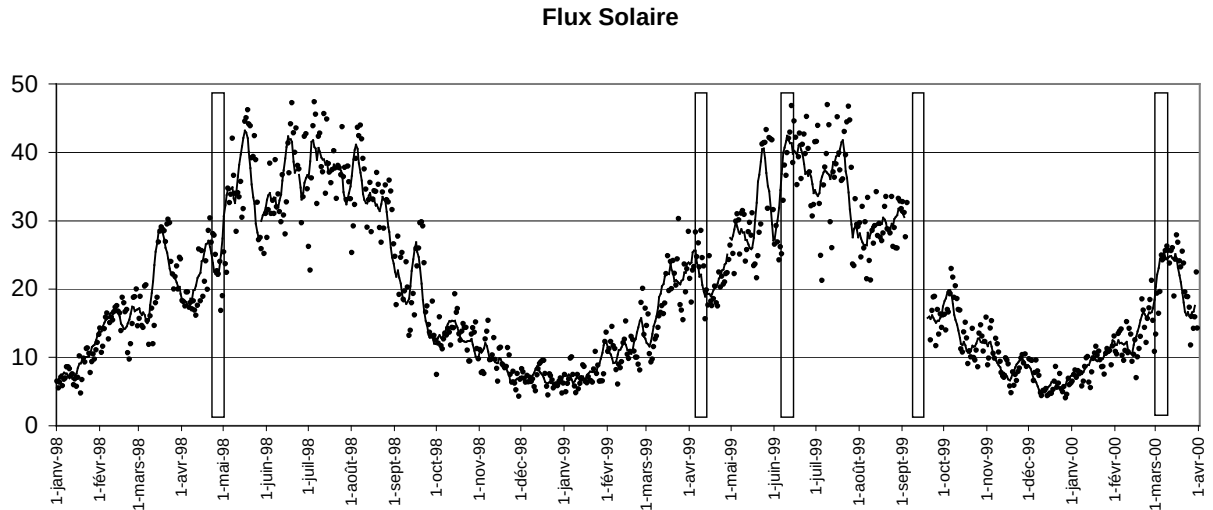
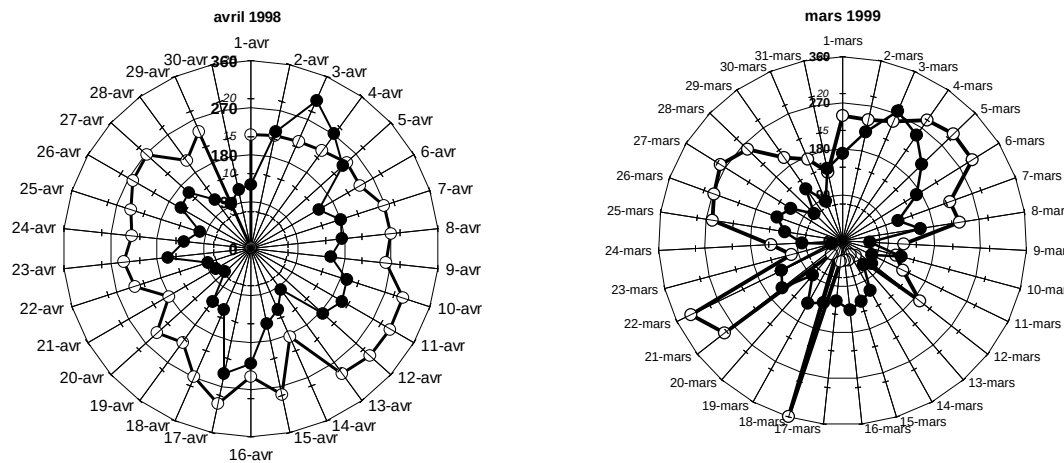


Figure 14 : Rayonnement solaire incident au niveau de la mer extrait de la grille « Aviso » de Météo France. Points noirs : valeurs moyens par jour en $\text{Ein} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{j}^{-1}$; trait noir : moyenne mobile sur 7 jours.

4.1.1.3. Vents :

De la même grille « AVISO » ont été extraites les valeurs de vitesse des vents U et V en $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ permettant de calculer sa direction (d'où ils arrivent, contrairement aux courants marins) et sa vitesse en nœuds. La Figure 15 montre ces valeurs pour la période précédant chaque campagne.



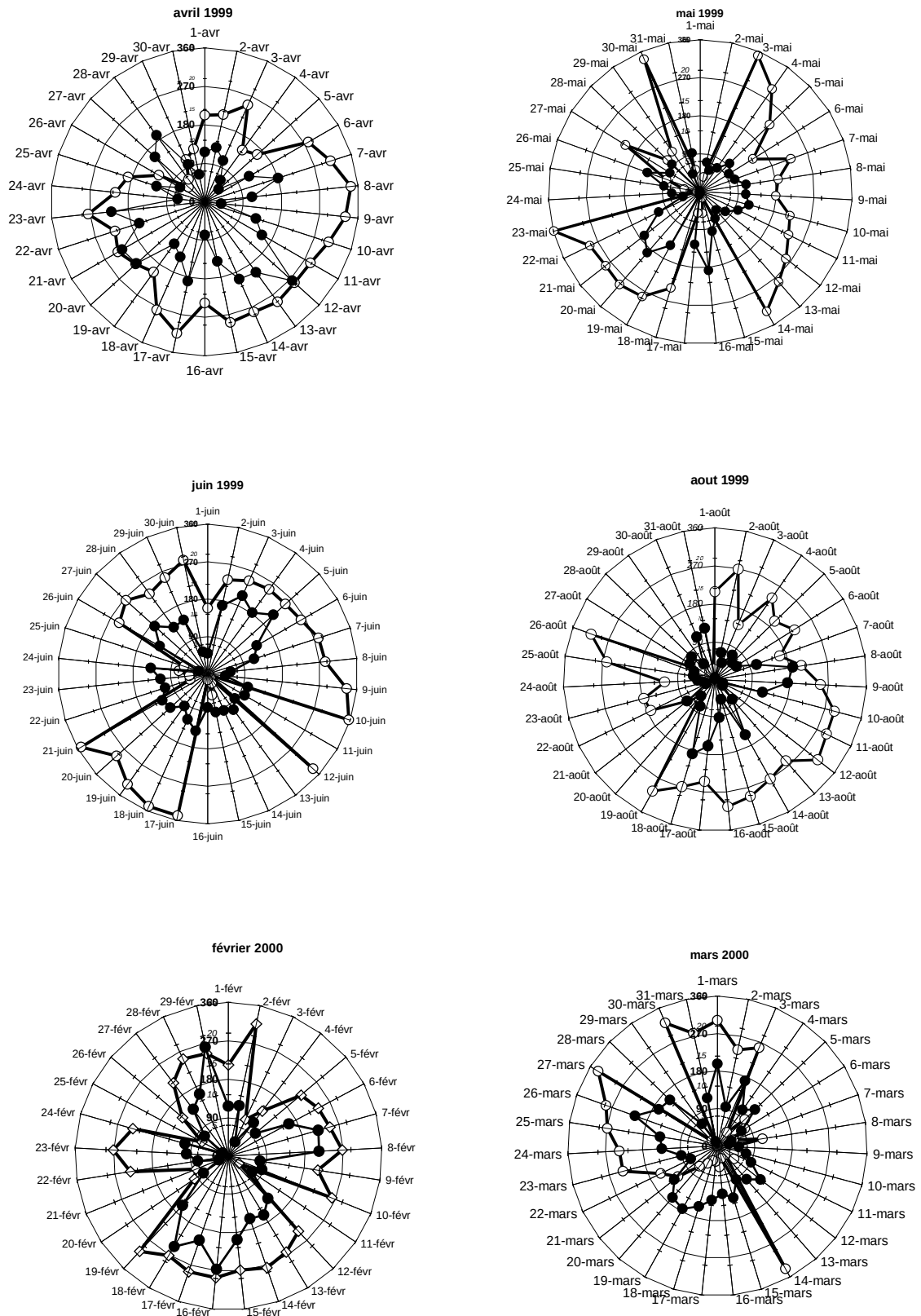


Figure 15 : Diagrammes de vents moyens par jour correspondant aux périodes de cinq campagnes marines.
Cercle noir : vitesse en nœuds ; Cercle blanc : direction du vent.

4.1.2. Hydrologie:

4.1.2.1. Description hydrologique des campagnes présentées

Nous avons choisi trois radiales caractéristiques qui permettent d'avoir une vision synthétique des propriétés physiques des masses d'eau du PCAF. Ce sont les radiales Loire-Vilaine, Gironde et Landes ; où la radiale Loire-Vilaine est composée des stations 12, 13, 14 et 15 ; la radiale Gironde des stations 37, 39, 43 et 46 (sauf pour la campagne Modycot 99.1 d'avril 1999 où elle est composée des stations 37, 40 et 46) et la « radiale » Landes avec les seules stations 30 et 31. (Figure 16).

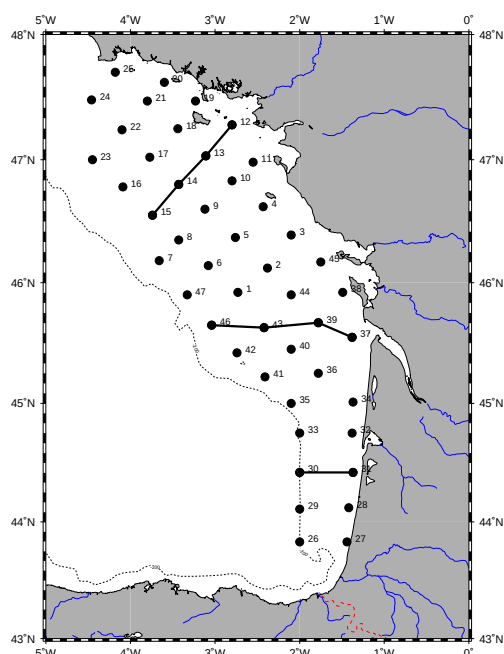


Figure 16 : Position des radiales Loire-Vilaine (la plus nord), Gironde (intermédiaire) et Landes (la plus sud).

Dans les cartes de température (Figures 17-a à 17-e) et de salinité (Figures 18-a à 18-e) de surface par campagne, l'isotherme de 12°C et l'isohaline de 35 sont en « gras » afin de mieux apprécier les limites des panaches fluviaux. Le même critère est utilisé pour les coupes verticales en température et salinité des radiales des campagnes Modycot 98.3 (Figure 19), Modycot 99.1 (Figure 20), Modycot 99.2 (Figure 21), Modycot 99.3 (Figure 22) et Modycot 2000 (Figure 23).

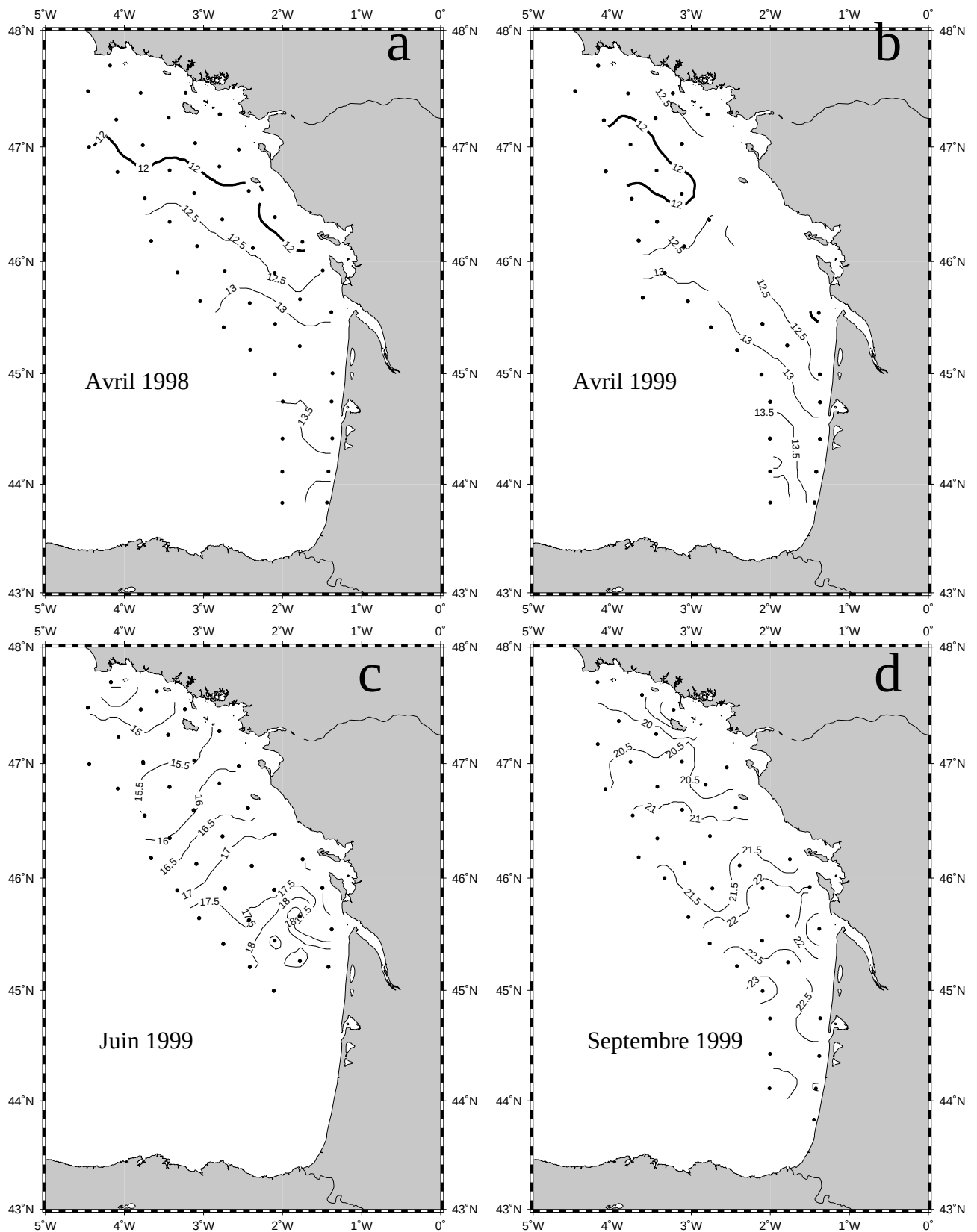


Figure 17 : Températures de surface. a) Modycot 98.3 (avril) ; b) Modycot 99.1 (avril) ; c) Modycot 99.2 (juin) ; d) Modycot 99.3 (septembre).

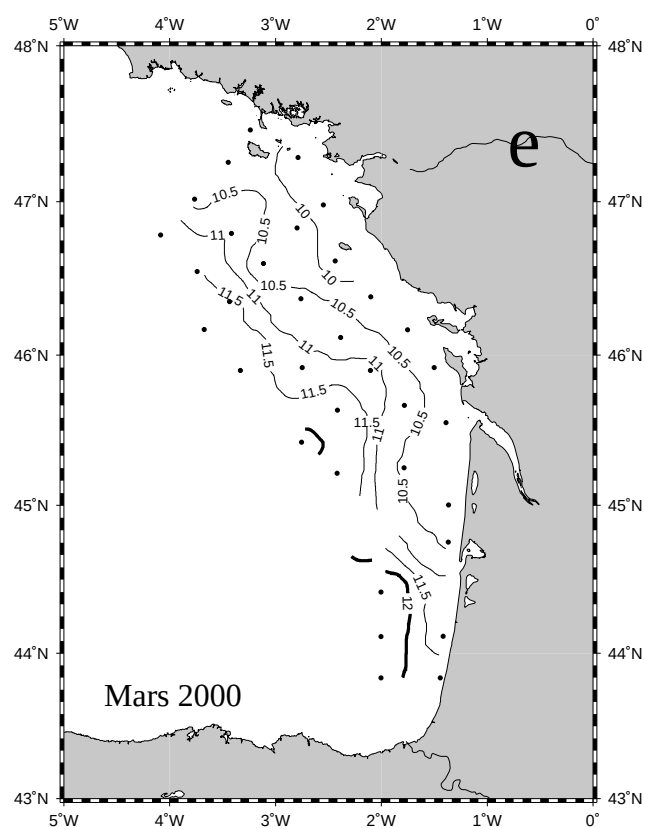


Figure 17 – suite : Températures de surface. e) Modycot 2000 (mars).

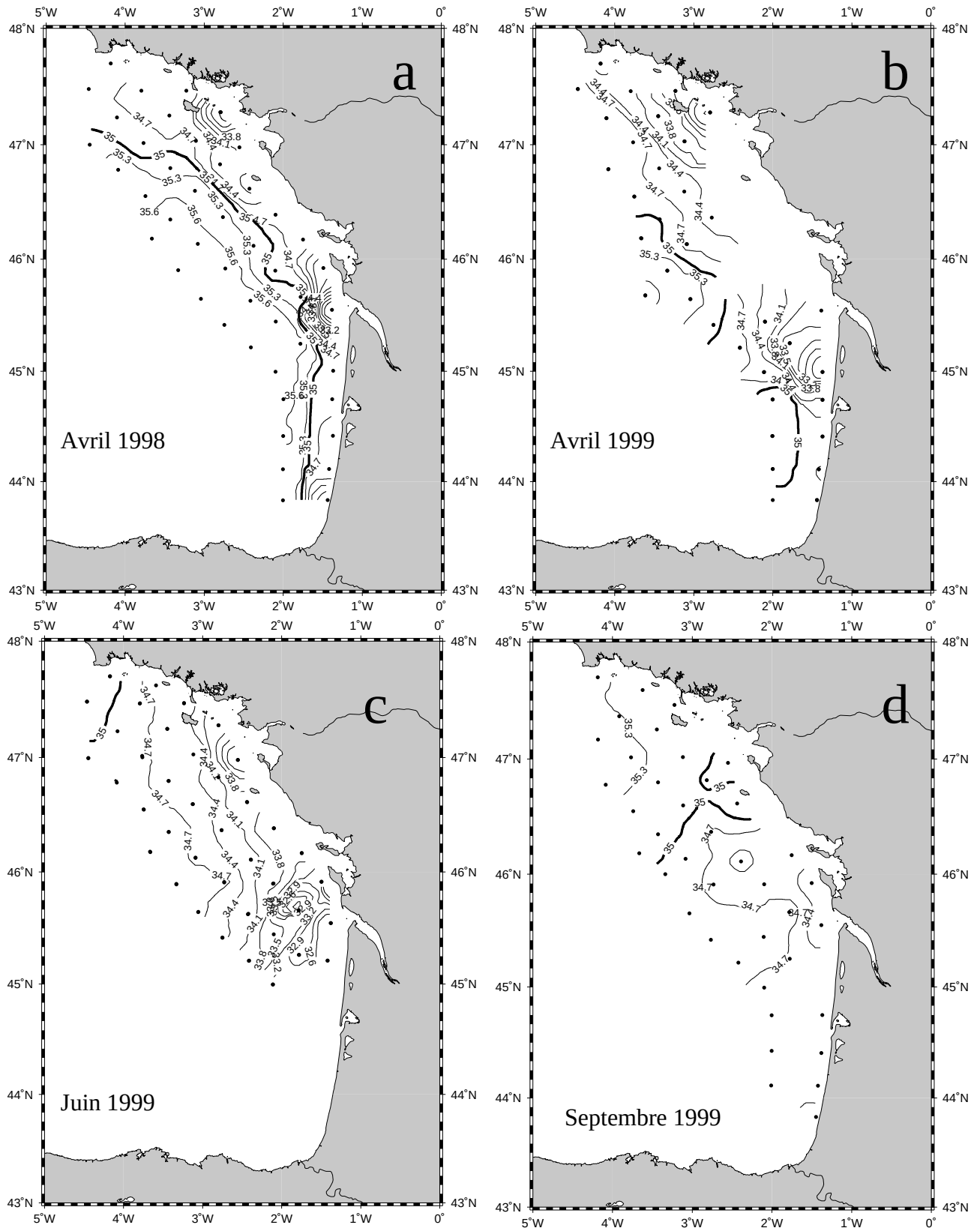


Figure 18 : Salinités de surface. a) Modycot 98.3 (avril) ; b) Modycot 99.1 (avril) ; c) Modycot 99.2 (juin) ; d) Modycot 99.3 (septembre)

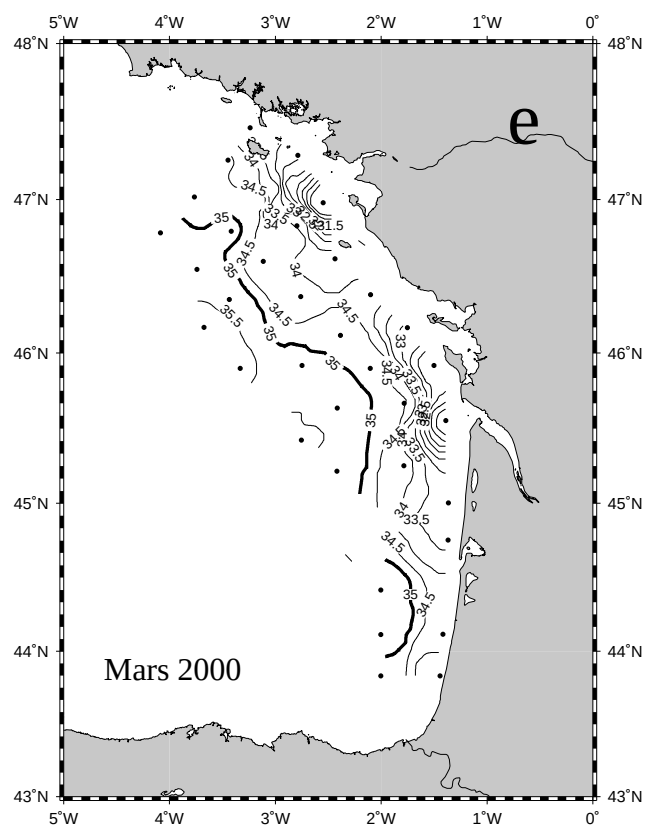
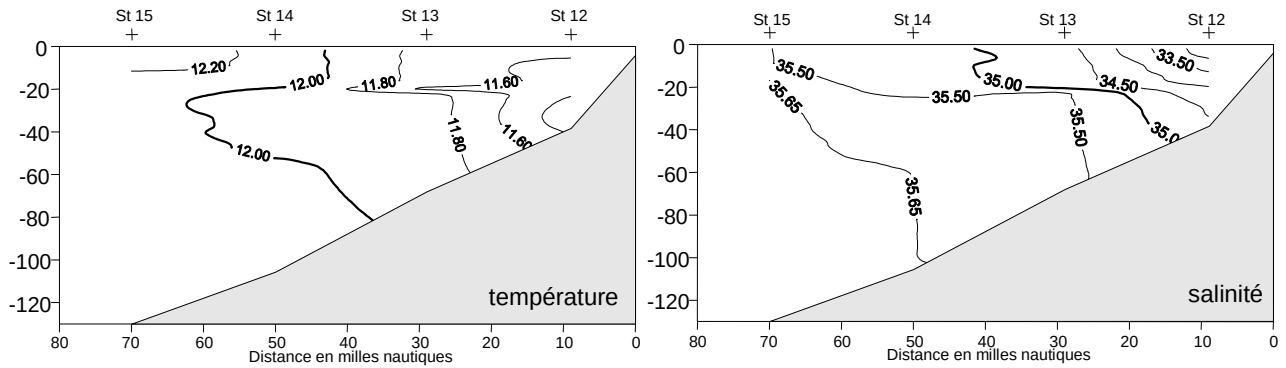


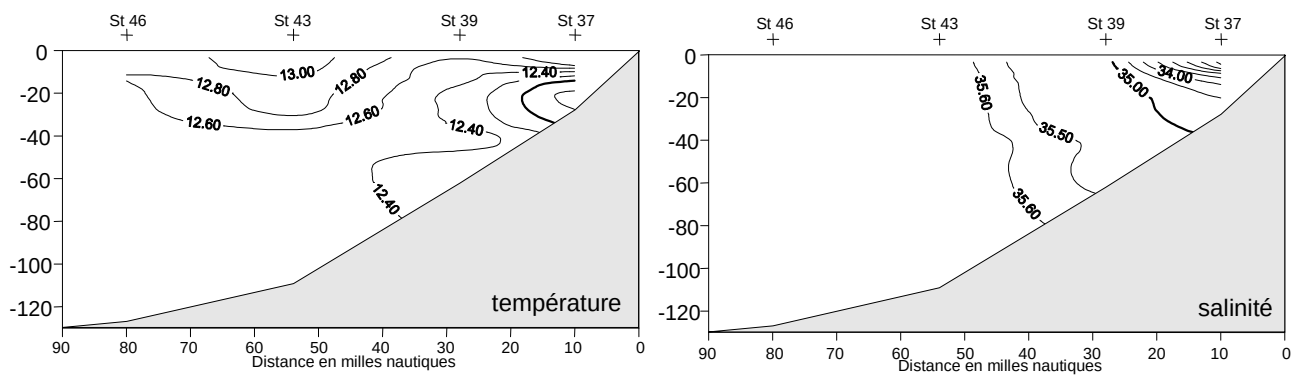
Figure 18 – suite : Salinités de surface. e) Modycot 2000 (mars).

Campagne MODYCOT 98.3 (avril 1998)

RADIALE LOIRE-VILAINE



RADIALE GIRONDE



RADIALE LANDES

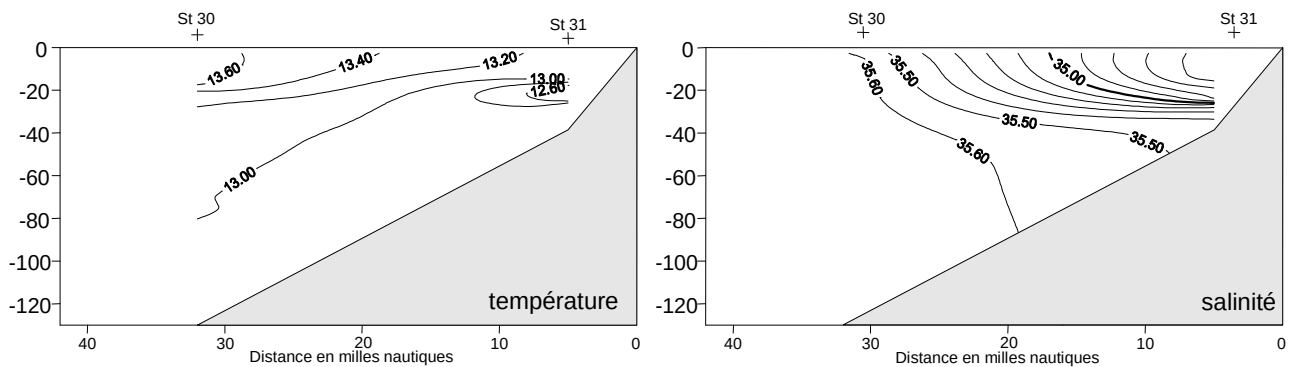
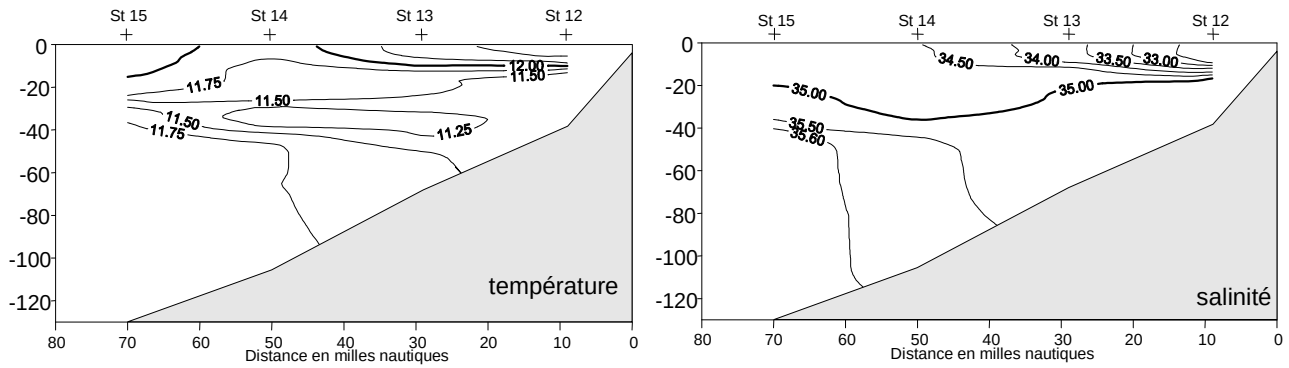


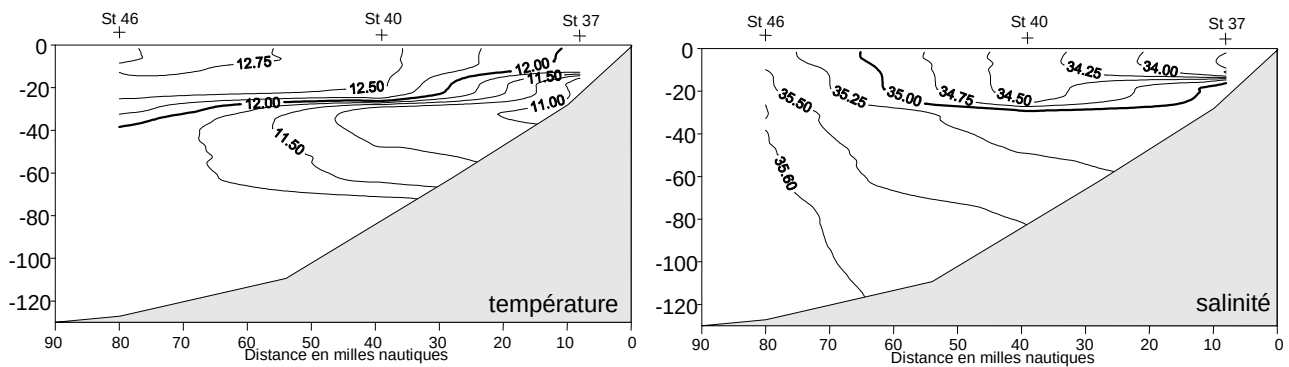
Figure 19 : Coupes en température et salinité des radiales Loire-Vilaine, Gironde et Landes.

Campagne MODYCOT 99.1 (avril 1999)

RADIALE LOIRE-VILAINE



RADIALE GIRONDE



RADIALE LANDES

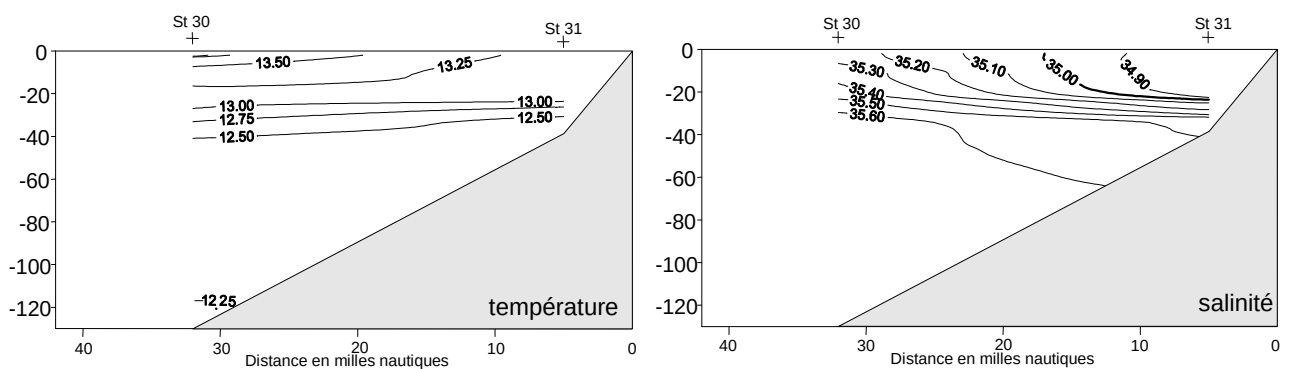
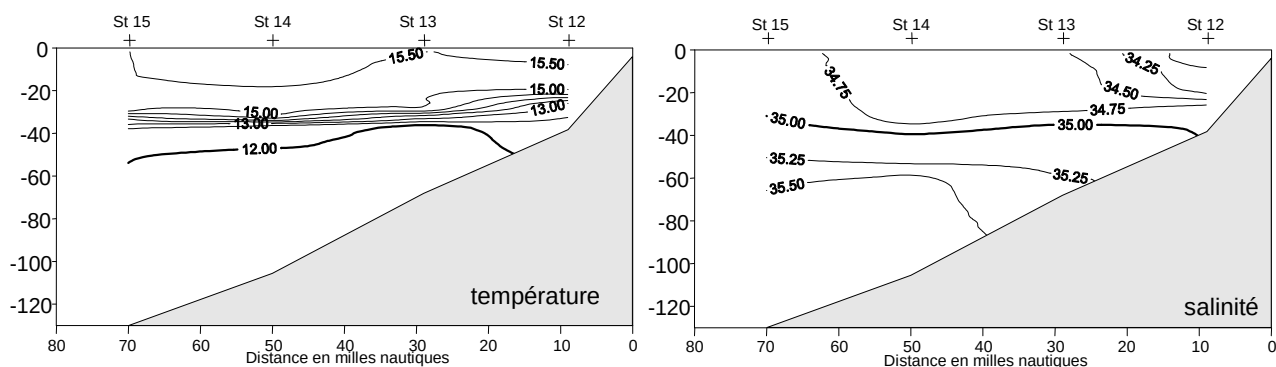


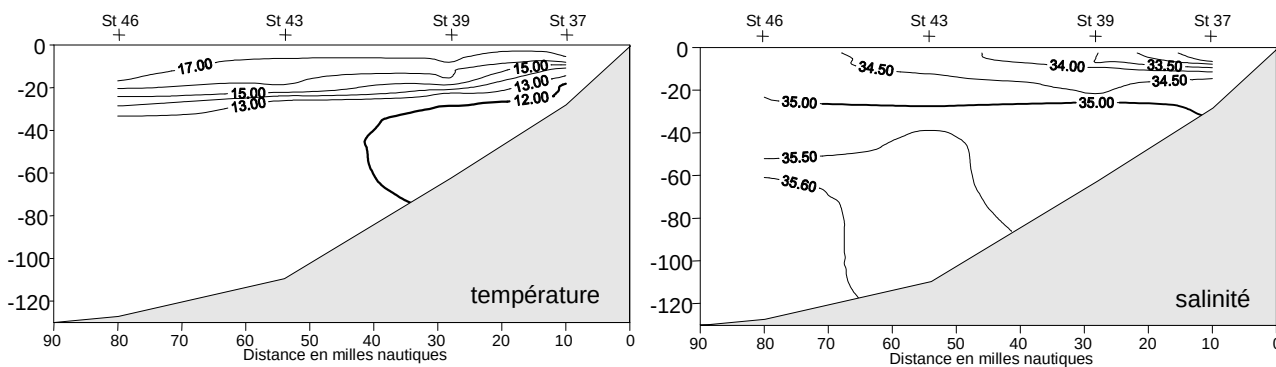
Figure 20: Coupes en température et salinité des radiales Loire-Vilaine, Gironde et Landes de la campagne Modycot 99.1.

Campagne MODYCOT 99.2 (juin 1999)

RADIALE LOIRE-VILAINE



RADIALE GIRONDE



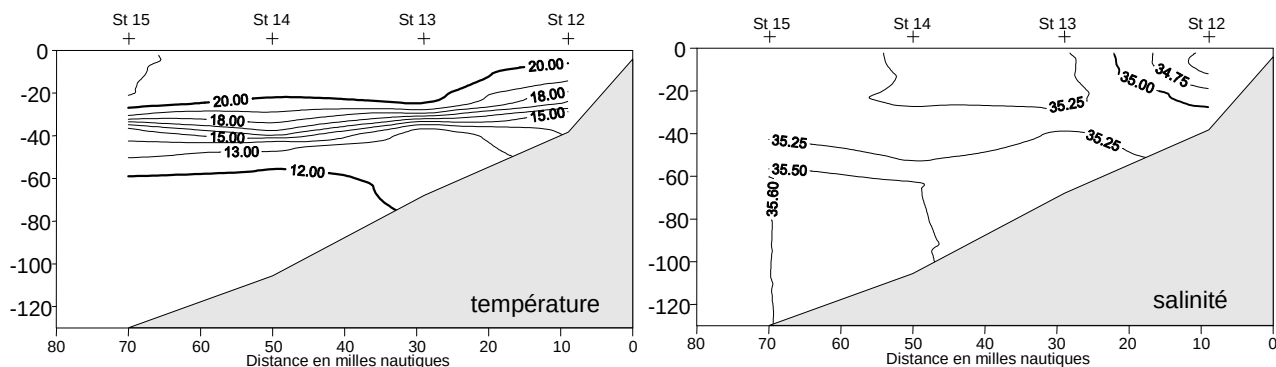
RADIALE LANDES

(Zone non échantillonnée)

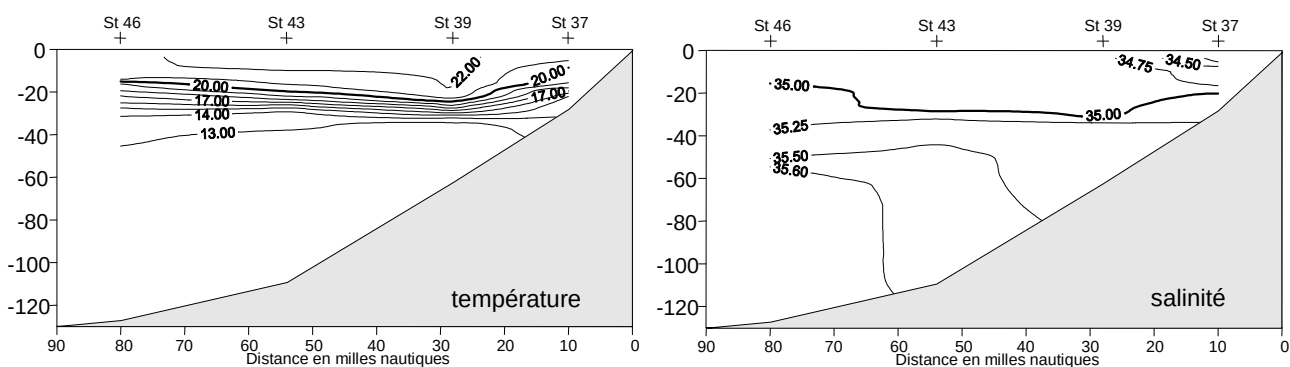
Figure 21 : Coupes en température et salinité des radiales Loire-Vilaine et Gironde de la campagne Modycot 99.2.

Campagne MODYCOT 99.3 (septembre 1999)

RADIALE LOIRE-VILAINE



RADIALE GIRONDE



RADIALE LANDES

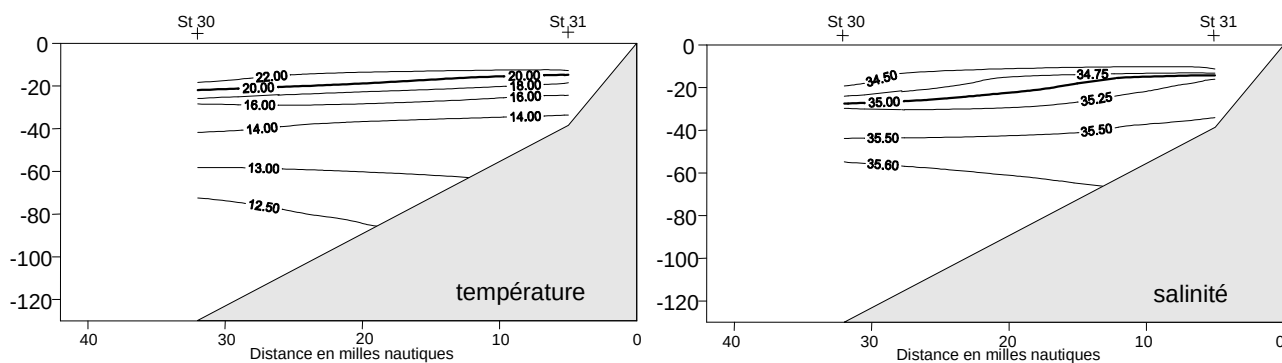
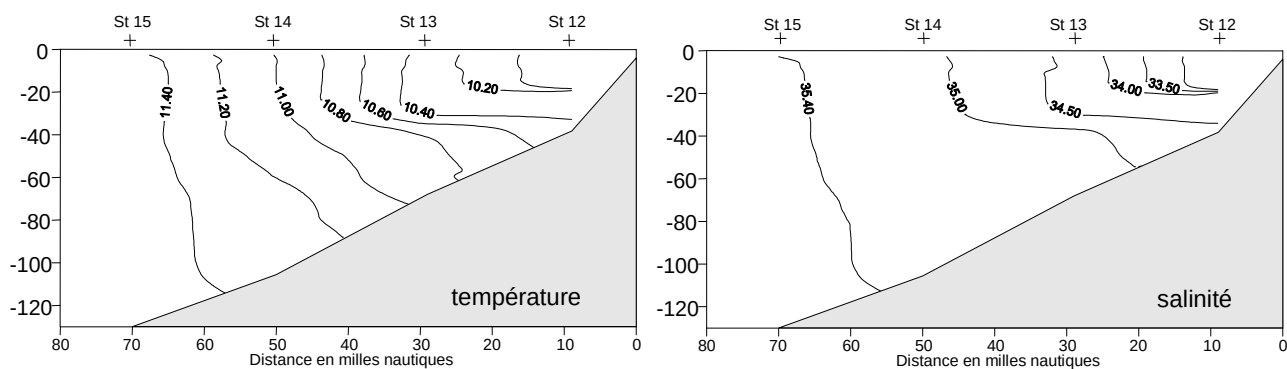


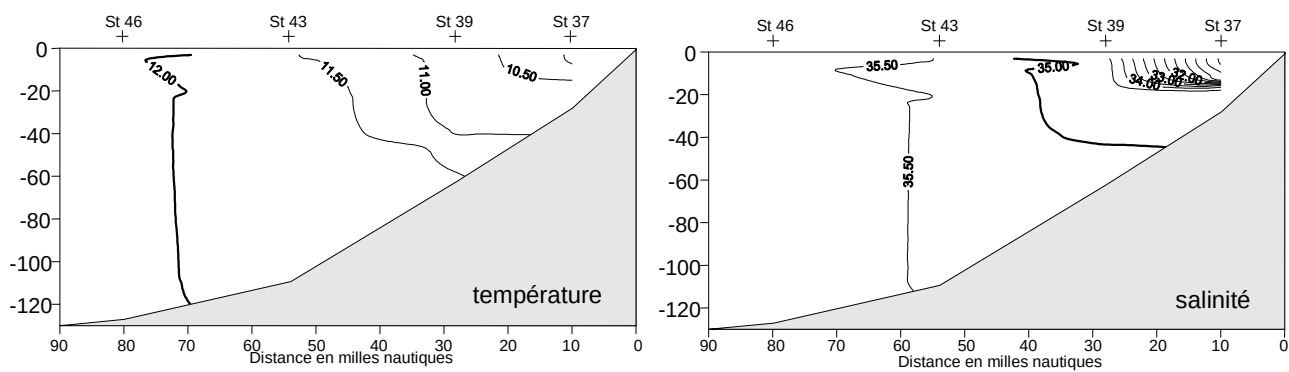
Figure 22 : Coupes en température et salinité des radiales Loire-Vilaine, Gironde et Landes de la campagne Modycot 99.3.

Campagne MODYCOT 2000 (mars 2000)

RADIALE LOIRE-VILAINE



RADIALE GIRONDE



RADIALE LANDES

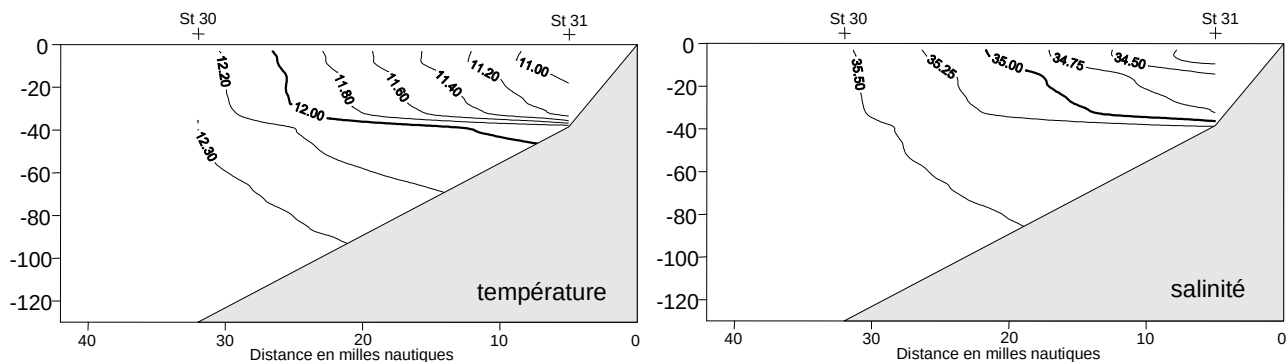


Figure 23 : Coupes en température et salinité des radiales Loire-Vilaine, Gironde et Landes de la campagne Modycot 2000.

Modycot 98.3 (fin avril 1998) :

Les fleuves Loire et Gironde présentent les plus forts débits en janvier 1998 ($> 3500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Depuis le début du mois d'avril, il a été enregistré 15 jours de vents du secteur W-SW, 6 jours de vents NW et essentiellement SW pendant la campagne. De fortes périodes d'ensoleillement ont eu lieu sur le PCAF pendant le mois de mars et pendant la période précédant le début de la campagne.

Distribution horizontale des eaux de surface : Un gradient nord-sud en température sur toute la zone, suggère le début du réchauffement des eaux de surface (Figure 17-a). La distribution horizontale des salinités en surface présente un front halin avec un fort gradient côte-large avec des minima inférieures à 33 à l'embouchure de la Loire et de la Gironde (Figure 18-a). Les eaux océaniques, limitées par l'isohaline 35 occupent la moitié externe de la zone (jusqu'à l'isobathe de 100m environ). Cette situation est caractéristique de forts débits fluviaux associés à des vents du secteur W à S.

Radiale Loire-Vilaine : Au mélange hivernal se superpose un réchauffement superficiel venant du large (premiers 20 m). Le profil de salinité présente une halocline à 20m marquée par l'isohaline 35.5. Des eaux de salinité inférieure à 33 se trouvent près de la côte tandis que les eaux océaniques (> 35.65) se trouvent sur l'isobathe de 120 m (Figure 19).

Radiale Gironde : Le réchauffement de surface est aussi présent à l'embouchure de la Gironde avec des températures d'environ 13°C dans la province océanique. La coupe en salinité montre la direction nord prise par les eaux fluviales avec des minima inférieures à 33 (Figure 19).

Radiale Landes : Le début de stratification thermique venant du large est aussi présent ici. Un minimum thermique inférieur à 12.6°C est signalé près des côtes vers 30m de profondeur. L'isotherme de 13°C s'enfonce progressivement vers le large et elle atteint 80m de profondeur au bord du talus. La structure haline est bien marquée avec une halocline vers 30-40 m et des salinités inférieures à 34.6 près des côtes, dénotant l'influence possible du fleuve Adour situé plus au sud (Figure 19).

Modycot 99.1 (début avril 1999) :

La couverture spatiale du réseau hydrologique n'est pas complète à cause du mauvais temps subi pendant la campagne.

Au moment de la campagne les débits des fleuves sont en forte diminution depuis un mois environ ($>2500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au début mars et $\sim 600 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au début de la campagne). Autant de jours de vents venant des secteurs NW, N, NE et E que des secteurs W, SW, S et SE sont enregistrés dans les 30 jours précédant la campagne. Cependant, les vents les plus forts sont en provenance des secteurs NW et NE. Pendant le déroulement de la campagne, les vents ont tourné au NW et le 12 avril, un coup de vent du secteur W nous empêche de finaliser le réseau hydrologique prévu. Une forte chute d'ensoleillement est aussi enregistrée pendant la campagne.

Distributions horizontales des eaux de surface : Le réchauffement des eaux de surface est mis en évidence par un gradient thermique SW-NE. (Figure 17-b) Au sud de la Gironde, le gradient côte-large est plus marqué qu'en avril 1998 ; une poche d'eau froide est visible au SW de Belle Ile. Le front halin superficiel se situe plus loin des côtes qu'en avril 1998, ce qui suggère l'action des vents du secteur NW à E, car les débits fluviaux étaient très bas. Les eaux de la Gironde prennent une direction nettement sud, contrairement à la direction nord prise en avril 1998 (Figure 18-b). En règle générale les eaux sur le PCAF ont été moins salées et légèrement plus froides qu'en avril 1998.

Radiale Loire-Vilaine : Un minimum thermique ($< 11.25 \text{ }^\circ\text{C}$) d'une épaisseur de 20m environ est perceptible vers 30-40m de profondeur à une distance de 20 et 60 milles des côtes. Cette structure est marquée aussi en salinité avec des valeurs inférieures à 35 (Figure 20). Les minima de température et salinité de surface suggèrent une structure anticyclonique des eaux fluviales.

Radiale Gironde : L'isotherme de 12°C à 30m de profondeur marque la limite entre les eaux de surface qui se réchauffent depuis le large et celles du réservoir profond plus froides et associées aux apports fluviaux (Figure 20). Une structure thermique située en dessous de la thermocline semble vouloir se détacher pour former un tourbillon semblable à celui observé dans la radiale Loire-Vilaine. Une halocline marquée par l'isohaline 35 et située vers 30m de profondeur, sépare les eaux fluviales des eaux océaniques jusqu'à environ 70 milles des côtes.

Radiale Landes : Une plus forte stratification thermique et haline que celle rencontrée en avril 1998 est mise en évidence par le resserrement des isoclines (Figure 20).

Modycot 99.2 (début juin 1999) :

Lors de cette campagne, la zone au sud du 45^{ème} parallèle n'a pas pu être échantillonnée, donc seules les radiales Loire-Vilaine et Gironde seront présentées.

Suite aux maxima du mois de mai 1999 dans les débits des fleuves ($> 3000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), il s'en est suivi une diminution progressive des débits vers des valeurs inférieures à $1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au moment de la campagne. Pendant cette période, l'ensoleillement atteint son maximum de l'année avec des pointes supérieures à $45 \text{ Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Dans les 30 jours précédant la campagne, sont enregistrés autant de vents de secteur N que de secteur S. Pendant les 7 derniers jours de cette période, les vents ont été relativement forts du secteur S-SW ; tandis qu'ils ont été faibles de secteur N pendant la campagne.

Distributions horizontales des eaux de surface : Par rapport aux conditions d'avril 1999, le réchauffement s'est poursuivi avec une augmentation moyenne de 3°C en surface et des isothermes situées perpendiculairement à la côte (Figure 17-c). Les eaux de la Gironde bien marquées en température et salinité, sont perceptibles jusqu'à une quarantaine de milles au large. Les eaux de la Loire sont marquées par leur salinité jusqu'à une vingtaine de milles. (Figure 18-c) Les eaux superficielles sont plus chaudes et plus dessalées qu'en avril 1999, l'isohaline 35 étant juste présente à l'extrême nord de la zone. Cette diminution de la salinité est expliquée par les apports fluviaux importants du mois de mai.

Radiale Loire-Vilaine : La stratification est bien établie (Figure 21) avec l'isotherme de 12°C située vers 50-60m de profondeur et des eaux de surface avec une température supérieure à 15.5°C . L'isohaline de 35 est uniformément établie sur toute la radiale vers 40m de profondeur.

Radiale Gironde : Les eaux côtières de fond présentent des températures inférieures à 12°C et celles de surface supérieures à 17°C (Figure 21). L'isotherme de 12°C met en évidence une structure côtière froide, collée au fond s'avancant vers le large jusqu'à 40 milles. Cette structure a aussi une signature en salinité qui suggère son caractère fluvial.

Modycot 99.3 (début septembre 1999) :

Les débits des fleuves sont inférieurs à $500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et l'ensoleillement équivalent à celui du mois d'avril. Sur le mois précédant la campagne, sont enregistrés 18 jours de vents de secteur N et 11 jours de secteur S. A partir du 5 septembre et jusqu'à la fin de la campagne (14 septembre 1999) les données météorologiques n'ont pas pu être obtenues (grève de Météo France).

Distributions horizontales des eaux de surface : Le réchauffement superficiel des eaux montre un gradient thermique nord-sud avec des minima inférieurs à 19°C près de Belle Ile et des maxima supérieurs à 23°C sur la côte Landaise (Figure 17-d). Les eaux de la Loire et de la Gironde présentent une nette direction sud, l'isohaline 35 étant située au niveau de l'embouchure de la Loire. Les vents de secteur N conjugués aux faibles débits ont poussé les panaches fluviaux vers le sud et vers le large, ce qui se traduit par des faibles salinités (< 35) au sud de l'embouchure de la Loire (Figure 18-d). A l'ouest de l'Ile de Ré, les eaux de la Loire semblent s'enrouler dans une dynamique cyclonique avec des eaux plus froides et salées en provenance du large. (Figure 24).

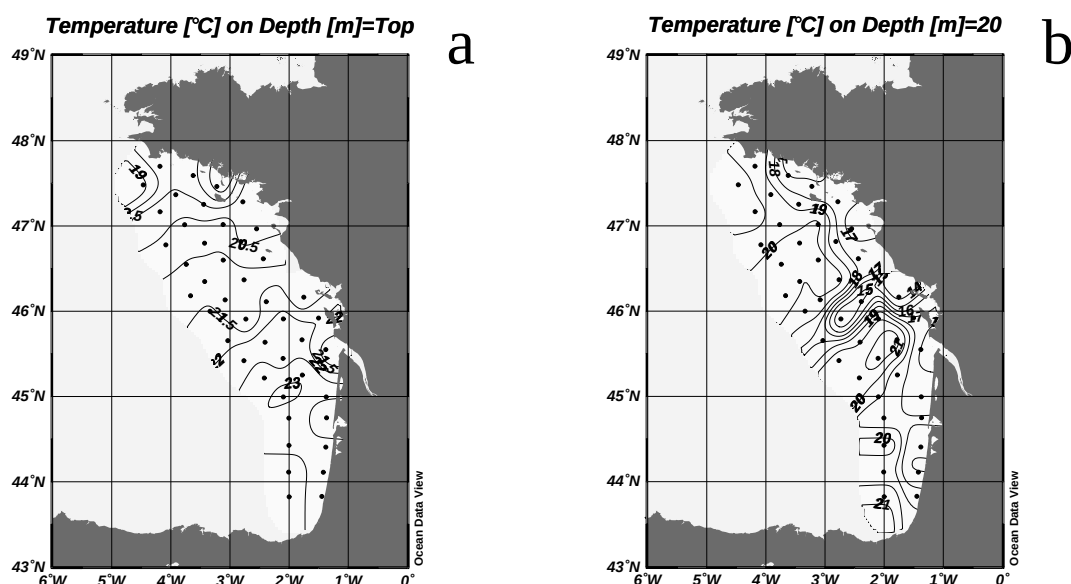


Figure 24 : Distribution horizontale de températures pendant la campagne Modycot 99.3 (septembre 1999) : a) surface et b) 20 m.,

Radiale Loire-Vilaine : L'isotherme de 12°C s'est trouvée à 60m de profondeur et celle de 20°C à environ 20m. Les eaux océanique plus salées, glissent en surface vers la côte (> 35.25). Comme chaque fois que le milieu est stratifié, nous trouvons le « bourrelet froid » en dessous de 60m avec des températures inférieures à 12°C et des salinités supérieures à 35.5 (Figure 22).

Radiale Gironde : Comme pour la radiale Loire-Vilaine, une structure dessalée et chaude est perceptible en surface (< 35 et > 22°C). Il s'agit de la limite sud de la structure observée dans la distribution horizontale des eaux de surface (Figure 22).

Radiale Landes : Les isothermes et isohalines sont parfaitement horizontales avec des températures et salinités près du fond et au large de 12.5°C et 35.6.respectivement. En surface, les valeurs enregistrées (> 22°C et < 34.5) ont été uniformes sur toute la radiale (Figure 22).

Modycot 2000 (début mars 2000) :

L'échantillonnage au nord de Quiberon n'a pas été réalisé pour cause de mauvais temps. Les débits des fleuves au début du mois de mars 2000 sont supérieurs à 2000 m³·s⁻¹ avec des pics de plus de 3000 m³·s⁻¹ pendant le mois de février. Le rayonnement solaire est plus important que celui enregistré en mars 1998 et 1999 (> 20 Ein·m⁻²·j⁻¹). Les vents de secteur S ont été dominants pendant les 30 jours précédant la campagne, cependant les vents les plus forts ont été de secteur W et SW.

Distribution horizontale des eaux de surface : Les isothermes et isohalines parallèles à la côte marquent très bien un front thermique et halin. Les températures sont comprises entre 10°C près des côtes et 12°C sur le talus (Figure 17-e). Les salinités sont inférieures à 30 à l'embouchure de la Gironde et inférieures à 33 à l'embouchure de la Loire. L'isohaline 35 se situe sur l'isobathe de 100m comme en avril 1998. Les courants de densité et les vents de secteur S ont poussé les eaux vers la côte. Cependant une légère composante sud semble se démarquer en salinité, ce qui pourrait être l'effet d'un coup de vent de secteur NW arrivé entre le 16 et le 18 février 2000.

Radiale Loire-Vilaine : La sortie des eaux froides et dessalées de la Loire est perceptible au dessus de 40m et jusqu'à 40 milles des côtes. Au-delà, la masse d'eau est homogène. L'isohaline 35 est située vers 40m de profondeur et à environ 50 milles des côtes (Figure 23).

Radiale Gironde : Les eaux de la Gironde sont identifiables par leur température ($< 10^{\circ}\text{C}$) jusqu'à 40m de profondeur et 50-60 milles des côtes. Ensuite le mélange hivernal concerne toute la colonne d'eau. Des salinités inférieures à 29.5 sont enregistrées à l'embouchure de la Gironde. L'isohaline 35 est située à environ 40 milles des côtes (Figure 23).

Radiale Landes : Les eaux plus froides et dessalées de l'Adour mélangées à celles de la Gironde sont perceptibles dans les premiers 40m. Celles-ci sont plus chaudes et plus salées que celles de la Gironde à son embouchure.

A cette période de l'année et bien que ce soit la campagne la plus hivernale que nous ayons réalisée, nous pouvons constater que le mélange hivernal des eaux a déjà été perturbé par une stratification haline due aux apports fluviaux qui ont permis de faire glisser ces eaux vers le large sur 40m de profondeur (Figure 23).

4.1.2.2. Description générale de l'évolution des phénomènes physiques sur le PCAF

Une description de l'évolution spatio-temporelle de la salinité et de la température a déjà été réalisée par Lazure et Jégou (1998) et Hermida (1998) sur la base du modèle hydrodynamique « mars ». Cette analyse correspond à l'évolution observée sur le PCAF d'avril 1998 à mars 2000.

En hiver, avec de faibles apports fluviaux et des vents forts, la distribution en température et en salinité est homogène et concerne toute la colonne d'eau. Les fronts thermiques et halins associés, sont alors placés parallèlement à la côte. (Figure 25).

Lors des fortes pluies d'hiver et de printemps et par de vents de secteur sud (S à W), une stratification haline s'ébauche en même temps que les eaux fluviales prennent une direction nord sous l'effet des courants baroclines ($> 20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ si le gradient halin est important). Ces eaux restent près des côtes tant que l'équilibre entre débit des fleuves et vents dominants est favorable. L'apparition de vents de secteur nord permettra aux eaux fluviales dessalées de s'étaler en surface vers le large et même de prendre la direction sud si les débits des fleuves sont faibles (diminution des courants de densité).

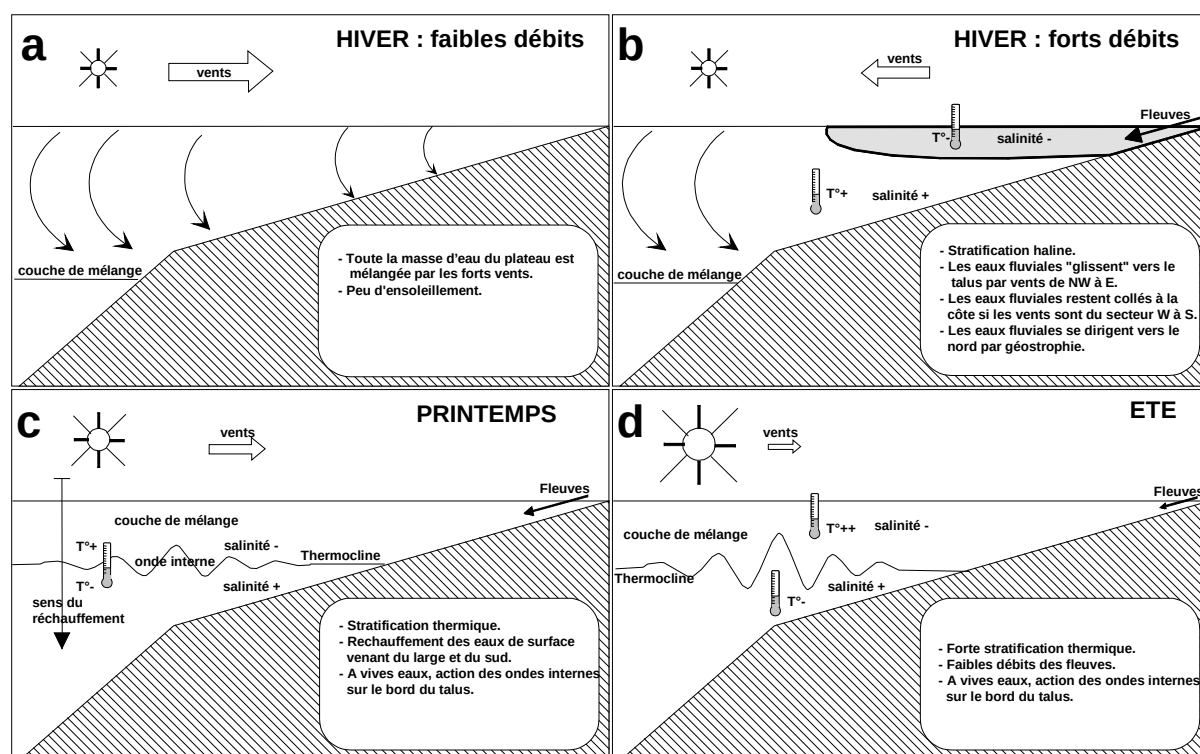


Figure 25 : Schéma de fonctionnement du PCAF avec les forçages physiques et météorologiques.

Le printemps (mars-avril) est la période de transition entre les conditions hivernales (eaux fluviales collées à la côte et dirigées vers le nord) et estivales (dispersion des eaux fluviales vers le large et vers le sud si les vents dominants sont du secteur NW). A cette époque de l'année, le régime des vents semble être le facteur dominant dans la distribution thermo-haline des eaux de surface sur le PCAF.

La pycnocline créée par les eaux dessalées agit comme une barrière entre les eaux de surface et du fond, ce qui favorise les déperditions de chaleur vers l'atmosphère et le refroidissement des couches superficielles. C'est la raison pour laquelle en hiver et au début du printemps les eaux océaniques sont plus chaudes que celles du plateau. Pendant cette période, c'est la salinité qui conditionne la masse volumique de la masse d'eau et la position de la pycnocline.

En été, le réchauffement progressif des eaux de surface se fait du large vers la côte et du sud vers le nord. L'augmentation de la radiation solaire changera peu à peu la stratification haline par une stratification thermique, d'autant plus que les débits des fleuves iront vers l'étiage pour atteindre leurs débit minimum entre juillet et septembre de chaque année. L'augmentation de la stratification des eaux permettra aux eaux de surface de « glisser » sur

les eaux profondes d'origine océanique vers le large, pouvant atteindre et même dépasser la limite du talus continental selon les vents dominants.

Lorsque la thermocline est installée ($\Delta T > 0.4\text{ }^{\circ}\text{C}$), au moment des vives eaux et par forts coefficients de marée, les ondes internes peuvent améliorer la production primaire sur le talus et le bord interne du plateau (Mazé, 1987 ; Holligan et Groom, 1986) (Figure 26). L'ondulation de la thermocline favorise l'injection des eaux plus froides et riches en sels nutritifs du réservoir profond vers les couches de surface. Ce phénomène est parfois perceptible sur les images satellitales SST (température de surface de l'eau de mer) comme une tâche froide située sur le bord du talus (Holligan et Groom, 1986).

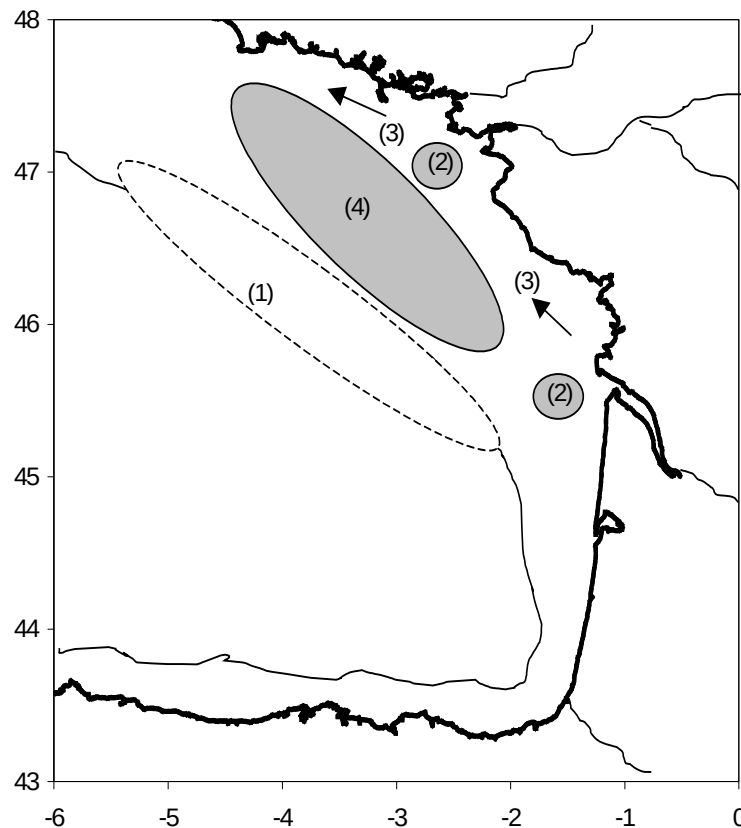


Figure 26 : Quelques phénomènes remarquables sur le PCAF. (1) Zone d'action des ondes internes ; (2) Tourbillons dessalés d'eau fluviale (Fredy) ; (3) Courants de densité en fonction des débits des fleuves ; (4) « Bourrelet froid ».

Lors du réchauffement saisonnier, la thermocline sépare les eaux chaudes de surface de celles froides du fond, cependant, sur le site appelé « la grande vasière », une structure

froide et salée reste insensible aux variations météorologiques, c'est le « bourrelet froid » (Le Cann, 1982). Ce phénomène est aperçu dans la radiale Loire-Vilaine de juin et septembre 1999.

4.1.2.3. Indice de stratification :

La cartographie de l'indice de stratification IS (voir chapitre 2.4.2) a été réalisée pour les cinq campagnes (Figures 27). Les plus fortes valeurs (correspondant aux plus fortes stratifications) sont toujours perceptibles à l'embouchure des fleuves. L'isoligne de 100 marque la limite des eaux stratifiées d'origine fluviale. Celle-ci concorde avec la distribution superficielle des salinités, sauf pour la campagne de septembre 1999 (Figure 27-d) où la stratification est essentiellement thermique.

L'évolution d'une situation hivernale (Modycot 2000, en mars) où les eaux mélangées occupent plus de la moitié du plateau (Figure 27-e) vers une situation hautement stratifiée (septembre 1999) est bien mise en évidence par cet indice. Les conditions hydrologiques en avril 1998 (Figure 27-a) sont proches de celles de mars 2000, où le mélange vertical est plus important que celui observé en avril 1999 (Figure 27-b). L'indice de stratification IS nous permet aussi d'apprécier la position des panaches fluviaux sur le plateau, comme c'est le cas en avril 1999, où les eaux fluviales se sont déplacées vers le sud (Figure 27-b).

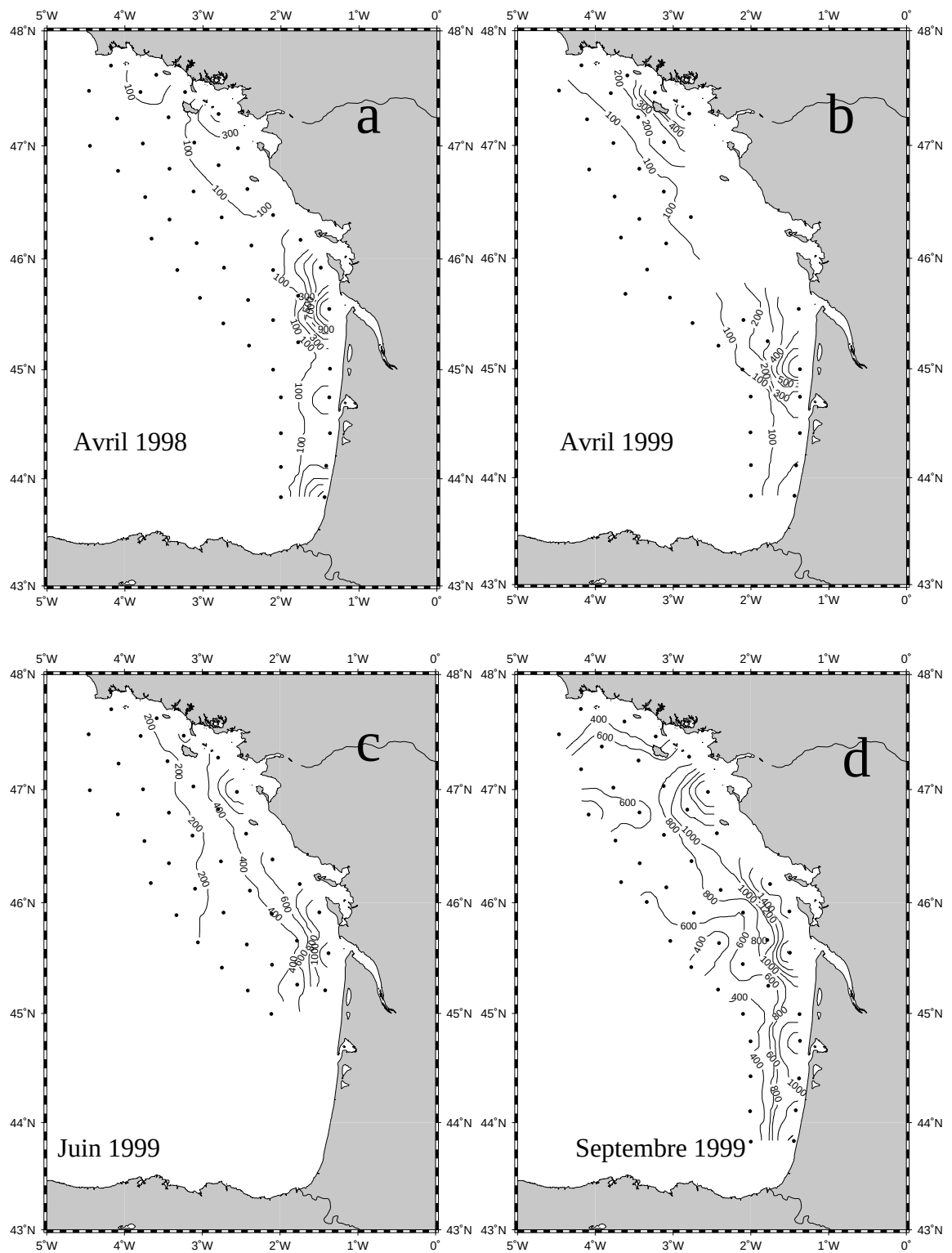


Figure 27 : Distribution des valeurs de l'Indice de Stabilité (IS) sur le PCAF. a) Modycot 98.3 (avril) ; b) Modycot 99.1 (avril) ; c) Modycot 99.2 (juin) ; d) Modycot 99.3 (septembre).

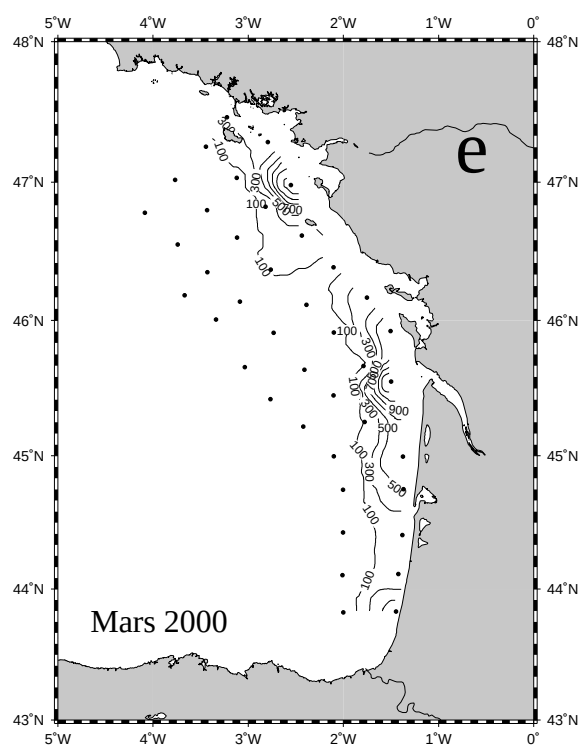


Figure 27 – suite : Distribution des valeurs de l'Indice de Stabilité (IS) sur le PCAF. e) Modycot 2000 (mars).

4.2. Environnement Chimique

L'analyse des sels nutritifs a été effectuée pour les trois campagnes Modycot de 1999 (avril, juin et septembre) ainsi que celle de mars 2000.

Les résultats des quatre campagnes présentées seront analysés pour étudier la distribution horizontale en surface, la radiale Loire-Vilaine ainsi que les rapports de Redfield. Afin de dégager les caractéristiques principales de la variabilité spatio-temporelle des sels nutritifs sur le PCAF, nous présentons un découpage géographique du plateau en quatre secteurs

L'étude de la distribution horizontale de l'azote minéral dissous dans la couche de surface est faite par les valeurs d'azote nitrique (nitrate plus nitrite) (Figures 28-a à 28-d), celui du phosphore minéral dissous par le phosphate (Figures 29-a à 29-d) et finalement le silicium par l'acide silicique (Figures 30-a à 30-d).

L'étude de la distribution verticale des sels nutritif est réalisé sur la radiale Loire-Vilaine par les concentrations en azote nitrique (Figure 31), phosphate (Figure 32) et acide silicique (Figure 33)

Une étude est aussi faite sur les limitations potentielles en sels nutritifs dans le développement de la biomasse phytoplanctonique sur le PCAF par les rapports de Redfield (Figures 34-a à 34-d).

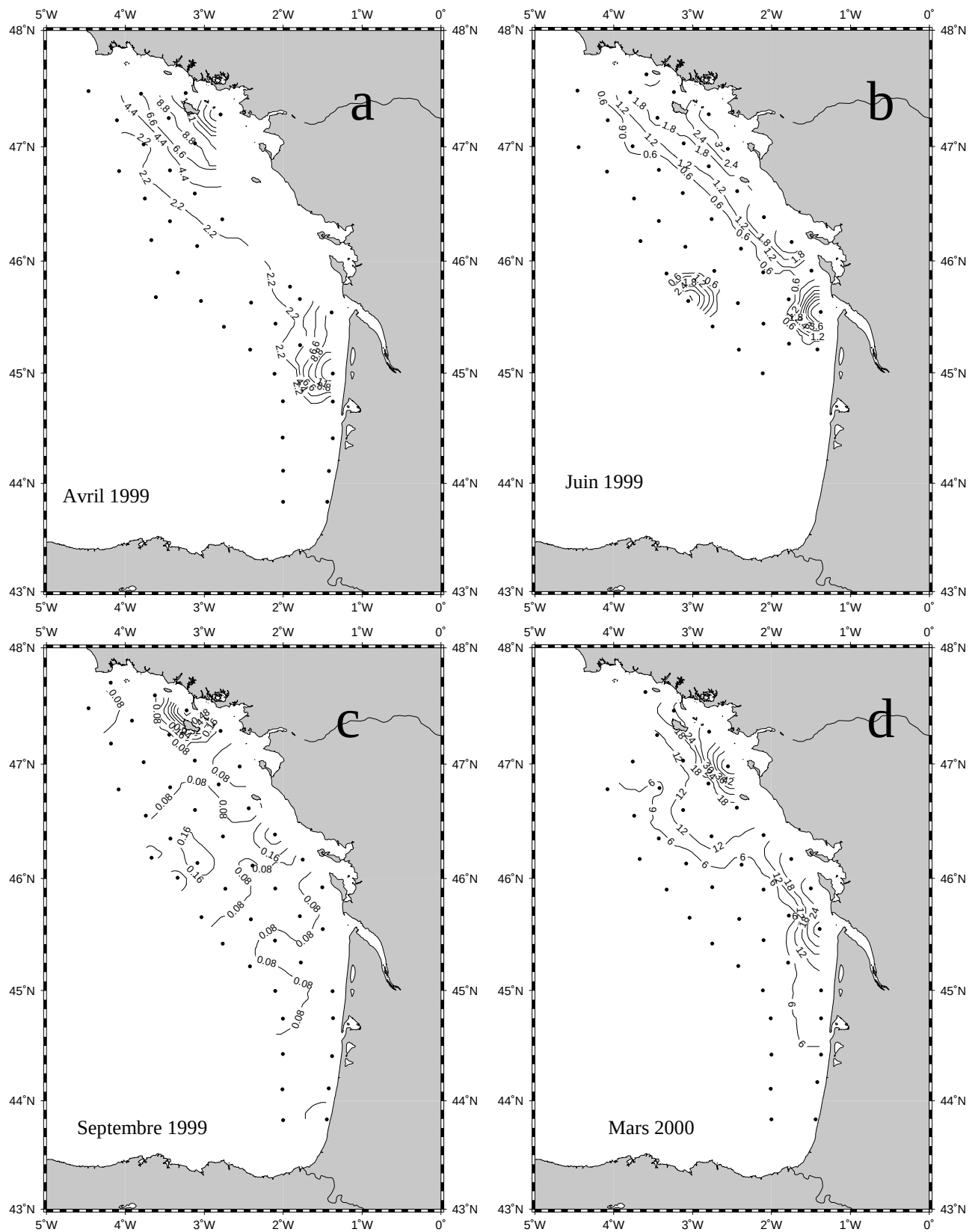


Figure 28 : Concentrations en azote nitrique (μM) dans la couche de surface. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

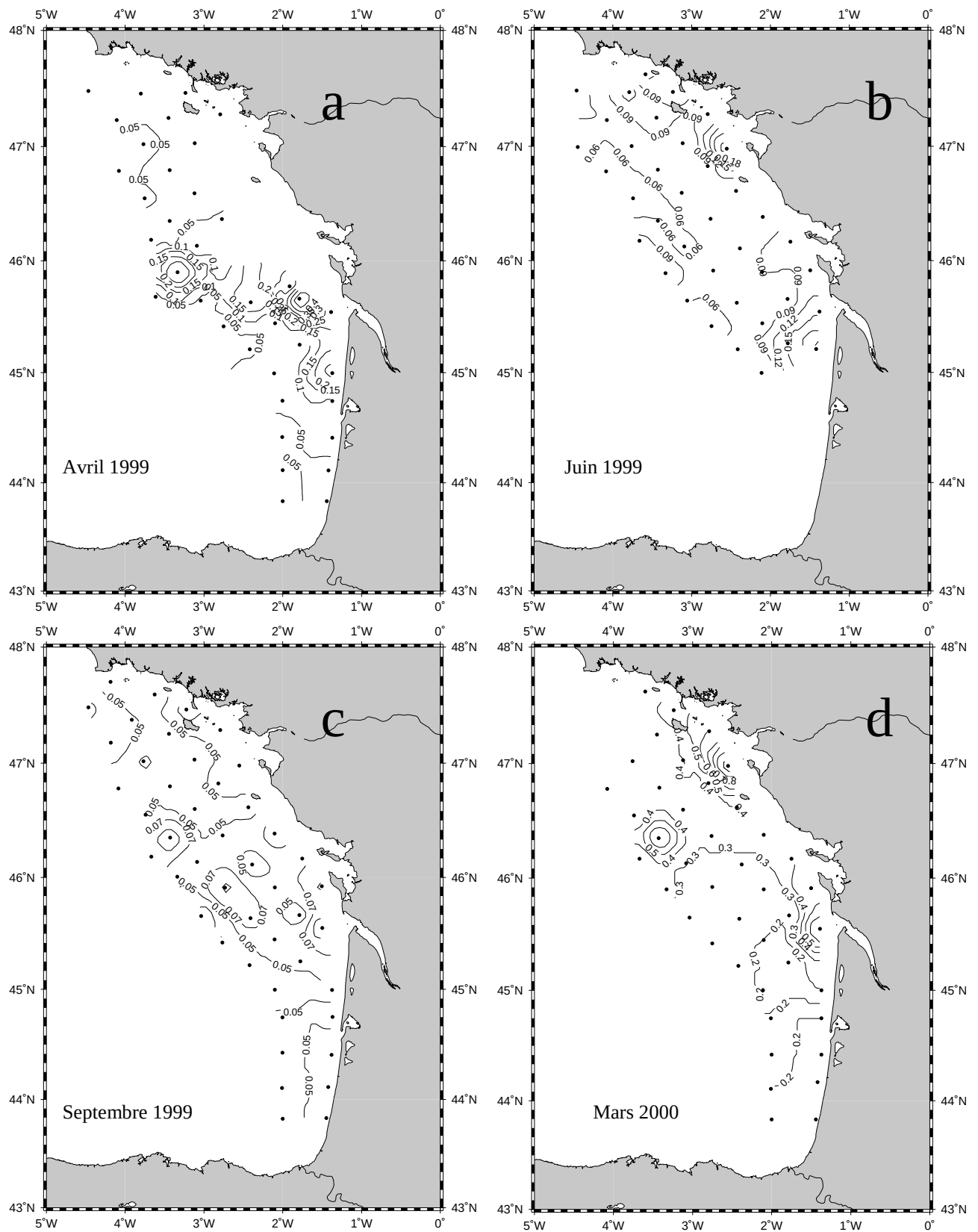


Figure 29 : Concentrations en phosphate (μM) dans la couche de surface. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

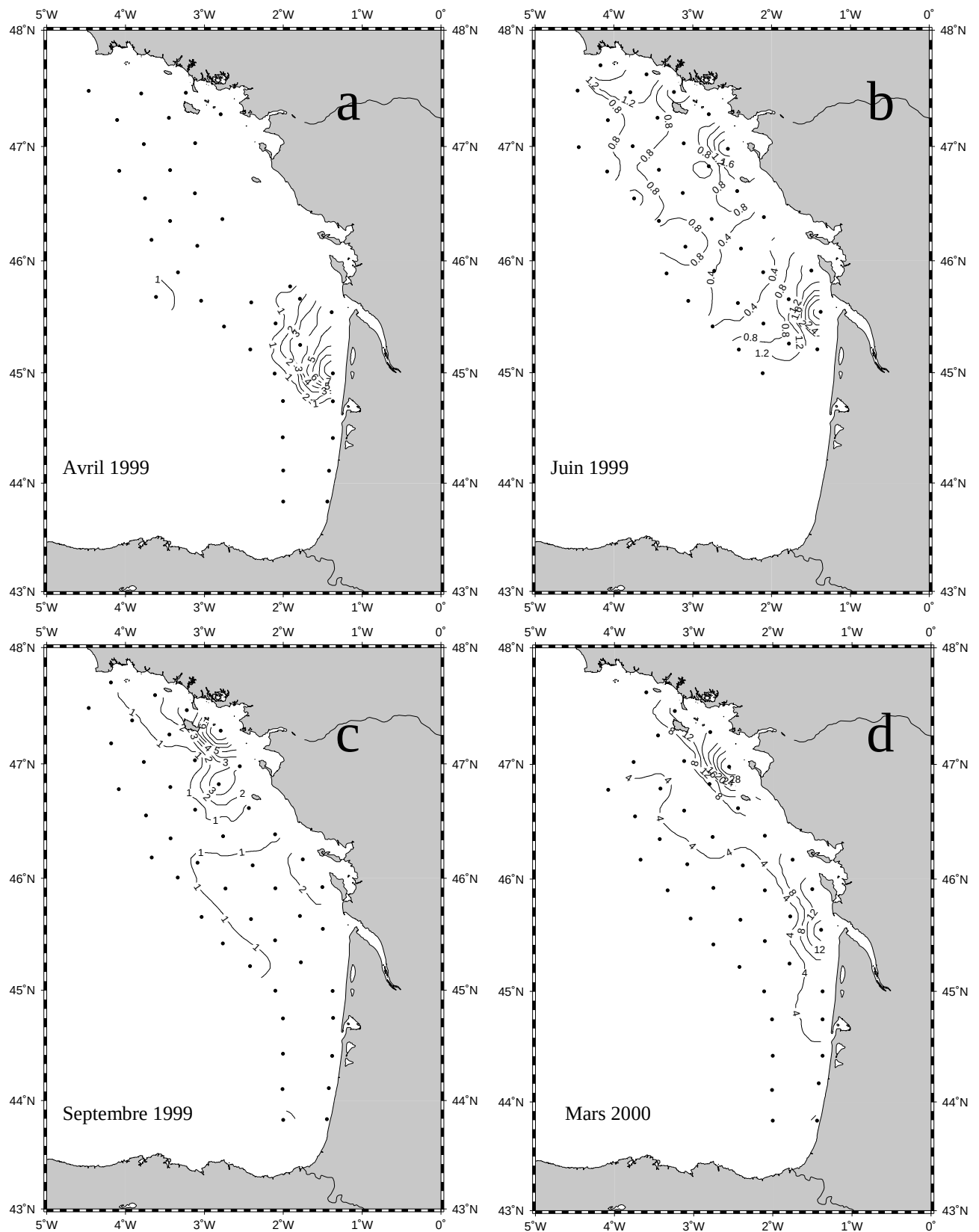


Figure 30 : Concentrations d'acide silicique (μM) en surface. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

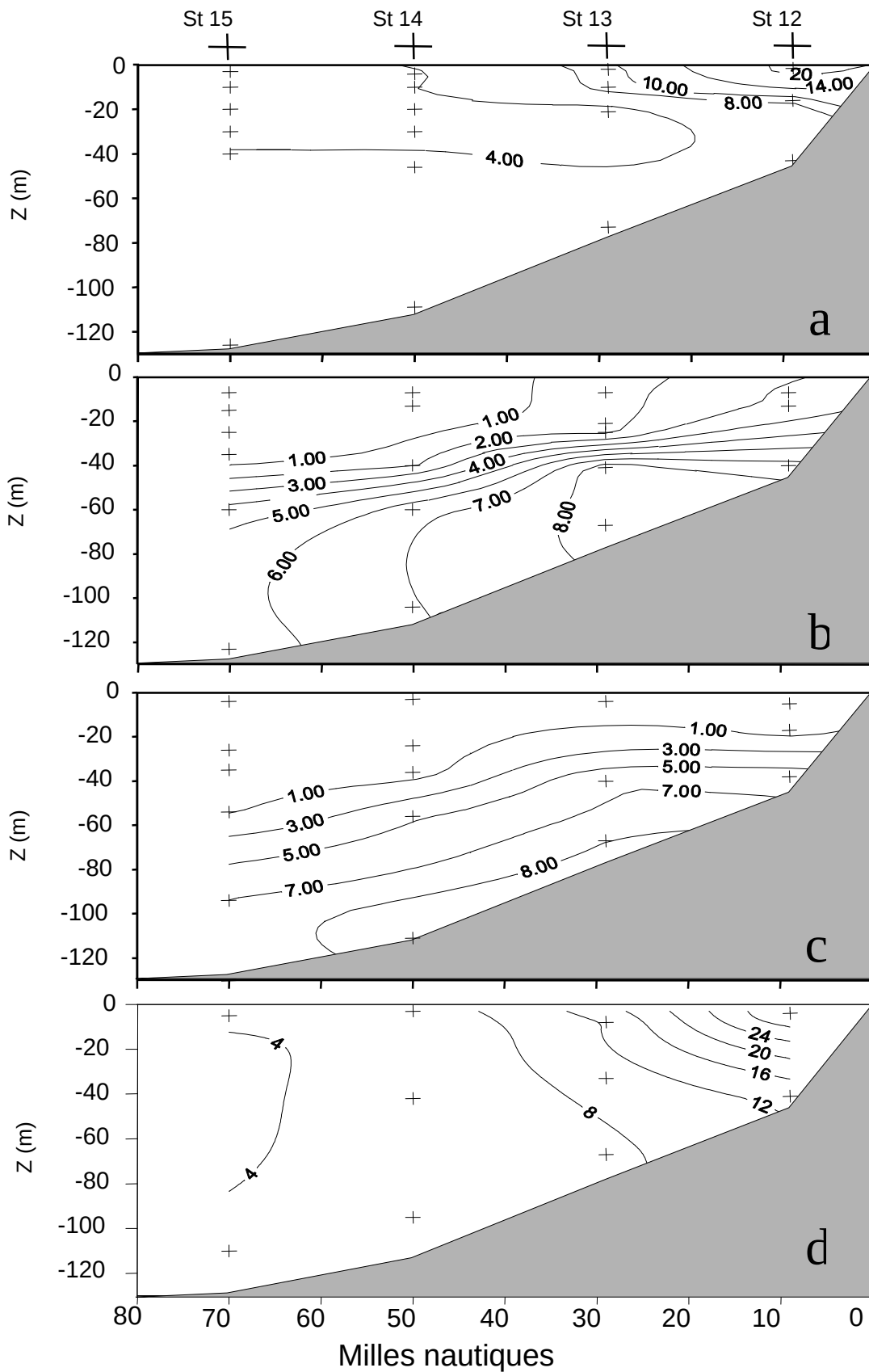


Figure 31 : Concentrations en azote nitrique dans la radiale Loire-Vilaine. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

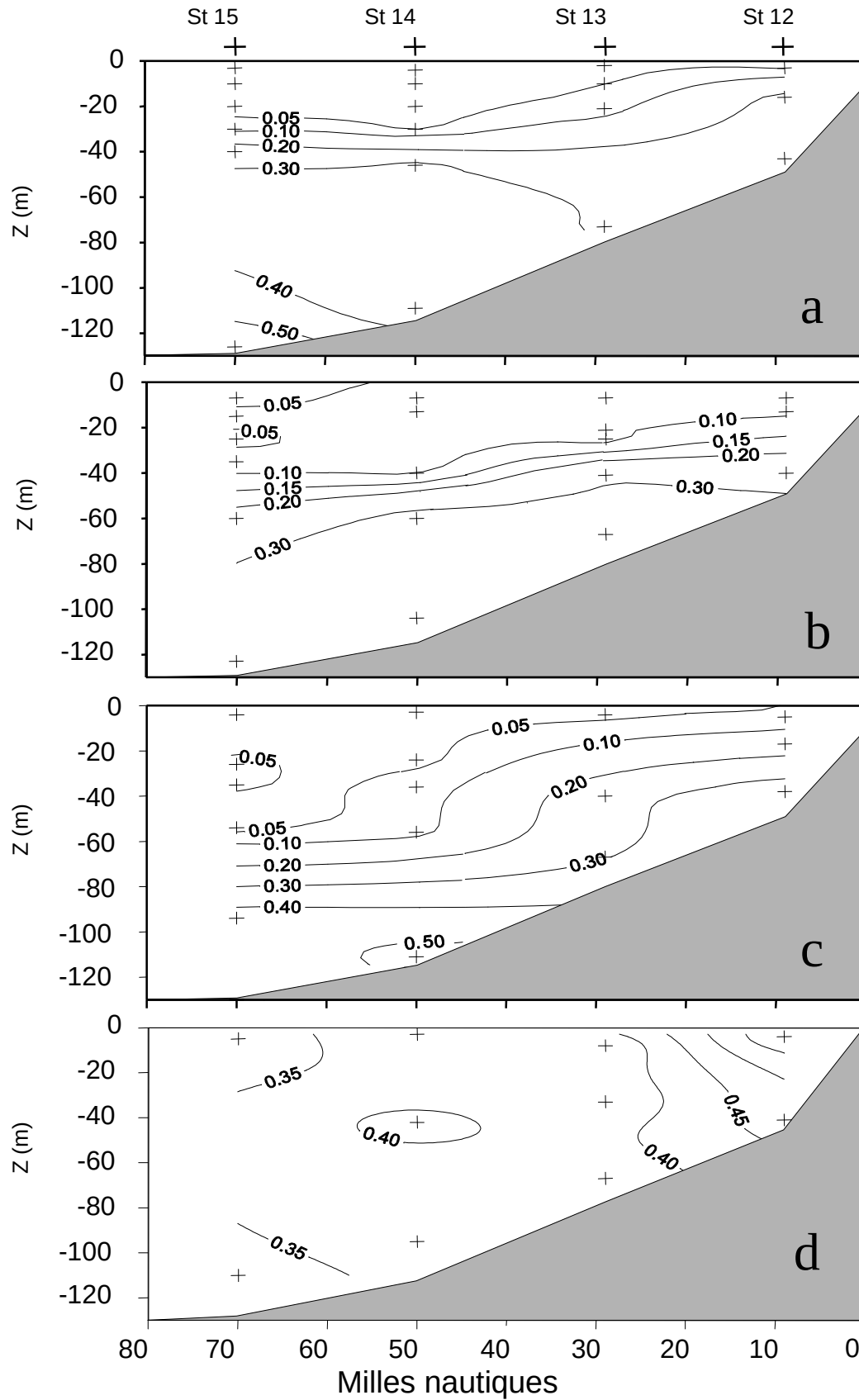


Figure 32 : Concentrations en phosphate dans la radiale Loire-Vilaine. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

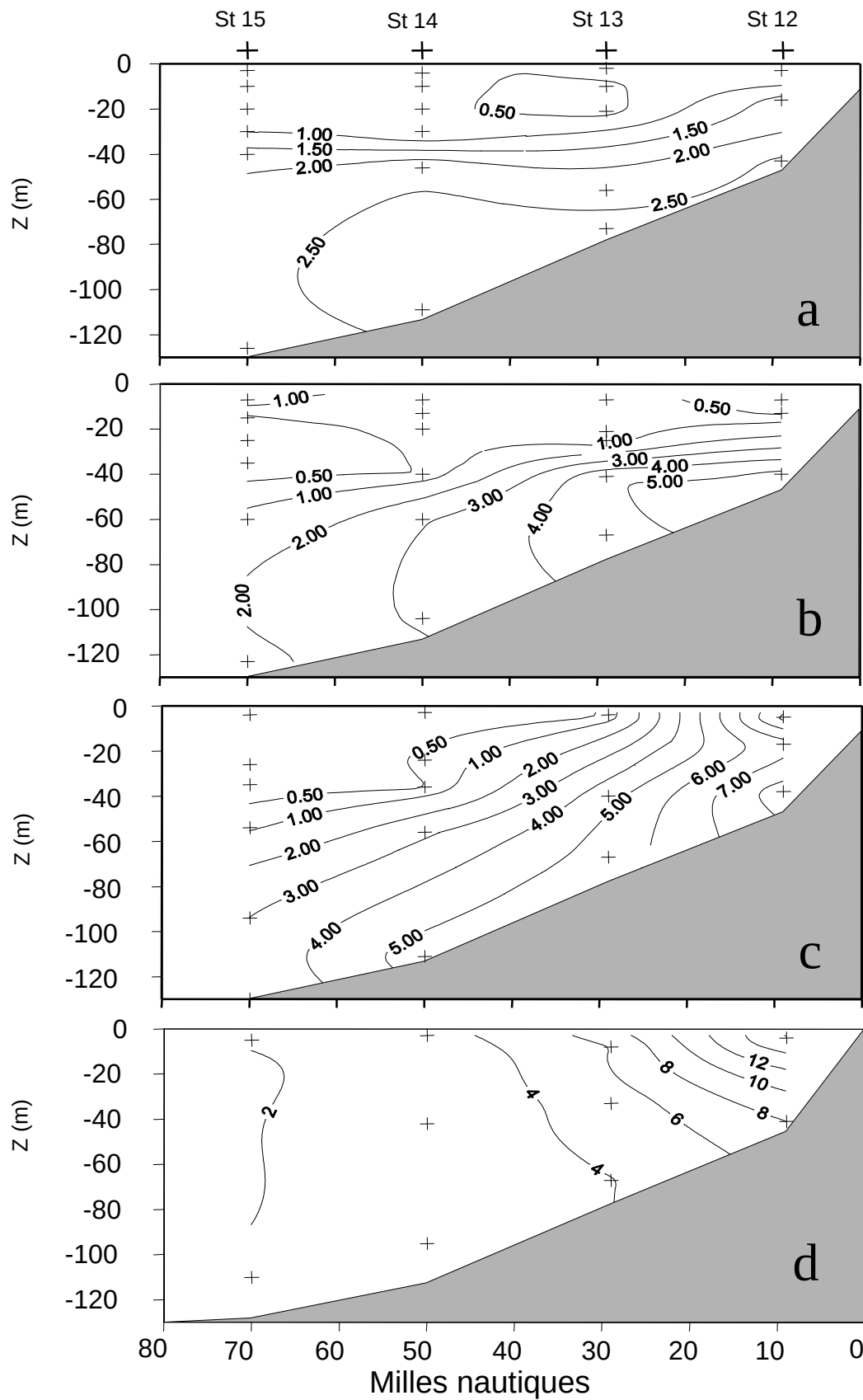


Figure 33 : Concentrations en acide silicique dans la radiale Loire-Vilaine. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

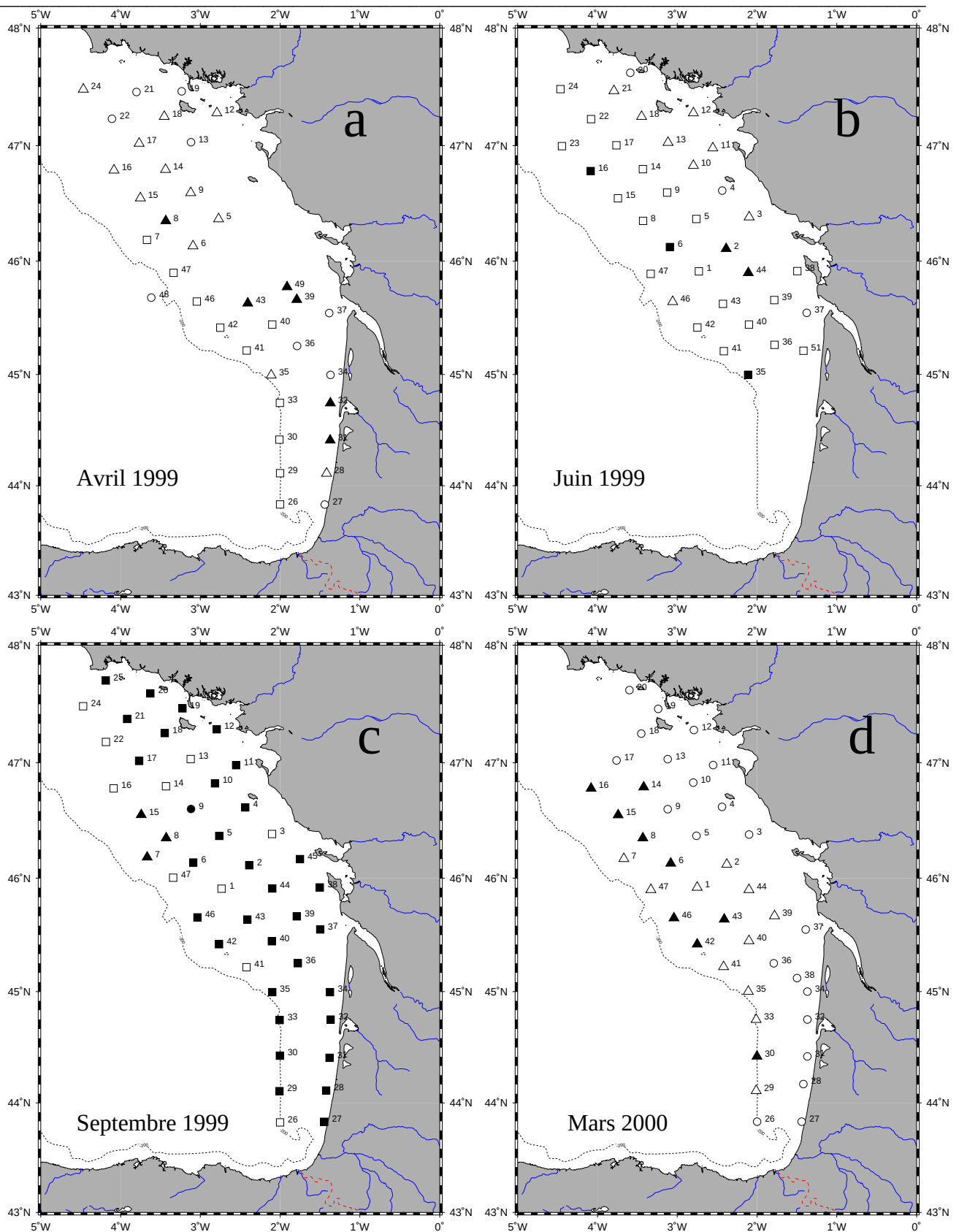


Figure 34 : Limitation de la croissance phytoplanctonique par les sels nutritifs selon les rapports molaires de Redfield. NSiP = Limité par l'azote en premier lieu, ensuite par le silicium et finalement par le phosphore. Carré blanc : NSiP ; carré noir : NPSi ; cercle blanc : PSiN ; cercle noir : PNSi ; triangle blanc : SiPN ; triangle noir : SiNP. a) Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; d) Modycot 2000 (mars 2000).

4.2.1. Description par campagne

4.2.1.1. Avril 1999 :

Distribution horizontale : Les plus fortes valeurs en azote nitrique correspondent aux eaux fluviales dessalées avec des concentrations supérieures à 21 μM et 16 μM à la sortie des eaux de la Loire et de la Gironde respectivement (Figure 28-a). Le front en azote nitrique est indiqué par des valeurs égales à 2,2 μM situées aux environs de l'isobathe de 100 m. Les plus fortes valeurs de phosphate et d'acide silicique sont présentes dans le panache de la Gironde. La distribution spatiale de l'acide silicique est très proche de celle de la salinité (Figure 30-a). La valeur maximale de phosphate est proche de 0,5 μM à la station 39 et celle d'acide silicique proche de 9 μM à la station 34. La plus forte concentration en ammonium a été trouvée à la station 5 (surface) avec des valeurs supérieures à 1,5 μM .

Radiale Loire-Vilaine : Les concentrations en phosphate et en acide silicique montrent un fort gradient vers 40m de profondeur (Figure 31-a). La distribution d'azote nitrique suit celle des salinités, les plus hautes valeurs étant situées en surface et près des côtes. Les valeurs d'azote nitrique, en dehors du panache de la Loire, sont assez stables et proches de 4 μM , tandis que celles du phosphate et de l'acide silicique augmentent avec la profondeur ($[\text{PO}_4^-] > 0,5 \mu\text{M}$, $[\text{Si}(\text{OH})_4] \sim 2,50 \mu\text{M}$ près du fond). Ceci suggère un épuisement plus prononcé du phosphate et de l'acide silicique par rapport à l'azote nitrique dans la couche de surface en relation avec l'activité phytoplanctonique printanière.

4.2.1.2. Juin 1999 :

Distribution horizontale : Comme pour avril 1999, un front avec des valeurs en azote nitrique égales à 0,6 μM sépare le plateau en deux parties sur l'isobathe de 100m dans le sens côte-large (Figure 28-b). Dans le panache fluviale de la Gironde, sont enregistrées les plus fortes concentrations en azote nitrique (contrairement à la situation d'avril 1999) avec des valeurs proches de 6 μM . A l'embouchure de la Loire ces valeurs sont divisées par deux environ.. A l'ouest de l'Ile de Ré et à l'extérieur de la zone, la station 46 présente des

concentrations de l'ordre de 4 μM environ. Une analyse des coupes horizontales a mis en évidence une masse d'eau plus chaude correspondant avec ces hautes valeurs d'azote nitrique.

Les plus fortes concentrations en phosphate se trouvent près des embouchures de fleuves, avec des valeurs proches de 0,25 μM qui descendent rapidement en dessous de 0,09 μM sur tout le reste du PCAF (Figure 29-b). Les concentrations en phosphate de juin 1999 ont été divisées par un facteur deux par rapport à celles observées en avril 1999. Les plus fortes concentrations en acide silicique sont situées à l'embouchure des fleuves Loire et Gironde, avec des concentrations égales à 2,5 μM et 3,5 μM respectivement (Figure 30-b). Le reste du plateau présente des valeurs d'acide silicique comprises entre 0,4 μM et 0,8 μM . Bien qu'inférieures de moitié à celles enregistrées en avril 1999 à l'embouchure des fleuves, elles ont été du même ordre de grandeur sur le reste du plateau. Le maximum d'ammonium se situe au sud de Belle Île, à la station 13 ($[\text{NH}_4^+] = 0,98 \mu\text{M}$). La zone côtière influencée par la Loire présente des valeurs de d'ammonium supérieures à 0,40 μM et, sauf quelques valeurs légèrement plus élevées à l'embouchure et au nord de la Gironde, sur le reste du plateau les concentrations sont inférieures à 0,3 μM .

Radiale Loire-Vilaine : Entre 40 m et 60 m de profondeur, une nutricline bien marquée pour tous les sels nutritifs est observée (Figures 31-b ; 32-b et 33-b). En-dessous de la nutricline, nous observons un gradient côte-large influencé par les eaux de la Loire, où les plus hautes concentrations en azote nitrique ($[\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-] > 8 \mu\text{M}$) correspondent à celles observées près du fond à la station 13. Le même schéma s'est répété pour l'acide silicique avec des valeurs oscillant entre 0,5 μM et 1 μM en surface et d'environ 5 μM près du fond, dans la zone côtière. La distribution verticale du phosphate présente une isoplèthe plus marquée, avec des concentrations supérieures à 0,30 μM uniformément réparties à partir de 60-70 m de profondeur.

4.2.1.3. Septembre 1999 :

Distribution horizontale : Sauf au nord de Belle Ile (station 19), où les concentrations en azote nitrique ont été supérieures à 0,7 μM , dans le reste du plateau ces valeurs sont inférieures à 0,3 μM , et de vastes zones présentent moins de 0,1 μM (Figure 28-c). Les concentration en azote nitrique sont inférieures à celles enregistrées en juin 1999. Le phosphate en surface présente des concentrations extrêmement basses et inférieures à 0,06 μM (Figure 29-c). Seules les stations 37 et 8 arrivaient à des valeurs proches de 0,1 μM .

Contrairement aux observations d'avril et juin 1999, les plus fortes concentrations en acide silicique sont enregistrées à l'embouchure de la Loire ($[\text{SiOH}_4] > 9 \mu\text{M}$) et non sur la Gironde (Figure 30-c). Au sud du 46^{ème} parallèle, toutes les stations présentent des valeurs d'acide silicique supérieures à $1 \mu\text{M}$, mettant en évidence une augmentation dans les concentrations moyennes observées par rapport à la situation de juin. Les fortes concentrations en azote nitrique et phosphate des stations 8 et 1, coïncident avec des valeurs d'ammonium supérieures à $0,5 \mu\text{M}$.

Radiale Loire-Vilaine : La couche de surface a continué son appauvrissement en azote nitrique depuis juin, ce qui contraste avec leur augmentation dans le réservoir profond, où des valeurs supérieures à $8 \mu\text{M}$ sont observées sur toute la zone (Figure 31-c). En septembre, la couche de surface est aussi appauvrie en phosphate qu'en avril et juin, cependant les eaux de fond présentent une légère augmentation des concentrations avec des valeurs d'azote nitrique supérieures à $0,5 \mu\text{M}$, ce qui suggère la reminéralisation du phosphore organique (Figure 32-c). Le même phénomène est perceptible dans le profil d'acide silicique, avec un positionnement des isoplèthes parallèle à la pente continentale ; les extrêmes du gradient côte-large se situent entre $8 \mu\text{M}$ à la côte et $4 \mu\text{M}$ au large près du fond (Figure 33-c). Un front superficiel est perceptible dans la moitié interne du plateau.

4.2.1.4. Mars 2000 :

Distribution horizontale : La période hivernale présente les plus fortes concentrations en sels nutritifs grâce au mélange vertical qui se fait sentir jusqu'au fond du plateau continental (Figure 28-d ; 29-d et 30-d). Les plus fortes valeurs en azote nitrique, phosphate et acide silicique sont enregistrées à l'embouchure de la Loire avec $62 \mu\text{M}$, $1,06 \mu\text{M}$ et $38 \mu\text{M}$ respectivement. A la station 37, à l'embouchure de la Gironde, les concentrations sont inférieures de moitié à celles enregistrées sur la Loire ($26,7 \mu\text{M}$, $0,48 \mu\text{M}$ et $14 \mu\text{M}$ pour l'azote nitrique, phosphate et acide silicique respectivement). La distribution spatiale en azote nitrique et acide silicique suit de près celle des salinités sur tout le plateau, tandis que le phosphate montre un pic de $0,68 \mu\text{M}$ à la station 8 (bord extérieur, au nord de la zone). Les concentrations en ammonium enregistrées à l'embouchure de la Gironde et sur les côtes landaises présentent des valeurs supérieures à $1 \mu\text{M}$. et des valeurs supérieures à $2 \mu\text{M}$ ont été enregistrées près du fond à la station 47.

Radiale Loire-Vilaine : Les profils en azote nitrique, phosphate et acide silicique, très semblables sur la moitié externe du plateau, montrent l'effet du mélange vertical sur toute la colonne d'eau, tandis que sur la zone interne du plateau, les apports fluviaux ont déjà généré un gradient vertical à cette époque de l'année (Figures 31-d ; 32-d et 33-d).

4.2.1.5. Evolution saisonnière de l'ensemble du PCAF :

Si nous calculons la moyenne générale des concentrations de surface par nutriment et par campagne, nous pouvons avoir une image de l'évolution saisonnière de l'ensemble du plateau. Nous dégagons ainsi les tendances générales, mais nous masquons la variabilité interne, que peut être cependant, appréciée par les valeurs du tableau 17.

Nous observons une diminution régulière des concentrations moyennes sur l'ensemble du PCAF en azote nitrique depuis l'hiver ($[\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-] = 10.42 \mu\text{M}$) jusqu'à la fin de l'été ($[\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-] = 0.11 \mu\text{M}$).

Les concentrations en phosphate de surface montrent la même tendance saisonnière que celle observée pour l'azote nitrique, cependant les valeurs moyennes sont bien plus faibles (de $0.31 \mu\text{M}$ en hiver à $0.06 \mu\text{M}$ en été). La plus forte valeur individuelle enregistrée est de $1.06 \mu\text{M}$ en mars 2000.

L'acide silicique présente une diminution de sa moyenne de l'hiver vers l'été comme pour les autres nutriments, mais la fin de l'été montré une nette augmentation, ce qui suggère une régénération importante.

Les plus fortes concentrations en sels nutritifs observées en mars 2000 mettent en évidence la limitation de l'activité phytoplanctonique par le manque de lumière, ce qui a permis de refaire le stock hivernal de nutriments.

MOYENNES GENERALES EN SURFACE												
	MOD991			MOD992			MOD993			MOD2000		
	$\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ $\mu\text{mol/l}$	PO_4 $\mu\text{mol/l}$	Si(OH)_4 $\mu\text{mol/l}$	$\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ $\mu\text{mol/l}$	PO_4 $\mu\text{mol/l}$	Si(OH)_4 $\mu\text{mol/l}$	$\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ $\mu\text{mol/l}$	PO_4 $\mu\text{mol/l}$	Si(OH)_4 $\mu\text{mol/l}$	$\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ $\mu\text{mol/l}$	PO_4 $\mu\text{mol/l}$	Si(OH)_4 $\mu\text{mol/l}$
MOY	3.32	0.09	1.00	1.02	0.09	0.92	0.11	0.06	1.45	10.42	0.31	5.48
E-TYPE	4.98	0.10	1.64	1.41	0.04	0.71	0.10	0.02	1.41	11.43	0.18	6.63
MIN	0.04	0.02	0.03	0.03	0.03	0.26	0.04	0.02	0.38	2.32	0.10	1.08
MAX	21.82	0.52	8.97	5.95	0.24	3.55	0.72	0.10	9.32	62.08	1.06	38.24
(n)	37	37	37	38	38	37	46	46	46	42	42	42

Tableau 17 : Concentrations moyennes de sels nutritifs en surface sur toute la zone d'étude.

4.2.2. *Limitation potentielle de la croissance phytoplanctonique par les nutriments:*

4.2.2.1. Rapports molaires de Redfield :

L'utilisation des rapports Si:N:P = 16:16:1 selon Redfield *et al.* (1963) et Brzezinski (1985) sont souvent utilisés en tant que critère de détermination de l'élément nutritif potentiellement limitant. L'étude de ces rapports molaires, correspondant à l'ensemble des données acquises lors des campagnes Modycot de 1999 et 2000 a permis de mettre en évidence certaines caractéristiques de leur évolution saisonnière. Il a été alors possible d'élaborer une carte par campagne où est présentée la distribution spatiale des éléments limitants (Figure 34). Pour cet étude de la limitation potentielle de la croissance par les nutriments, nous avons utilisé la somme de l'azote nitrique (nitrate plus nitrite) et de l'ammonium pour caractériser l'azote minéral dissous.

Modycot 99.1 (avril 1999) : La zone limitée par l'azote est restreinte à quelques stations dans la partie externe du plateau. A l'exception de quelques stations limitées par le phosphore près de l'embouchure des fleuves, toutes les autres stations sont limitées en premier lieu par le silicium (Figure 34-a).

Modycot 99.2 (juin 1999) : La zone limitée par l'azote a envahi la moitié du PCAF et une station côtière au sud de l'Ile de Ré. Le reste des stations sont limitées par le silicium, à l'exception de trois stations limitées par le phosphore (Figure 34-b).

Modycot 99.3 (septembre 1999) : La presque totalité du PCAF est limitée d'abord par l'azote et en deuxième lieu par le phosphore. Trois stations du bord du plateau sont limitées par le silicium et une par le phosphore (Figure 34-c).

Modycot 2000 (mars 2000) : La zone côtière est limitée par le phosphore et la zone externe du plateau par le silicium (Figure 34-d).

Une vision synthétique de l'évolution saisonnière est présentée dans la figure 35 selon Del Amo (1996), où les trois rapports molaires sont portés par campagne. En hiver les points

se situent dans la zone où le phosphore et le silicium sont limitants, mettant en évidence l'excédant en azote. En avril, avec la consommation rapide du phosphore, les rapports N:P atteignent des valeurs supérieures à 100, cependant un « glissement » vers le bas, vers les limitations en silicium et puis en azote, est déjà perceptible. Cette tendance s'accélère pour juin, où le glissement est plus prononcé. Finalement, à la fin de l'été, la presque totalité des points glisse encore sur la zone de limitation par l'azote, tout en remontant sur le secteur où le phosphore est le deuxième facteur limitant.

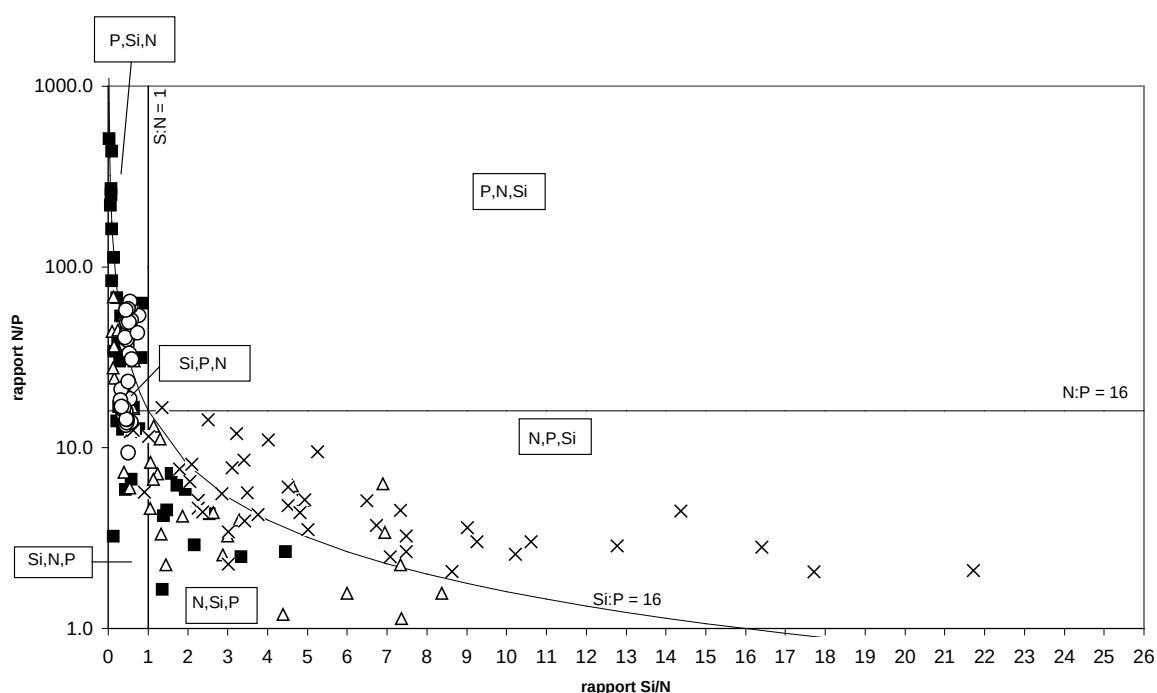


Figure 35 : Graphique synthétique montrant la limitation potentielle de la croissance phytoplanctonique par les sels nutritifs selon les rapports de Redfield. Les deux axes orthogonaux présentent les rapports N:P et Si:N, l'axe logarithmique montre l'évolution du rapport Si:P = 16. Cercle blanc : Modycot 2000 (mars 2000) ; carré noir : Modycot 99.1 (avril 1999) ; triangle blanc : Modycot 99.2 (juin 1999) ; croix : Modycot 99.3 (septembre 1999).

4.2.2.2. Cinétique d'absorption :

Une autre approche de la limitation potentielle de la croissance phytoplanctonique par les sels nutritifs a été réalisée par l'étude de leur cinétique d'absorption. Dans cette méthode, utilisée par Dorch et Whitledge (1992) et Del Amo *et al.* (1997), il faut définir des concentrations limitantes « seuil », pour la croissance phytoplanctonique (constante de demi-saturation d'absorption des nutriments : K_s). Ces résultats ont été utilisés en parallèle avec les rapports molaires de Redfield. Ainsi, la limitation d'un nutriment quelconque par deux

rapports de Redfield, combinée avec une concentration observée supérieure à la valeur du K_s nous amènera à parler d'une limitation **probable** par ce nutriment. Si par contre la concentration observée du nutriment est inférieure à son K_s , alors nous parlerons de limitation **très probable**.

Parmi les quelques valeurs de K_s trouvées dans la littérature (Tableau 18), ceux de la Rade de Brest représentent un cas extrême du PCAF (le milieu estuarien). Les concentrations moyennes trouvées dans le PCAF étant inférieures à celles observées dans la rade de Brest, il est alors possible que les assemblages phytoplanctoniques du PCAF soient adaptés à de plus faibles concentrations. Pour cette raison, nous adoptons des couples de valeurs de K_s inférieures à celles utilisées par Del Amo *et al.* (1997). Les valeurs de K_s limitantes choisies pour chaque nutriment sont : $K_{sN} \leq 1 \mu M$; $K_{sP} \leq 0.1 \mu M$ et $K_{sSi} \leq 1 \mu M$.

K_{sN}	K_{sP}	K_{sSi}	Référence
≤ 1	≤ 0.5	≤ 5	Fischer <i>et al.</i> , 1988
≤ 1	≤ 0.2	≤ 2	Dorch et Whittedge, 1992
≤ 2	≤ 0.2	≤ 2	Del Amo <i>et al.</i> , 1997

Tableau 18 : Valeurs de la demi constante de saturation d'assimilation K_s utilisées dans la littérature pour le calcul du facteur limitant la croissance du phytoplancton en milieu estuarien.

Les résultats obtenus utilisant les rapports de Redfield plus les valeurs limitantes de K_s montrent qu'en hiver aucune station n'a eu une limitation **très probable** du fait que toutes les concentrations en nutriments étaient au-dessus des valeurs de K_s respectives (Tableau 19).

Limitation	Avril 1999			Juin 1999			Septembre 1999			Mars 2000		
	N	Si	P	N	Si	P	N	Si	P	N	Si	P
Très Probable ¹	27%	49%	19%	61%	25%	5%	91%	7%	2%	0%	0%	0%
Probable ²	27%	49%	24%	61%	31%	8%	91%	7%	2%	0%	48%	52%

1 : rapports de Redfield N:P≤16 ; Si:N≤1 et Si:P≤16 plus $K_{sN} \leq 1 \mu M$; $K_{sP} \leq 0.1 \mu M$ et $K_{sSi} \leq 1 \mu M$

2 : rapports de Redfield N:P≤16 ; Si:N≤1 et Si:P≤16 plus $K_{sN} \geq 1 \mu M$; $K_{sP} \geq 0.1 \mu M$ et $K_{sSi} \geq 1 \mu M$

Tableau 19 : Pourcentage de stations par campagne, avec une limitation **très probable** ou **probable** de chaque nutriment sur le PCAF selon les conditions évoquées dans le texte.

Les limitations **probables** par le silicium et le phosphore ne font que marquer l'excédant en azote par rapport aux autres nutriments. En avril, nous observons 49% de stations avec une limitation **très probable** par le silicium, ce qui est cohérent avec le développement des poussées phytoplanctoniques des diatomées au printemps. La limitation **très probable** par l'azote se trouvait sur 27% des stations. Au début de l'été (juin), 61% des stations présentaient déjà une limitation **très probable** par l'azote et 25% par le silicium. A la

fin de l'été (septembre) la limitation **très probable** par l'azote s'étendait sur 91% des stations. Sauf pour le cas hivernal, la différence entre limitation très probable et limitation probable n'a pas été significative.

4.2.3. Sectorisation du PCAF :

Les gradients en nutriment étant en général orientés dans le sens côte-large, nous avons scindé le PCAF en deux au niveau de l'isobathe de 100 m dans le sens longitudinal. Une autre coupure dans le sens nord-sud sépare les zones d'influence de la Loire et de la Gironde. Quatre secteurs sont alors définis : **Li** :Loire interne ; **Le** : Loire externe ; **Gi** : Gironde interne et **Ge** : Gironde externe (Figure 32).

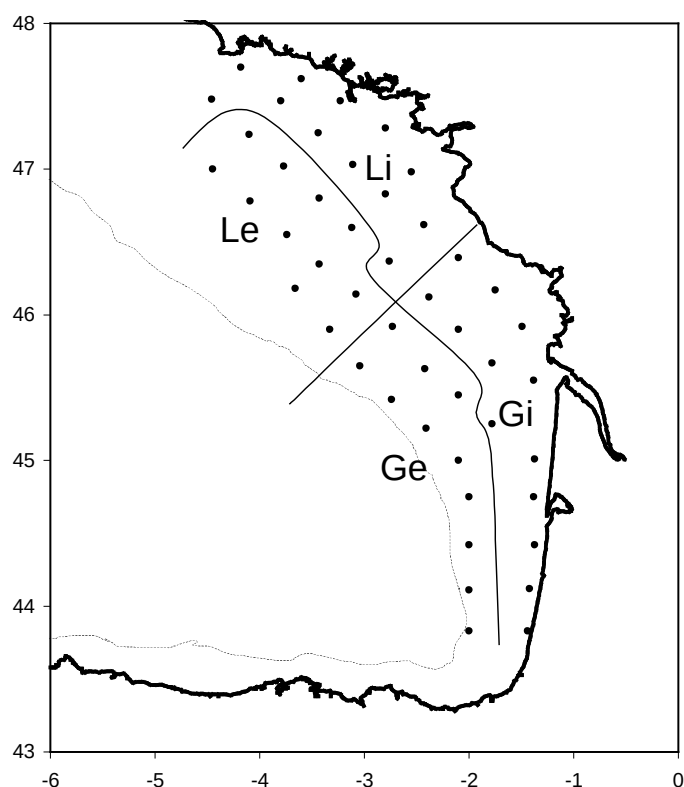


Figure 36 : Découpage du PCAF en quatre zones selon le gradient côte-large et l'influence des eaux de la Loire et des eaux de la Gironde.

Les concentrations en nutriments ainsi définies, par secteur et par campagne, présentent une moindre variabilité et sont plus cohérentes avec leur source fluviale. Ainsi leurs caractéristiques propres et l'évolution dans chaque secteur se dégageront plus facilement (Tableau 20).

Secteur	Avril 1999			Juin 1999			Septembre 1999			Mars 2000		
	N	P	Si	N	P	Si	N	P	Si	N	P	Si
Li	9.29 21.8-3.14	0.04 0.05-0.02	0.6 0.98-0.35	1.78 3.31-0.08	0.09 0.24-0.05	0.93 2.5-0.26	0.13 0.72-0.04	0.05 0.08-0.04	2.27 9.32-0.45	22.2 62.1-11.2	0.46 1.06-0.26	11.8 38.2-5.15
Le	1.7 4.19-0.09	0.07 0.32-0.03	0.48 0.81-0.3	0.16 0.67-0.03	0.07 0.12-0.03	0.78 1.31-0.53	0.11 0.21-0.04	0.05 0.1-0.03	0.58 1.05-0.37	6.55 14.8-3.9	0.36 0.68-0.27	3.14 7-1.81
Gi	4.3 16.2-0.13	0.17 0.52-0.04	2.66 8.97-0.03	1.63 5.95-0.06	0.1 0.15-0.06	1.05 3.55-0.26	0.1 0.28-0.05	0.06 0.1-0.03	1.58 2.48-0.9	10.9 32.5-3.01	0.25 0.48-0.1	6.04 18.1-1.54
Ge	0.22 1.04-0.04	0.06 0.18-0.03	0.45 0.74-0.28	0.55 3.96-0.04	0.07 0.12-0.04	0.67 1.71-0.26	0.08 0.13-0.05	0.05 0.09-0.02	1.14 1.68-0.61	3.43 4.48-2.32	0.22 0.32-0.12	1.57 2.16-1.08

Tableau 20 : Valeurs moyennes des concentrations en nutriments (μM) par secteur géographique avec leurs valeurs minimum et maximum observées (en dessous).

En résumé nous pouvons donc décrire le scénario saisonnier suivant :

Hiver : Les concentrations des trois nutriments principaux sont plus importantes dans le panache de la Loire (environ le double que dans la Gironde) et aucune limitation n'est encore observée.

Printemps : Les plus fortes concentrations en azote nitrique se trouvent dans le panache de la Loire et celles de phosphate et de acide silicique dans le panache de la Gironde. Les concentrations en phosphate et en acide silicique sont déjà limitantes (inférieures au K_s) sur presque tout le PCAF. Sur la zone externe de la Gironde l'azote nitrique commence à se présenter comme le nutriment limitant.

Début de l'été : Les concentrations en azote nitrique et phosphate sont sensiblement les mêmes dans les deux panaches, les plus fortes concentrations moyennes enregistrées étant situées dans le panache de la Gironde. Les concentrations moyennes de azote nitrique sont limitantes dans toute la zone externe et tout juste limitantes au-dessus de la valeur du K_{sN} dans les deux zones internes. Le phosphate est toujours limitant sur tout le PCAF et l'acide silicique présente une augmentation de sa concentration, sauf dans la zone interne de la Gironde.

Fin de l'été : Les concentrations en azote nitrique et phosphate sont limitantes sur tout le PCAF et celles de l'acide silicique dans la zone externe de la Loire.

Dès le mois de juin la régénération du stock en acide silicique est perceptible sur tous les secteurs et plus fortement dans la zone d'influence du panache de la Gironde. Ce phénomène a été décrit par Ragueneau *et al.* (1994) pour les eaux de la Rade de Brest, où il estimait à 33% et 59% les contributions par régénération en acide silicique apportées par les sédiments et par la colonne d'eau pour l'année 1992. Les plus hautes températures moyennes observées dans les zones d'influence de la Gironde plus le caractère siliceux de leurs sédiments, pourraient expliquer l'augmentation des concentrations en acide silicique dans le sud du PCAF.

Les concentrations de phosphate sont excessivement basses par rapport aux moyennes observées dans l'océan mondial. Conkright *et al.* (2000) ont obtenu des valeurs statistiques pour tout l'Atlantique nord (en dehors des plateaux continentaux) de $[\text{PO}_4^-] = 0.56 \mu\text{M} \pm 0.24$ (écart type) en hiver et de $[\text{PO}_4^-] = 0.23 \mu\text{M} \pm 0.10$ pour l'été. Les très basses valeurs de phosphate suggèrent l'utilisation complète de ce nutriment en raison de l'excès d'azote nitrique. Les successions phytoplanctoniques permettent ainsi d'entretenir une consommation permanente de phosphate au fur et à mesure qu'il arrive par les fleuves. Le développement des diatomées consomme d'abord tout le silicium et le phosphore, ce qui permet aux groupes non siliceux, avec des K_{sp} moins élevés (prymnésiofycées, cyanofycées), de se développer par la suite. Le stock de silicium augmente en été, mais les faibles concentrations en azote nitrique et phosphate interdisent toujours un nouveau bloom de diatomées. A la fin de l'été, tout l'écosystème fonctionne sur le recyclage, favorisant ainsi le développement des cellules de petite taille, telles que les cyanofycées.

CHAPITRE 5 : VARIATIONS SAISONNIERES DU PHYTOPLANCTON

L'étude biologique que nous avons menée s'est limitée à l'écologie phytoplanctonique. Différentes approches ont été développées, telles que les comptages microscopiques, la cytométrie flux, l'imagerie satellitale et la chémotaxonomie. Cependant c'est dans le domaine de la chémotaxonomie que nous avons concentré nos efforts. Dans le chapitre 3 nous avons validé la méthode pigmentaire et dans celui-ci nous exploiterons au maximum les informations fournies par les matrices pigmentaires et Chemtax (chapitre 5.3.).

Une introduction sur la distribution, sur les dernières découvertes et sur les études pigmentaires, pour chaque classe algale, a été développé dans le chapitre 5.1. Dans le chapitre 5.2. nous abordons la variabilité spatio-temporelle de la biomasse totale (chl_a) sur le PCAF sur la base de l'ensemble de campagnes réalisées. Le chapitre 5.3. fait le point sur le choix de rapports pigmentaires utilisés par Chemtax. Dans les chapitres suivants nous détaillons pour chaque classe algale, leur distribution spatio-temporelle dans la couche de surface et dans la radiale Loire-Vilaine. L'approche est faite sur la base de l'étude pigmentaire réalisé avec Chemtax, les comptages microscopiques et la cytométrie de flux (uniquement Modycot 99.1).

5.1. Quelques aspects de l'écologie des classes algales étudiées.

5.1.1. *Diatomées* :

Comme les chrysophycées et les dictyochophycées, les bacillariophycées (diatomées) datent d'environ 100 millions d'années (MA). Après la radiation générale datant d'il y a 65 MA, elles se sont davantage développées, ce qui fait des diatomées l'un des groupes algaux les plus jeunes. C'est le type algal unicellulaire le mieux connu, avec plus de 10 000 espèces vivantes et fossiles, décrites en fonction de leur frustule siliceux. Grâce à la bonne conservation de ceux-ci dans les couches sédimentaires, la paléontologie et la paléoclimatologie les ont adoptées comme traceurs. Le nombre d'espèces vivantes est actuellement estimé à environ 5000 (Lipps, 1970). Elles se trouvent dans toutes les eaux de la

planète : continentales, marines ou estuariennes et elles se sont bien adaptées à toutes les températures et pH. Leur taille se trouve généralement à l'intérieur de la fraction microphytoplanctonique (20 μm à 200 μm).

Moins bien représentées dans les eaux tropicales, où elles ont souvent un rôle secondaire, leur véritable importance écologique est mise en évidence dans les eaux polaires et tempérées. Quand les conditions hydrologiques et de lumière sont favorables, les diatomées ont la capacité de mieux profiter que les autres groupes des nutriments disponibles dans l'eau. Elles font partie des groupes phytoplanctoniques possédant une stratégie écologique du type « r », caractérisé par de forts taux de croissance (Kilham et Kilham, 1980). Ceci conduit à la succession d'espèces classiquement décrite des mers tempérées, où les diatomées démarrent le bloom printanier, suivies en générale par les prymnésiofycées (*Phaeocystis* sp. et coccolithophoridés dans l'Atlantique Nord) et finalement par les dinoflagellés une fois que la masse d'eau a acquis une certaine maturité.

Pour la formation de leur frustule siliceux (SiO_2 = opale), elles ont besoin de la présence de silicium dissous dans l'eau. C'est la forme $\text{Si}(\text{OH})_4$ qui est assimilée, constituant souvent le facteur limitant de leur développement. C'est dans les eaux polaires de l'Océan Austral, où les concentrations en acide silicique sont les plus importantes de la planète que les diatomées constituent le groupe dominant. Les sédiments de l'Océan Austral témoignent de cette productivité par d'épaisses couches d'opale.

Généralement non coloniales, certaines espèces pennées forment des longues chaînes mobiles (*Pseudo-Nitzschia*) ou des structures radiales (*Thalassionema*). Leur mobilité, attribuée à des jets de mucus est une caractéristique des formes pennées qui n'est pas présente dans les diatomées centriques.

Les diatomées peuvent également provoquer des HAB (Harmful Algal Blooms). En 1987 au Canada, est décrit le premier cas d'empoisonnement par ingestion de moules contenant une toxine produite par des diatomées. Il s'agit de l'Acide Domoïque (DA) qui est synthétisé par quelques espèces du genre *Pseudo-Nitzschia* dans certaines conditions du milieu. L'activité de cette toxine est en cause dans le nouveau syndrome ASP (Amnesic Shellfish Poisoning), qui peut aller jusqu'à la mort des individus intoxiqués. La variabilité dans la production de DA par les différentes espèces de *Pseudo-Nitzschia* et la présence de souches de la même espèce, toxiques et non toxiques, n'a pas encore pu être expliquée. Le réchauffement général des eaux et l'apport des poussières du désert ont été avancées comme hypothèses probables dans le développement de ce nouveau syndrome (Mos, 2001).

Les cas de symbiose avec des diatomées sont rares. Nous pouvons citer les genres tropicaux *Hemiaulus* et *Streptotheca*, associés avec la cyanophycée *Richelia intracellularis* qui leur permet de fixer l'azote atmosphérique (Hallegraeff et Jeffrey, 1984) et quelques cas de foraminifères contenant des diatomées pennées sans frustule (Lee *et al.*, 1979).

Les diatomées dans l'Atlantique Nord-Est :

Dans les eaux oligotrophes de l'Atlantique Nord-Est, les diatomées sont mieux représentées au nord du 40^{ème} parallèle qu'au sud (Gibb *et al.*, 2001). C'est au printemps, dans la zone côtière, où la dominance de ce groupe se fait sentir le plus avec des développements de *Rhizosolenia delicatula* pouvant atteindre des abondances supérieures à 1000 cel·mL⁻¹ (Grall, 1972 ; Klein et Sournia, 1987). Le bloom printanier des diatomées en rade de Brest débute en avril et leur constitution taxonomique est : *Thalassiosira* sp., *Skeletonema costatum*, *Rhizosolenia fragilissima* dans un premier temps et par *Chaetoceros sociale* qui domine la biomasse totale vers le mois de juin. Dans la Manche le bloom est plus tardif, démarrant en mai avec *Rhizosolenia delicatula* et *Thalassiosira* sp. (Ragueneau *et al.*, 1996). En mai, la plaine abyssale du Golfe de Gascogne est dominée par *Chaetoceros* sp. et *Pseudo-Nitzschia* où les abondances sont supérieures à 1000 cel·mL⁻¹ (Tréguer *et al.*, 1979).

Les résurgences côtières du nord-ouest de l'Espagne apportent des nutriments qui favorisent le développement des diatomées. Dans ces eaux, les populations observées sont *Chaetoceros sociale*, *Pseudo-Nitzschia* sp., *Schroederella delicatula*. Les eaux adjacentes, non influencées par la résurgence, sont constituées par des petits flagellés du genre *Gymnodinium* spp. et des cryptophycées (Castro *et al.*, 2000). Dans la Mer du Nord, les blooms de *Coscinodiscus* spp. et *Thalassiothrix longissima* ont été corrélés avec les variations de salinité associées aux apports fluviaux et aux courants océaniques (Reid, 1990).

Pigments et diatomées :

Stauber et Jeffrey (1988) ont analysé les pigments de 51 espèces de diatomées marines et ils ont trouvé comme caroténoïde principal, la fucoxanthine. Une seule espèce présentait des concentrations significatives de 19'butanoyloxyfucoxanthine. Bien que la fucoxanthine soit le biomarqueur le plus adapté pour les diatomées, ce pigment n'est pas exclusif de ce groupe. Les prymnésiophytes, chrysophytes et même quelques dinoflagellés présentent des concentrations en fucoxanthine significatives. Une connaissance des assemblages phytoplanctoniques est donc préférable afin de réduire les erreurs dans l'inférence chémotaxonomique.

Le plus souvent, les interférences viennent de la présence simultanée des populations de diatomées et prymnésiofycées sur une même zone. En région côtière, ou sur le plateau continental, le développement des prymnésiofycées est souvent précédé du bloom de diatomées (cas de la Mer du Nord ; Gieskes et Kraay, 1986b), situation qui semble aussi se produire dans l'Atlantique Nord-Est (Head et Horne, 1993). Dans le cas où de fortes concentrations en fucoxanthine et 19'hexanoyloxyfucoxanthine sont observées, le microscope optique doit permettre de confirmer la nature des assemblages phytoplanctoniques.

5.1.2. *Dinoflagellés* :

Avec les diatomées, les dinoflagellés dominant dans la fraction microphytoplanctonique des eaux côtières et océaniques. Beaucoup a été écrit sur les dinoflagellés du fait qu'ils sont présents dans 75% des blooms toxiques (Smayda 1997-a). Bien souvent, l'eutrophisation des eaux côtières a été mise en cause pour l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des ces blooms pouvant avoir des conséquences nuisibles sur l'économie ou la santé humaine (Smayda 1990). Ces blooms ont un impact direct sur la structure trophique des réseaux (production de toxines, fortes abondances cellulaires limitant la biodiversité) et les cycles biogéochimiques. Les dinoflagellés se trouvent souvent, bien adaptés aux faibles conditions d'éclairage avec des fortes biomasses concentrées au niveau du DCM.

Leur différence avec les autres groupes phytoplanctoniques ne s'arrête pas là. Encore difficilement classables dans le règne végétal ou animal, ils sont capables d'avoir un comportement alimentaire autotrophe ou hétérotrophe exclusif, ou de passer de l'un à l'autre en fonction des conditions environnementales (mixotrophie). Par osmotrophie, certains encore sont capables d'assimiler directement la matière organique dissoute présente dans l'eau des régions côtières ou produites par le développement d'un autre groupe algal en déclin (diatomées par exemple). Des espèces telles que *Prorocentrum minimum* et *Ceratium furca* ont été reconnues osmotrophes (<http://www.ng.hik.se/~ngred/pr/Mix1.htm>). Bon nombre d'espèces ont des chloroplastes endosymbiotiques, empruntés lors de leur évolution aux cryptophycées, chlorophycées, prasinophycées ou prymnésiofycées (Jeffrey et Vesk, 1997). Ce dernier point pose le problème de leur quantification par chémotaxonomie car ils présentent alors les signatures pigmentaires empruntés à leurs endosymbiontes.

Une autre particularité est la production de bioluminescence par certaines espèces de dinoflagellés. Celle-ci est produite par chimiosynthèse à l'issue d'une excitation mécanique ou de stimuli dont l'origine est encore inconnue. Cette caractéristique a poussé quelques laboratoires à étudier ce paramètre, qui peut avoir une corrélation avec leur biomasse (Buskey *et al.* 1992, 1994).

Dans les eaux tempérées, le développement de dinoflagellés suit de près le bloom printanier des diatomées. Dès que la concentration en acide silicique est limitante, leur place peut être prise par les petits flagellés ou par les dinoflagellés. Quand la colonne d'eau est stratifiée, leur mobilité leur permet de se placer dans les meilleures conditions d'éclairage et de nutriments. Dans les eaux tropicales où l'effet de saisons n'est pas marqué, seules quelques poussées localisées de dinoflagellés ont été observées. Dans les eaux polaires, les dinoflagellés restent une composante mineure des assemblages phytoplanctoniques.

Les dinoflagellés dans l'Atlantique Nord-Est:

Le développement des dinoflagellés en Europe a été bien étudié à cause de leur faculté à produire des blooms toxiques ou nuisibles pour l'économie. Les suivis les plus anciens ont été effectués dans la mer Baltique, les côtes scandinaves et la Mer du Nord, où les activités aquacoles se sont développées depuis les années 70. Certaines toxines (DSP, PSP) rendent impropres à la consommation les coquillages de culture. Même en l'absence des toxines dans l'eau de mer, les fortes concentrations de populations phytoplanctoniques peuvent épuiser rapidement l'oxygène dissous, ce qui se traduit par des mortalités massives de poissons.

En 1994, un bloom de *Ceratium furca* ($80000 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$) a eu lieu dans le Gullmarsfjord au moment où les concentrations en phosphate et nitrate étaient en dessous de la limite de détection, ce qui suggère la possibilité que cette espèce présente un comportement non autotrophe strict, pouvant se développer quand les autres groupes algaux en sont incapables. Les développements du dinoflagellé hétérotrophe *Noctiluca scintillans* dans le German Bight ont été enregistrés depuis 1968 ; le schéma saisonnier présente un début de bloom en avril/mai et sa disparition au mois d'août au plus tard. Leur abondance peut atteindre $15000 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$, ce qui représente $3 \text{ mg C} \cdot \text{L}^{-1}$ (Schaumann et Hesse, 1990). Des agrégats (patches) au large de l'embouchure de la Gironde ont été aperçus par avion lors de la campagne Modycot 99.2 en juin 1999.

Gymnodinium mikimotoi = *Gyrodinium aureolum* est souvent associé aux structures frontales. Presque chaque année, il est présent dans le front d'Ouessant (Holligan, 1987) où il

semble difficile qu'il soit atteint par les effets anthropiques. La stratification de la masse d'eau semble être le facteur déclenchant du bloom.

Dinophysis sp. *Gymnodinium mikimotoi*, *Alexandrium tamarense*, *Heterocapsa triquetra*, *Scrippsiella trochoïdea*, *Prorocentrum micans*, *Ceratium tripos*, *C. fusus*, *C. furca*, *C. lineatum* sont souvent trouvés en blooms dans les eaux de la Mer du Nord, Mer Baltique et Fjords Norvégiens (marées rouges = red tides). Ces espèces ont été toutes trouvées dans le PCAF, mais seules les trois premières ont produit des blooms nuisibles. Leur apparition et leur fréquence semble en augmentation. Les efflorescences d'*Alexandrium tamarense*, inconnues sur le PCAF dans les années 80, produisent des toxines du type PSP. La Baie de Morlaix est touchée chaque année par ce phénomène. Récemment, dans les eaux arctiques des mers de Baffin et Bering ont été dénombrées des abondances de $1650 \text{ cel} \cdot \text{mL}^{-1}$ d'*Alexandrium catenella* et *A. tamarense*.

Pigments et dinoflagellés :

Les références bibliographiques où sont menées de travaux pigmentaires sur les dinoflagellés montrent que leur biomasse reste extrêmement faible par rapport à la biomasse autotrophe totale. En générale les dinoflagellés autotrophes représentent moins de 10% et très rarement montent à plus de 20%. Une exception a été observée lors de l'expérience NABE (North Atlantic Bloom Experiment) sur le secteur Atlantique nord-ouest au printemps 1989, où la biomasse de dinoflagellés calculée par comptages microscopiques représentaient 70%-80% de la biomasse totale en carbone. La récente découverte d'un nouveau pigment : gyroxanthine-diester, présent chez les espèces *Gymnodinium breve* et *G. mikimotoi* laisse entrevoir une chénotaxonomie plus ciblée sur les espèces que sur les classes algales dans un futur proche (Millie *et al* , 1995).

Alors, les dinoflagellés ne sont-ils donc pas une partie si importante des assemblages phytoplanctoniques, telle que les études menées par microscopie le laissent penser ?

Il y a plusieurs réponses à cette question : a) Les études pigmentaires sont réalisées sur la concentration de son biomarqueur, la péridinine. Ce caroténoïde se trouve uniquement dans les chloroplastes des espèces autotrophes et de plus, de nombreux cas de chloroplastes endosymbiotiques viennent troubler la situation. Donc, nous avons la certitude qu'un pourcentage significatif de cellules de dinoflagellés dénombrées par microscopie, échappe au bilan pigmentaire. b) L'utilisation des pigments pour quantifier la biomasse autotrophe a mis en évidence l'importance des classes nano- et picophytoplanctoniques jusqu'alors ignorées, soit par leur petite taille, soit par la fragilité de leurs cellules qui ne supportent pas les

fixateurs habituellement utilisés. Ainsi, et grâce à leurs pigments, les pélagophycées, les prochlorophycées, les prymnésiofycées, les cyanophycées et les algues vertes ont pris une place difficilement soupçonnée il y a 15 ans. Ces espèces picophytoplanctoniques peuvent représenter plus du 75% de la biomasse autotrophe dans les eaux oligotrophes des océans. La biomasse totale s'est alors enrichie, ce qui a diminué le poids proportionnel des dinoflagellés.

5.1.3. *Prymnésiophycées* :

Les prymnésiofycées se trouvent dans toutes les eaux du globe, constituant parfois la classe dominante. Des eaux tropicales aux eaux polaires, ces flagellés de petite taille (5 μm à 20 μm) sont souvent cités pour l'étendue de leurs blooms et les conséquences sur les écosystèmes des pays riverains concernés. Leurs représentants les plus connus sont sans doute les coccolithophoridés à plaques calcaires (coccolithes) et les genres *Phaeocystis* et *Chrysochromulina*, très présents dans l'Atlantique Nord. La production de coccolithes calcaires est à la base des sédiments de la Mer du Nord et des falaises blanches en Manche. Leur bonne préservation dans les sédiments en font de bons traceurs paléontologiques, les plus anciens remontant à 280 MA. Ils ont été très abondants pendant l'ère Mésozoïque et leur nombre d'espèces a été dramatiquement réduit au moment de l'extinction du Crétacé, il y a 65 MA.

Emiliana huxleyi, le coccolithophoridé le plus répandu sur la planète, est facilement repérable par imagerie satellitale pendant sa phase dissipative (perte de ses coccolithes). Les prymnésiofycées produisent des composés volatils soufrés, dont le diméthylsulfide (DMS). Cette émission de sulfures depuis l'océan vers l'atmosphère contribue significativement aux pluies acides et à la formation des nuages. Bien que la distribution des prymnésiofycées soit mondiale, elles sont particulièrement présentes dans l'Atlantique Nord, la Mer du Nord et les océans polaires (Brown et Yoder, 1994). Une augmentation de leur biomasse, constatée depuis les années 70 en Mer du Nord, est attribuée aux effets anthropiques, conduisant parfois aux phénomènes de HAB.

Les prymnésiofycées dans l'Atlantique Nord :

Par l'importance de leurs blooms, les espèces de prymnésiofycées les plus connues en Atlantique Nord sont : le coccolithophoridé *Emiliana huxleyi*, *Phaeocystis pouchetii*, *Chrysochromulina polylepis* et *Prymnesium parvum*. Bien que *Phaeocystis pouchetii* ait été

trouvé dans les eaux polaires (Peeken, 1997) et dans l'Atlantique Nord-Ouest (Head et Horne, 1993), c'est dans la Mer du Nord que l'augmentation de la durée des blooms est constatée depuis 30 ans. Dans les zones côtières situées de la Belgique jusqu'au Danemark, leur abondance dépasse parfois $1 \cdot 10^5 \text{ cel} \cdot \text{mL}^{-1}$ (Cadée, 1990). Le premier HAB de *Chrysochromulina polylepis* a été enregistré au Danemark au printemps 1988 avec des abondances de $60\text{-}70 \cdot 10^3 \text{ cel} \cdot \text{mL}^{-1}$. Aucun effet de toxicité n'avait été rapporté à ce moment, bien qu'il ait contribué à l'hypoxie des eaux et au colmatage des ouïes des poissons. Actuellement leur toxicité est reconnue (Johansson et Granéli, 1999).

De la mi-avril à la mi-mai, la Mer du Nord connaît une augmentation de la biomasse autotrophe atteignant des concentrations en chlorophylle *a* allant jusqu'à $50 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$. La succession des espèces phytoplanctoniques est généralement décrite dans les latitudes tempérées par un bloom printanier de diatomées, suivi d'un développement de nanoflagellés quand l'acide silicique devient limitant (prymnésiofycées dans la plupart des cas). Dans les blooms des zones côtières, *Phaeocystis pouchetii* est souvent l'espèce dominante (jusqu'à 80% de la biomasse intégrée) avec des abondances de $30\text{-}60 \cdot 10^3 \text{ cel} \cdot \text{mL}^{-1}$ (Lancelot, 1990). *Emiliania huxleyi* est trouvée plus fréquemment dans les blooms qui ont lieu plus au large des côtes.

Pigments et prymnésiofycées :

La difficulté de préserver convenablement les cellules nues et les tests calcaires des prymnésiofycées a contribué à sous-estimer leur importance dans la biomasse autotrophe totale durant de longues années. Sous toutes les latitudes, seuls les événements extraordinaires, tels que leurs blooms, mettaient en évidence l'existence de ce groupe phytoplanctonique. L'utilisation des techniques chémotaxonomiques par HPLC a fortement contribué, ces derniers années, à montrer leur importance dans tous les écosystèmes. Plus récemment, par des techniques de biologie moléculaire, leur abondance et leur diversité dans le compartiment picophytoplanctonique ont été démontrées (Moon-van der Staay *et al.*, 2000).

Les prymnésiofycées, avec les cyanofycées, se montrent les classes algales les plus sensibles aux changements de rapports pigmentaires biomarqueur:chl*a* en fonction de l'intensité et la nature (couleur) de la lumière (Schlüter *et al.*, 2000). Mackey *et al.* (1996) séparent les haptophycées en quatre groupes pigmentaires où les proportions en 19'butanoyloxyfucoxantine, fucoxanthine et 19'hexanoyloxyfucoxanthine varient différemment avec la chlorophylle *a*. Breton *et al.* (2000) ne trouve pas de

19'hexanoyloxyfucoxanthine lors d'un bloom de *Phaeocystis pouchetii* dans la Manche orientale, alors que d'autres souches de la même espèce ont déjà présenté des concentrations significatives en laboratoire. La majeure partie de la Mer de Ross et de l'Océan Austral est dominée par des diatomées et prymnésiophycés (*Phaeocystis*) (Goffart *et al.*, 2000 ; Arrigo *et al.*, 2000 ; Wright *et al.*, 1996 ; Peeken, 1997 ; Barlow *et al.*, 1998-b). Dans les régions oligotrophes et eutrophes de l'Atlantique Nord, la dominance des prymnésiophycées et les successions phytoplanctoniques : diatomées-prymnésiophycées-dinoflagellés ont été bien documentées (Gieskes et Kraay, 1986-b ; Barlow *et al.*, 1993 ; Head et Horne, 1993 ; Méjanelle *et al.*, 1995 ; Breton *et al.*, 2000 ; Gibbs *et al.*, 2001). Dans les eaux chaudes et oligotrophes de la Mer d'Arabie et du Golfe d'Oman, elles sont aussi présentes et parfois dominantes (Latasa et Bidigarre, 1998 ; Barlow *et al.*, 1999). Les assemblages phytoplanctoniques dans le Pacifique équatorial présentent également des dominances de prymnésiophycées supérieures à 40% ; dominance partagée avec des prochlorophycées et des algues vertes, ces dernières étant bien adaptées aux conditions oligotrophes.

5.1.4. Algues vertes :

D'un point de vue chémotaxonomique, le groupe des algues vertes est composé par les taxons contenant de la chlorophylle *b*. Donc, les chlorophycées, prasinophycées et euglénophycées y sont comprises.

Les chlorophycées, ou vraies algues vertes, représentent le groupe algal le plus nombreux : environ 8 000 espèces (selon les estimations, entre 7 000 et plusieurs milliers). Leur apparition remonte à environ 600 MA. Actuellement la majorité des espèces se trouvent dans les eaux continentales et un millier environ, sont présentes dans les eaux marines. Quelques unes se trouvent dans des milieux hostiles tels que les glaces, les forêts humides, les sols et même accrochées aux poils des animaux. Quelques espèces ont été trouvées en symbiose avec des champignons (lichens), des ciliés, des foraminifères ou des invertébrés.

Les prasinophycées sont un groupe hétérogène de flagellés verts dont la taille moyenne varie entre 2 µm et 30 µm environ, bien que certaines espèces se trouvent dans la fraction microphytoplanctonique. En règle générale elles possèdent des plaques organiques, mais aussi dans certains cas une véritable thèque rigide.

Les euglénophycées sont présentes dans les eaux continentales et marines. Elles sont capables d'utiliser les composants organiques dissous dans l'eau et de ce fait peuvent être utilisées comme un indicateur de pollutions organiques. Bien qu'elles représentent jusqu'à 1000 espèces d'eau douce, en milieu marin, elles ne sont qu'une cinquantaine. Le plus souvent unicellulaires, elles forment aussi des colonies et peuvent parasiter certains animaux. Certaines espèces peuvent être complètement dépourvues de chloroplastes et être donc incolores.

Pigments et algues vertes :

Ce groupe a été longuement sous estimé à cause de la petite taille et de la fragilité des cellules. Depuis les années 80, grâce aux techniques chromatographiques, il a été possible d'estimer correctement leur biomasse par les biomarqueurs (Jeffrey, 1974, 1976 ; Lorenzen, 1981 ; Gieskes et Kraay, 1983a, 1984, 1986a ; Hallegraeff et Jeffrey, 1984 ; Bidigare *et al.*, 1986 ; Burkil *et al.*, 1987 ; Trees *et al.*, 1986).

La présence des chlorophycées est mise en évidence par son biomarqueur, la lutéine. La prasinoxanthine est utilisée spécifiquement pour les prasinophycées. Cependant un certain nombre de ces dernières (*Pyramimonas* par exemple) ne possèdent pas de prasinoxanthine (Ricketts, 1967, 1970 ; Foss *et al.*, 1986). L'estimation de la biomasse des algues vertes se fait par le biais de la chlorophylle *b*, cependant des fortes différences dans les rapports chl*a*:chl*b* ont été observées, pouvant varier de 0.3 (Moore *et al.*, 1995) à 10 (Woode, 1979).

Une augmentation de la concentration d'algues vertes semble se produire avant le bloom printanier de diatomées, donnant une succession « algues vertes–diatomées–prymnésiofycées » dans les eaux oligotrophes de l'atlantique nord-est, (Barlow *et al.*, 1993) et dans la Mer du Nord (Gieskes et Kraay, 1986). Ce même schéma a aussi été observé dans les eaux plus côtières de La Manche par Breton *et al.* (2000), où les prasinophycées (essentiellement *Dolichomastix*, *Pachysphaera* et *Pyramimonas*) étaient présentes toute l'année près des côtes, et en hiver-printemps au large. Les chlorophycées ont été observées uniquement au large en été-automne. A l'entrée de la mer Baltique, dans le Great Belt (Danemark), les algues vertes ont été le groupe dominant de l'été 1997, avec une forte dominance des chlorophycées sur les prasinophycées (Schlüter *et al.*, 2000). En mai 1991 sur la zone frontale de la Mer d'Alboran, Claustre *et al.* (1994) trouvent que les concentrations en chlorophylle *b* sont minimales quand la fucoxanthine est maximum. Gibb *et al.* (2001)

observent une exclusion mutuelle entre diatomées et algues vertes (chlorophycées) sur un transect nord-sud dans l'atlantique nord-est.

Une alternance d'algues vertes et de diatomées semble exister, ce qui pourrait refléter une réponse plus rapide des algues vertes à la lumière par rapport aux diatomées. Mais dès que la lumière n'est plus limitante, les diatomées montrent une meilleure capacité à profiter des nutriments, leur permettant de dominer la biomasse autotrophe. Bidigare *et al.* (1990) ont trouvé que le taux de croissance des prasinophycées à la base de la couche euphotique était de $\mu=1.41 \text{ j}^{-1}$ quand pour le reste des classes phytoplanctoniques il variait entre 0.5 et 1.01 j^{-1} (campagne Biowatt, avril 1985 à 35°N et 70°W).

Bien souvent les petits flagellés des fractions pico- et nanophytoplanctoniques présentent un même comportement écologique face aux diatomées, dinoflagellés et procaryotes. Ceci est particulièrement évident dans les conditions oligotrophes, où les procaryotes se trouvent au niveau de la couche de surface et du DCM. Les prasinophycées, prymnésiofycées et pélagophycées sont alors observées à la base de la couche euphotique où les nutriments sont encore disponibles (Bidigare *et al.*, 1990 ; Barlow *et al.*, 1999) (Figure 37).

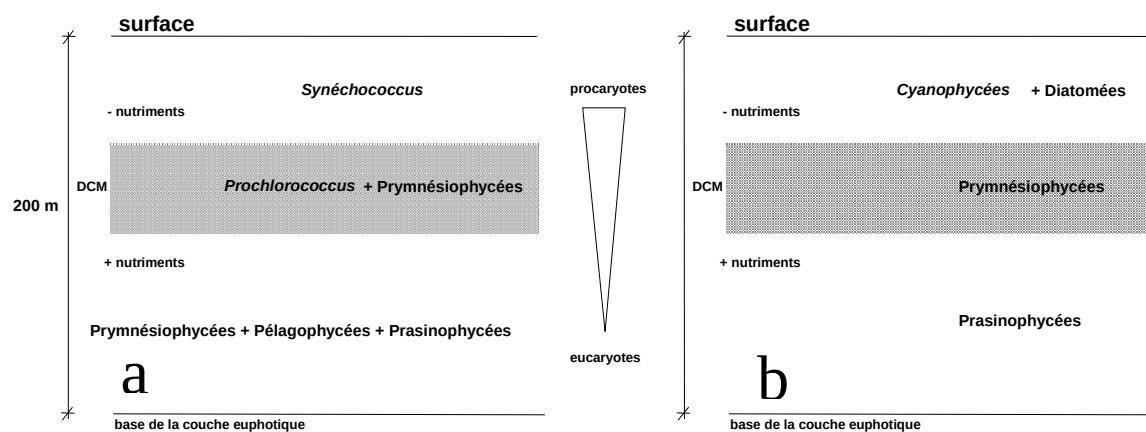


Figure 37 : Distribution des classes phytoplanctoniques en fonction de la profondeur dans deux milieux oligotrophes. a) Mer d'Arabie (Barlow *et al.*, 1999) ; b) Mer des Sargasses – 35°N/70°W, campagne Biowatt d'avril 1985 (Bidigare *et al.*, 1990).

Dans les eaux froides de l'Océan Austral, le groupe des algues vertes est aussi présent. Bird et Karl (1991) observent un bloom de prasinophycées dans le détroit de Gerlache. Peeken (1997) observe une augmentation de la dominance des algues vertes ($\%_{\text{verte}} = 20\%$) dans les eaux du courant circumpolaire (ACC) situées au sud du front polaire, malgré les

faibles concentrations en prasinoxanthine et lutéine. Sur un transect réalisé en mars 1987 entre la Tasmanie et le pack polaire, Wright *et al.* (1996) trouvent que les prasinophycées sont avec les prymnésiofycées la classe dominante au nord du 50°S, où les concentrations en nutriments sont deux à trois inférieures à celles observées plus au sud. La succession aux diatomées dans l'Océan Austral, est en général assurée par les prymnésiofycées, les prasinophycées, les chlorophycées et les cryptophycées (Barlow *et al.*, 1998-b).

Dans les eaux du Pacifique équatorial et tropical, Everitt *et al.* (1990) observent la présence de chlorophylle *b* sur toutes les stations, avec parfois des concentrations en chlorophylle *b* supérieures à celles en chlorophylle *a* dans les prélèvements profonds. Dans la zone équatoriale où les concentrations en nutriments sont supérieures aux eaux tropicales, la dominance des algues vertes (essentiellement des chlorophycées) atteint égale à = 81%. Dans les deux zones les algues vertes dominent la biomasse avec les prymnésiofycées.

5.1.5. Cyanophycées :

Bien que les prochlorophycées (procaryotes autotrophes) n'appartiennent pas à cette division taxonomique, leur comportement écologique suit de près celui des cyanophycées dans les eaux oligotrophes. Urbach *et al.* (1992) recommandent même de placer les prochlorophycées dans la division cyanophyta malgré leur pool pigmentaire atypique. Lors de nos analyses, aucune trace des prochlorophycées n'a été trouvée sur le PCAF, ni par leur pigment caractéristique, la divinyl-chlorophylle *a*, ni par cytométrie de flux (uniquement réalisée en avril 1999).

Autrefois appelées algues bleues, ces petites cellules procaryotes (autotrophes) du compartiment picophytoplanctonique (0.2µm-2µm), sont l'un des plus anciens organismes vivants. Les récentes découvertes font remonter leur apparition à plus de 2000 MA. C'est à leur activité photosynthétique que l'on doit l'apparition de l'oxygène dans notre atmosphère. Leur diversité est bien plus forte dans les eaux continentales que marines. L'importance de leur rôle écologique dans la boucle microbienne des océans a été mise en évidence grâce à l'utilisation des nouvelles techniques telles que la cytométrie de flux et la chromatographie. Parmi les cyanophycées, certaines espèces sont capables de fixer l'azote atmosphérique et de l'assimiler aussi sous forme organique dissoute (Gayral, 1975). L'augmentation de la biomasse picophytoplanctonique est plus marquée dans les régions et saisons chaudes, où une

plus forte réponse de croissance par rapport aux grandes cellules eucaryotes a été constatée (Andersson *et al.*, 1994). *Synechococcus* spp. (cyanophycée) atteint le taux de croissance maximal aux plus fortes irradiances de surface (Kana et Glibert, 1987). Leur activité peut être responsable de plus de la moitié de la production primaire de l'Atlantique nord et l'Océan Pacifique (Olson *et al.*, 1990).

Les genres *Trichodesmium* et *Synechococcus* ont été les plus décrits de par le monde entier, principalement dans les eaux oligotrophes et mésotrophes. *Synechococcus*, d'un diamètre de 1 µm environ, a été découverte vers la fin des années 70 (Waterbury *et al.*, 1979) et des nombreux travaux attestent de sa large distribution mondiale (Ning *et al.*, 2000 ; Zubkov *et al.*, 1998 ; Olson *et al.*, 1990). Des vastes blooms de *Trichodesmium* ont été décrits et mis en évidence par imagerie satellitale dans les zones tropicales (Subramaniam, 1994, 1999a, b). Ces derniers, qui peuvent donner une teinte rouge à l'eau de mer à cause des nombreux filaments flottant en surface, sont capables de fixer l'azote atmosphérique et de produire des neurotoxines. Des blooms couvrant $100 \cdot 10^3$ km² et des abondances supérieures à $10 \cdot 10^3$ colonies·m⁻³ ont déjà été rapportés.

Les cyanophycées sont une composante principale de la biomasse autotrophe des eaux oligotrophes (Li, 1983 ; Iturriaga, 1986 ; Platt *et al.*, 1983), pouvant représenter jusqu'à 35% de la biomasse du Pacifique équatorial et de la Mer de Corail. Comparativement les eaux de l'Océan Austral et la Mer de Tasmanie sont pauvres en cyanophycées (Everitt *et al.*, 1990). Gieskes *et al.* (1988) notent que leur présence représentait plus de 40% de la biomasse autotrophe dans la Mer de Banda. Selon Claustre et Marty (1995), dans des conditions oligotrophes, les procaryotes sont les organismes les plus adaptés, car ils vivent des formes régénérées de l'azote (ammonium et urée), dominant ainsi la couche de surface appauvrie.

Les cyanophycées dans l'Atlantique Nord :

Pour Olson *et al.* (1990) qui ont étudié le picoplancton de l'Atlantique NW, les facteurs régulant l'abondance des prochlorophycées et de *Synechococcus* ne sont pas les mêmes. En été, les prochlorophycées semblent limitées à la base de la couche euphotique où la disponibilité des nutriments est meilleure. Inversement, *Synechococcus* supporte mieux les hauts niveau d'irradiance de surface tout en utilisant au mieux les faibles concentrations en nutriments. En Manche, Rodriguez *et al.* (2000) trouvent un maximum de cyanophycées en août, associées aux bactéries hétérotrophes et aux virus. En générale elles ont été plus nombreuses pendant les phases de transition dans la stabilité de la masse d'eau (novembre, mars et août) et pendant les périodes de forts apports fluviaux. En Mer Celtique, Joint et

Pomeroy (1986) ont observé que les cyanophycées se trouvaient essentiellement dans la couche de surface (30 m environ), avec un temps de doublement égale à 8.5 h (population océanique) et 6.2 h (population du plateau). Pendant cette expérience, menée en juin et juillet 1985, la production primaire du picophytoplancton ($< 1 \mu\text{m}$) a représenté 25% à 30% de la production primaire totale.

Zubkov *et al.* (1998) ont démontré l'effet de la latitude dans la distribution de bactéries hétérotrophes, de *Prochlorococcus* et de *Synechococcus* sur un transect nord-sud en Atlantique (de l'Angleterre jusqu'aux Iles Malouines). *Prochlorococcus* présentait des abondances maximales de $280\,000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ dans la couche 60-100m très appauvrie en nutriments des zones tropicales. Les abondances maximales de *Synechococcus* ont été supérieures à $100\,000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ dans la couche 0-50m au nord du 45°N , au sud de 30°S et dans la zone 10° - 20°N , où une augmentation de nutriments a été sensible.

La distribution des cyanophycées et prochlorophycées semble donner un avantage à *Synechococcus* dans les couches de surface de zones mésotrophes ; restent les couches inférieures de la zone euphotique, plus riches en nutriments, plus favorables au développement des prochlorophycées.

Pigments et cyanophycées :

Les Cyanophycées ne possèdent pas de chlorophylle accessoire, mais des phycobilines hydrosolubles et des caroténoïdes. La zéaxanthine, caroténoïde photoprotecteur des cyanophycées est utilisé comme biomarqueur de cette classe algale. Les prochlorophycées présentent aussi des quantités significatives de ce pigment (les prasinophycées et les chlorophycées en moindres quantités), mais leur caractéristique principale est de ne pas posséder de chlorophylle *a* ni de chlorophylle *b*, mais un dérivé de celles-ci, la divinyl-chlorophylle *a* et la divinyl-chlorophylle *b*. Ces pigments atypiques leur permettent d'optimiser l'absorption de la lumière dans la gamme du bleu, présente à la base de la couche euphotique (Claustre et Marty, 1995). Le pool pigmentaire de *Synechococcus* est plus adapté pour exploiter les plus fortes intensités lumineuses dans la couche de surface (Olson *et al.*, 1990).

Les comparaisons de biomasse effectuées par les méthodes microscopique et chémotaxonomique ont montré de faibles corrélations (Schlüter *et al.*, 2000). Dans La Manche, Breton *et al.* (2000) ne trouvent pas de cyanophycées par microscopie malgré la présence de zéaxanthine en avril et mai.

Le rapport $zea:chl a$ peut varier de 0.2 à 4 quand l'intensité lumineuse passe de 30 à 2000 $\mu\text{Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ (Kana *et al.*, 1988). Ainsi un maximum de cyanophycées (mis en évidence par la zéaxanthine) dans la base de la couche euphotique peut indiquer un phénomène de photoadaptation des cellules plus qu'une augmentation de leur biomasse (Mackey *et al.*, 1998).

5.1.6. *Cryptophycées* :

Après les diatomées, les cryptophycées sont souvent le deuxième groupe dominant les eaux de lacs et rivières. Dans le fleuve Lower Snake (Washington), où les nutriments ne sont pas limitants, la communauté phytoplanctonique est composée de diatomées (42%), de cryptophycées (34%), de chlorophycées (11%) et de cyanophycées (7%) (Kruse, 1998). Diatomées et cryptophycées représentaient plus de 85% de la biomasse phytoplanctonique du Lac Michigan (USA) (Fahnenstiel *et al.*, 2000). Dans la Baie de Cheasapeake (USA), la dominance des cryptophycées pendant le mois de septembre 1984 a varié de 10% à 40% de la biomasse phytoplanctonique totale (Goericke et Montoya, 1998), leur biomasse étant inversement corrélée à celle des cyanophycées.

Les eaux oligotrophes du Pacifique équatorial ont présenté des dominances de 0% à 3% en août 1985 (Everitt *et al.*, 1990) et 1% à 6% en octobre 1990 (Mackey *et al.*, 1998). En Mer d'Arabie, les concentrations en alloxanthine intégrées sur les premiers 100m ont été trois fois supérieures dans la période inter-mousson de novembre-décembre 1994, bien que très faibles par rapport à la biomasse totale. (Barlow *et al.*, 1999). Sur la même région, Latasa et Bidigare (1998) n'ont pas trouvé de concentrations significatives en alloxanthine en mars, avril, août et septembre 1995.

Les eaux australes et polaires sont l'un des écosystèmes les plus favorables pour les cryptophycées. Les études chémotaxonomiques menées par Gieskes et Elbrachter (1986), Wright et Jeffrey (1987), Buma *et al.* (1990, 1992) et Bidigare *et al.* (1992) ont montré l'importance des prymnésiofycées et des cryptophycées dans l'Océan Austral jusque là sous-estimées. Une étude menée de novembre 1991 à janvier 1994 dans la station antarctique Palmer (USA) par Moline et Prezelin. (1996), montre que les quatre principales classe algales ont été les diatomées, prymnésiofycées, cryptophycées et chlorophycées. Les

prymnésiphytes ont dominé de plus de 50% la biomasse algale au début du printemps (couverture de glaces). En novembre, la biomasse est composée à 90% de diatomées. Celles-ci déclinent en faveur des cryptophytes en décembre, restant tout l'été austral. Barlow *et al.* (1998-b) ont trouvé à une profondeur de 20m dans la Mer de Bellingshausen, des dominances variant de 1% à 11% en novembre et décembre 1991. Peeken (1997) a observé sur l'Océan Austral (secteur indien) en octobre et novembre 1992, une augmentation des dominances de cryptophytes allant du front polaire vers le sud, où la valeur maximale a été égale à 20%.

Wright *et al.* (1996) ont observé une augmentation dans la concentration en alloxanthine au nord de 48°S et au sud de 56°S (sur un transect partant de la Tasmanie vers l'Antarctique), mais ils n'ont pas trouvé de cryptophytes par microscopie. Ils se posent la question de savoir s'il s'agit d'un problème de fixation de l'échantillon ou de la présence d'un autre organisme possédant l'alloxanthine. Le cilié *Mesodinium rubrum* (possédant l'alloxanthine) a déjà été observé en bloom en Antarctique sous la glace par Satoh et Watanabe (1991), par Stoecker *et al.* (1993) près de la base Mc Murdo et dans quelques lacs salés du Vestfolds Hills par Perris *et al.* (1995). Taylor et Lee (1971) ont observé en Mer de Weddell une nouvelle espèce sous la glace : *Cryptomonas criophila*, tandis que Buck et Garrison (1983) ont trouvé *Chroomonas* sp. au même endroit. Un bloom de cryptophytes a aussi été observé par Vernet (1992) dans le détroit de Gerlache.

En mai 1981, les cryptophytes ont été observées en bloom dans la Mer du Nord par Gieskes et Kraay (1983-b), où elles représentaient jusqu'à 70% de la biomasse phytoplanctonique (calcul chémotaxonomique). La présence du cilié *Mesodinium rubrum* pourrait expliquer ce phénomène. Certains dinoflagellés tels que *Dinophysis norvegica* en Mer Baltique et *D. acuminata* dans les eaux côtières de Normandie, sont aussi connus pour avoir des chloroplastes de cryptophytes endosymbiotiques (Meyer-Harms et Pollehene, 1998). Dans le Great Belt danois, l'abondance de cryptophytes oscillait entre 5% et 16% pour les échantillons pris entre juin et septembre 1987 (Schlüter *et al.*, 2000). Dans l'Atlantique nord-est, Gibb *et al.* (2001) ont réalisé un transect de 60°N à 37°N par 20°W, où les cryptophytes ont représenté entre 2% et 28% de la biomasse autotrophe, (se situant préférentiellement au nord de 50°N). Breton *et al.* (2000) trouvent que les cryptophytes dans la Manche sont le deuxième groupe en abondance, avec 7 genres, dominés par *Plagioselmis*. Cependant, leur petite taille fait qu'elles présentent une faible biomasse. Des quantités significatives ont aussi été trouvées dans la rade de Brest (Quéguiner, 1982) ou dans les eaux côtières de Roscoff (Klein et Sournia, 1987).

5.1.7. Chrysophycées :

De l'étude des fossiles trouvés dans les sédiments marins, ce groupe semble avoir été plus représenté qu'il ne l'est de nos jours. Actuellement il ne présente que de rares cas de dominance dans les eaux tempérées et froides. Leur genèse est datée d'environ 100 MA, tout comme les diatomées. A l'intérieur de cet ensemble hétéroclite, nous trouverons essentiellement trois membres : les silicoflagellés (ordre de Dictyochales), les Parmales et les Pélagophycées, présentes respectivement dans les classes de taille du micro-, nano- et picophytoplancton. Les silicoflagellés et Parmales possèdent en général une structure siliceuse, bien que des cas de blooms de cellules nues du silicoflagellé *Dictyocha speculum* aient été décrits dans les eaux de la Mer Baltique ouest (Jochem et Babenerd, 1989).

Dans la littérature scientifique, le groupe représenté par le biomarqueur 19'butanoyloxyfucoxanthine est tantôt décrit comme des chrysophycées, tantôt comme de pélagophycées à cause de la similarité de leur pool pigmentaire. *Phaeocystis pouchetii* (prymnésiofycée) peut contenir des quantités significatives de 19'hexanoyloxyfucoxanthine et 19'butanoyloxyfucoxanthine. Wright *et al.* (1996) utilisent leur somme (19HF+19BF) comme biomarqueur des haptophycées du type *Phaeocystis* dans l'Océan Austral, où des abondances significatives de ce genre ont été trouvées. Head et Horne (1993) suivent le même raisonnement pour les échantillons pris en avril 1990 dans l'Atlantique nord-ouest, où les concentrations en 19'butanoyloxyfucoxanthine ont été les plus élevées après la fucoxanthine. Dans le Pacifique équatorial, Everitt *et al.* (1990) considèrent la présence de 19'butanoyloxyfucoxanthine comme un indicateur des prymnésiofycées, après avoir trouvé un coefficient de corrélation égale à 0.97 entre la distribution des concentrations de 19'butanoyloxyfucoxanthine et 19'hexanoyloxyfucoxanthine. Sur le talus continental de l'Atlantique nord, Barlow *et al.* (1993) trouvent que la concentration en 19'butanoyloxyfucoxanthine est due en partie à la présence d'*Imantonia rotunda* (prymnésiofycée) et *Pelagococcus subviridis* (pélagophycée). *Pelagococcus subviridis* a déjà été décrit par Lewin *et al.* (1977) dans le Pacifique nord, dans le courant est-australien par Vesk et Jeffrey (1987) et dans la Mer de Norvège par Throndsen et Kristiansen (1988).

L'utilisation de 19'butanoyloxyfucoxanthine comme biomarqueur des chrysophycées en Manche orientale a été considérée inadéquate par Breton *et al.* (2000), où des abondances

de *Pseudopedinella* sp. supérieures à $880 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ ont été observées en l'absence de 19'butanoyloxyfucoxanthine . Sur un transect effectué entre 60°N et 37°N par 20°W , Gibb *et al.* (2001) observent que les dominances de chrysophycées de surface restent inférieures à 10%. Cependant, dans les eaux oligotrophes du 37°N , leur concentration augmente jusqu'à 26% au niveau du DCM et atteint 30% juste en-dessous, où elles ont été le groupe le mieux représenté. Mackey *et al.* (1998) observent dans le Pacifique équatorial une contribution supérieure à 12% juste en-dessous du DCM. Dans l'Atlantique nord-est (47°N - 20°W) en juillet 1988, la concentration maximale en 19'butanoyloxyfucoxanthine se trouvait à 100 m de profondeur (Williams et Claustre, 1991).

Dans les zones oligotrophes, la présence de 19'butanoyloxyfucoxanthine est représentative d'une communauté nanophytoplanctonique composée essentiellement des pélagophycées, se trouvant en plus grande concentration à la base de la couche euphotique, où les nutriments sont encore disponibles. Dans les zones côtières ou mésotrophes, la 19'butanoyloxyfucoxanthine décrit davantage les populations de silicoflagellés ou des prymnésiofycées possédant des pools pigmentaires complexes.

5.2. Variations saisonnières de la biomasse chlorophyllienne totale

5.2.1. Distribution quasi-synoptique de la chlorophylle *a* dans les eaux de surface

Sur la période allant d'avril 1998 à mars 2000, les plus fortes concentrations en chlorophylle *a* enregistrées en surface, sont celles correspondant aux campagnes d'avril 1999 et juin 1999 au niveau des embouchures de la Loire et de la Gironde (Tableau 21). Le minimum de salinité des eaux de la Gironde d'avril 1999, très au sud sur les côtes landaises, ne correspondait pas au maximum de chlorophylle *a*, lui situé légèrement plus au nord de l'embouchure de la Gironde (Figure 38-b).

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	µg chla·L ⁻¹	0.71 (0.24-1.9)	1.70 (0.48-5.96)	1.51 (0.28-4.90)	0.50 (0.15-1.63)	0.73 (0.33-1.19)
	Chla intégrée	--	50 (34-82)	45 (28-68)	42 (28-96)	25 (16-37)
	Chla int. pondérée	--	0.75 (0.38-1.78)	0.81 (0.28-2.11)	0.71 (0.34-2.18)	0.42 (0.29-0.59)
Le	µg chla·L ⁻¹	0.89 (0.30-1.33)	1.00 (0.28-2.25)	0.59 (0.30-0.96)	0.17 (0.10-0.24)	0.47 (0.24-0.91)
	Chla intégrée	--	49 (32-62)	45 (38-52)	40 (34-49)	41 (25-53)
	Chla int. pondérée	--	0.39 (0.27-0.52)	0.35 (0.29-0.42)	0.32 (0.26-0.37)	0.32 (0.21-0.39)
Gi	µg chla·L ⁻¹	1.18 (0.52-3.13)	2.03 (0.51-6.04)	3.49 (0.75-6.52)	0.52 (0.19-1.58)	0.48 (0.19-0.78)
	Chla intégrée	--	33 (17-47)	56 (27-118)	31 (20-45)	18 (10-27)
	Chla int. pondérée	--	0.87 (0.54-1.44)	1.19 (0.44-1.98)	0.74 (0.41-1.44)	0.41 (0.25-0.65)
Ge	µg chla·L ⁻¹	1.31 (0.67-2.59)	0.70 (0.41-1.42)	0.89 (0.32-1.37)	0.30 (0.18-0.52)	0.38 (0.06-0.67)
	Chla intégrée	--	52 (43-65)	56 (45-68)	40 (28-59)	45 (36-67)
	Chla int. pondérée	--	0.40 (0.30-0.54)	0.49 (0.34-0.74)	0.31 (0.23-0.51)	0.35 (0.27-0.44)

Tableau 21 : Valeurs moyennes par zone et par campagne des concentrations de chla de surface ([chla]), de la chla intégrée ([chla]_{int}) et de la chla pondérée ([chla]_{pond}). Les valeurs en « **gras** » présentent les moyennes par zone ; entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum pour chaque zone.

Les concentrations moyennes dans les zones internes (Loire et Gironde internes – « Li et Gi ») sont toujours supérieures à celles des zones externes, à l'exception de la situation d'avril 1998, où la [chla]_{moy} des zones externes est légèrement supérieure (Tableau 21). Rappelons que les eaux fluviales occupaient la presque totalité du plateau en avril 1999 et à peine la moitié de celui-ci en avril 1998.

Les situations d'avril 1998 et avril 1999 montrent une grande variabilité dans les concentrations moyennes par zone. La situation observée en mars 2000 est plus semblable à celle d'avril 1998 qu'à celle d'avril 1999, ce qui suggère une faible utilisation des nutriments par le phytoplancton en avril 1998 par rapport à avril 1999.

Les valeurs de $[chl a]_{\text{moy}}$ obtenues en septembre 1999 ont été les plus basses enregistrées sur les cinq campagnes, avec des valeurs maximales de l'ordre de $1,6 \mu\text{g chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ dans l'embouchure des fleuves.

La variabilité saisonnière est plus faible dans les zones externes (Tableau 21), où les concentrations de $[chl a]_{\text{moy}}$ diminuent régulièrement depuis le bloom printanier jusqu'à la fin de l'été (de 1 à $0,3 \mu\text{g chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ environ). Les valeurs légèrement plus élevées observées en mars 2000 suggèrent une certaine activité phytoplanctonique en place.

5.2.2. Distribution verticale de la chlorophylle *a* sur la radiale Loire-Vilaine.

Sur les coupes verticales de la radiale Loire-Vilaine (Figure 39) d'avril et juin 1999, nous observons une bonne concordance des fortes concentrations en chlorophylle *a* avec les faibles salinités des eaux fluviales (Figures 42-a et 42-b). En-dehors de la zone côtière, un gradient surface-fond variant de $1 \mu\text{g chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ en surface à des concentrations inférieures à $0,1 \mu\text{g chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ près du fond, est présent pour ces deux campagnes.

La situation observée en septembre 1999 est particulière car elle met en évidence un maximum de sub-surface situé aux alentours de 50 m de profondeur, ce qui pourrait indiquer une accumulation des cellules phytoplanctoniques dans la pycnocline ou une activité plus intense à cette profondeur (Figure 39-c). Cette activité plus intense en profondeur pourrait être liée à une descente des cellules phytoplanctoniques à cause des plus hautes irradiances superficielles dans cette fin d'été.

Bien que la masse d'eau ne soit pas homogène, le profil de la radiale de mars 2000 (Figure 39-d) ne présente pas les caractéristiques d'une masse d'eau bien mélangée comme pourrait le suggérer le profil de salinité ou de température (Figure 23). Le maximum en chlorophylle *a*, supérieure à $0,70 \mu\text{g chl } a \cdot \text{L}^{-1}$ au milieu de la zone, est suivi d'une diminution progressive des concentrations jusqu'au fond, où celles-ci atteignent des valeurs proche de $0,20 \mu\text{g chl } a \cdot \text{L}^{-1}$.

5.2.3. Fluorimétrie « in situ » et distribution des stocks intégrés de chlorophylle *a*.

Les profils de fluorimétrie *in situ* étalonnés avec les concentrations en chlorophylle *a* obtenues par HPLC, ont permis d'estimer les stocks intégrés sur toute la colonne d'eau (de la

surface et jusqu'au au fond) pour les campagnes d'avril 1999, juin 1999, septembre 1999 et mars 2000. (Figures 40-a à 40-d)

A l'exception de la situation observée en mars 2000, où les concentrations en chlorophylle *a* intégrées ($[chl a]_{int}$) sont en relation directe avec la profondeur, dans toutes les autres campagnes, le schéma n'est pas clair, mettant en évidence une grande variabilité des concentrations en chlorophylle *a* sur la colonne d'eau.

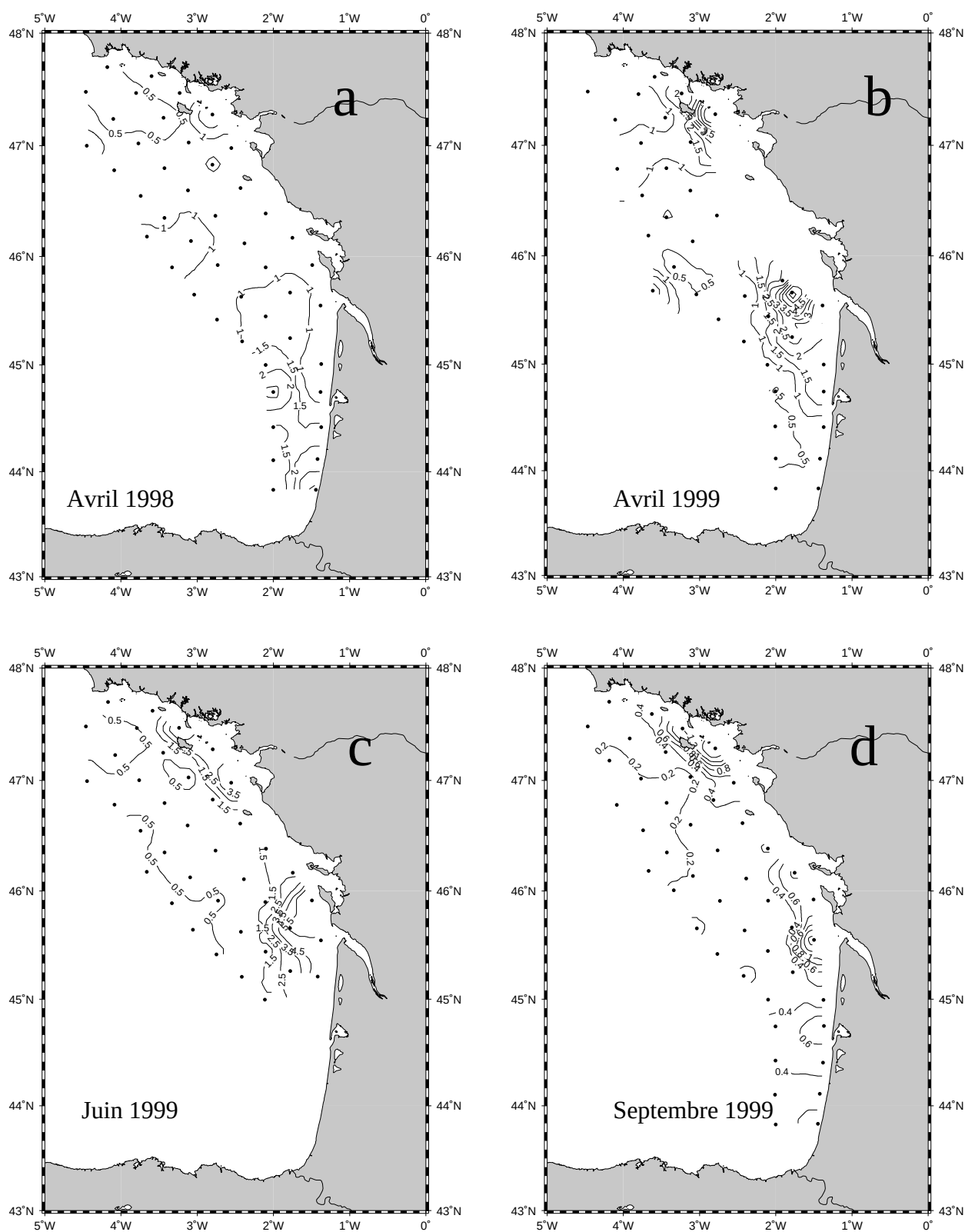
En juin 1999, les valeurs moyennes par zone en $[chl a]_{int}$ sont les mêmes pour la Loire interne et externe (45 mg $chl a \cdot m^{-2}$) et pour la Gironde interne et externe (56 mg $chl a \cdot m^{-2}$), mais avec une plus grande dispersion pour les valeurs obtenues dans les zones internes (Tableau 21). A ce dualisme Loire-Gironde, s'oppose celui des zones interne-externe mis en évidence dans la situation de mars 2000. Ceci appuie notre choix dans la sectorisation du PCAF en quatre zones.

Les plus basses concentrations en $[chl a]_{int}$ ont été enregistrées dans la Gironde interne en mars 2000 (10 mg $chl a \cdot m^{-2}$) et les plus hautes dans la Gironde interne en juin 1999 (118 mg $chl a \cdot m^{-2}$).

Afin de nous affranchir de l'effet de la profondeur de la colonne d'eau dans le calcul de la concentration en $[chl a]_{int}$, nous avons divisé ces dernières valeurs par la profondeur maximale correspondante à chaque station. Nous obtenons alors des concentrations de chlorophylle *a* pondérées par mètre de profondeur ($[chl a]_{pond}$) (Figures 41-a à 41-d).

Le tableau 21 présente les plus fortes concentrations en $[chl a]_{pond}$ en juin 1999 et met en évidence la forte variabilité des zones internes (Li et Gi) par rapport aux zones externes. Ces concentrations sont presque identiques pour les quatre zones en mars 2000, indiquant le mélange des eaux plus intense.

Pour les autres campagnes, les plus hautes valeurs en $[chl a]_{pond}$ près des côtes compensent leur faible profondeur, ce qui aboutit à des concentrations en $[chl a]_{int}$ avec une plus faible variabilité.



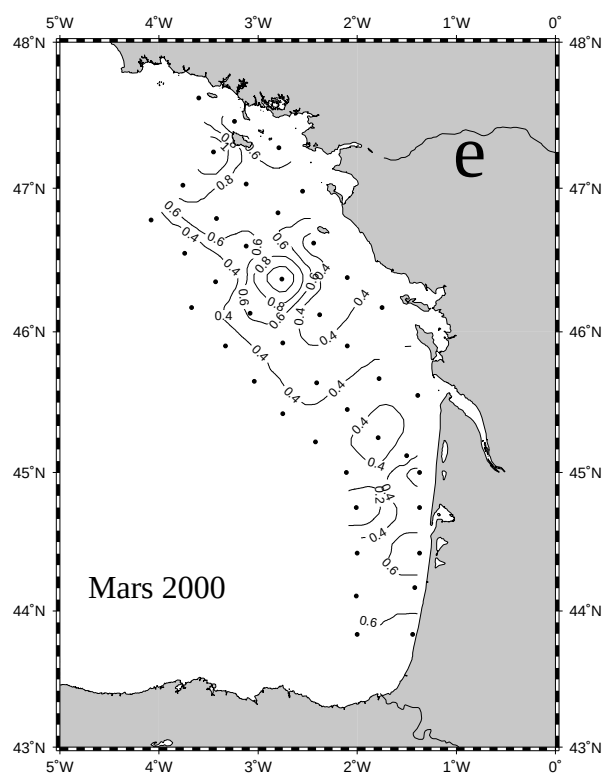


Figure 38-suite : Concentrations en chlorophylle *a* ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) de surface obtenues pendant la campagne e) Modycot 2000 (mars 2000).

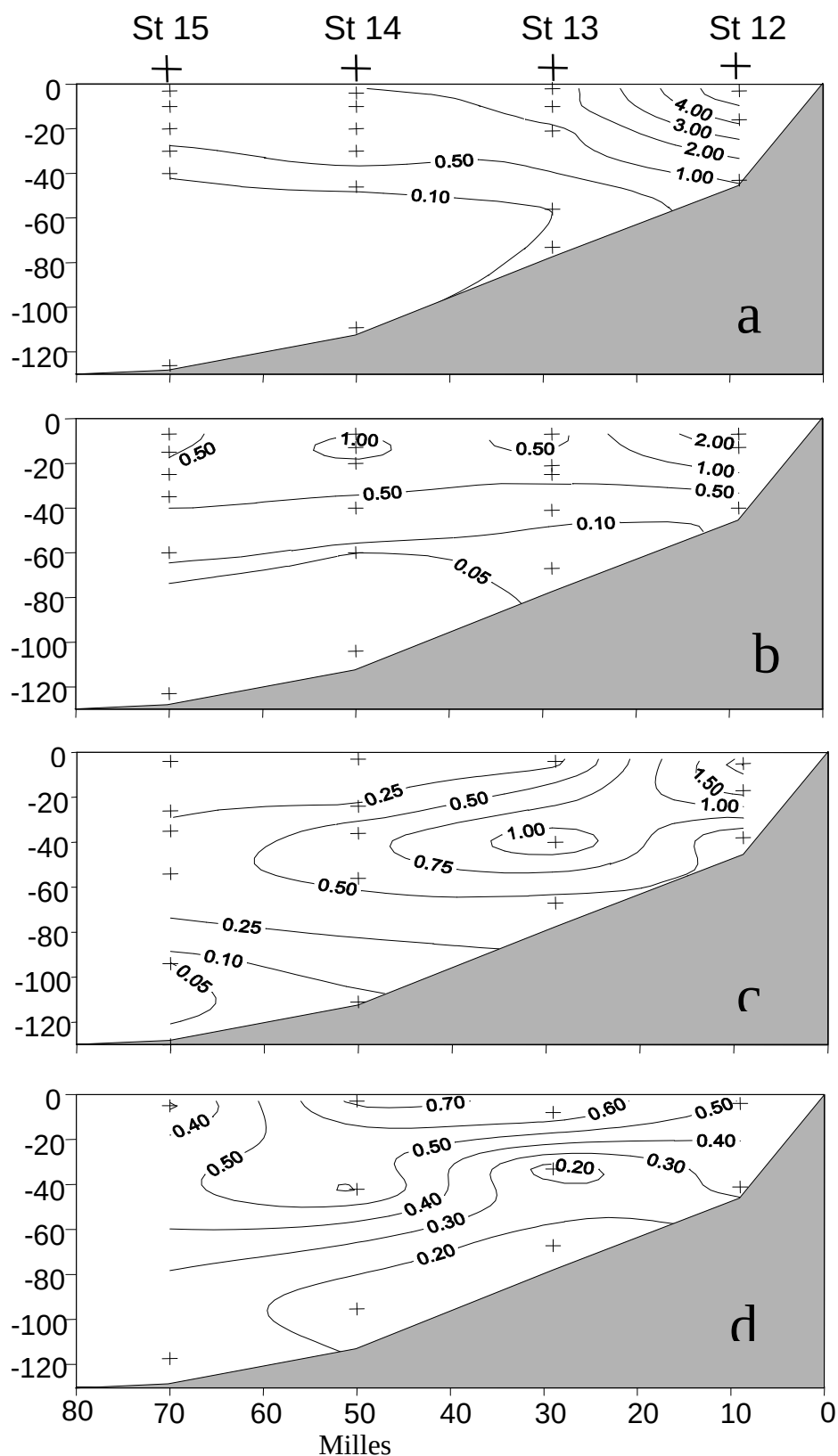


Figure 39 : Concentration en Chlorophylle *a* ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) dans la radiale Loire-Vilaine. a) Modycot 99.1 (avril 1999); b) Modycot 99.2 (juin 1999); c) Modycot 99.3 (septembre 1999); d) Modycot 2000 (mars 2000).

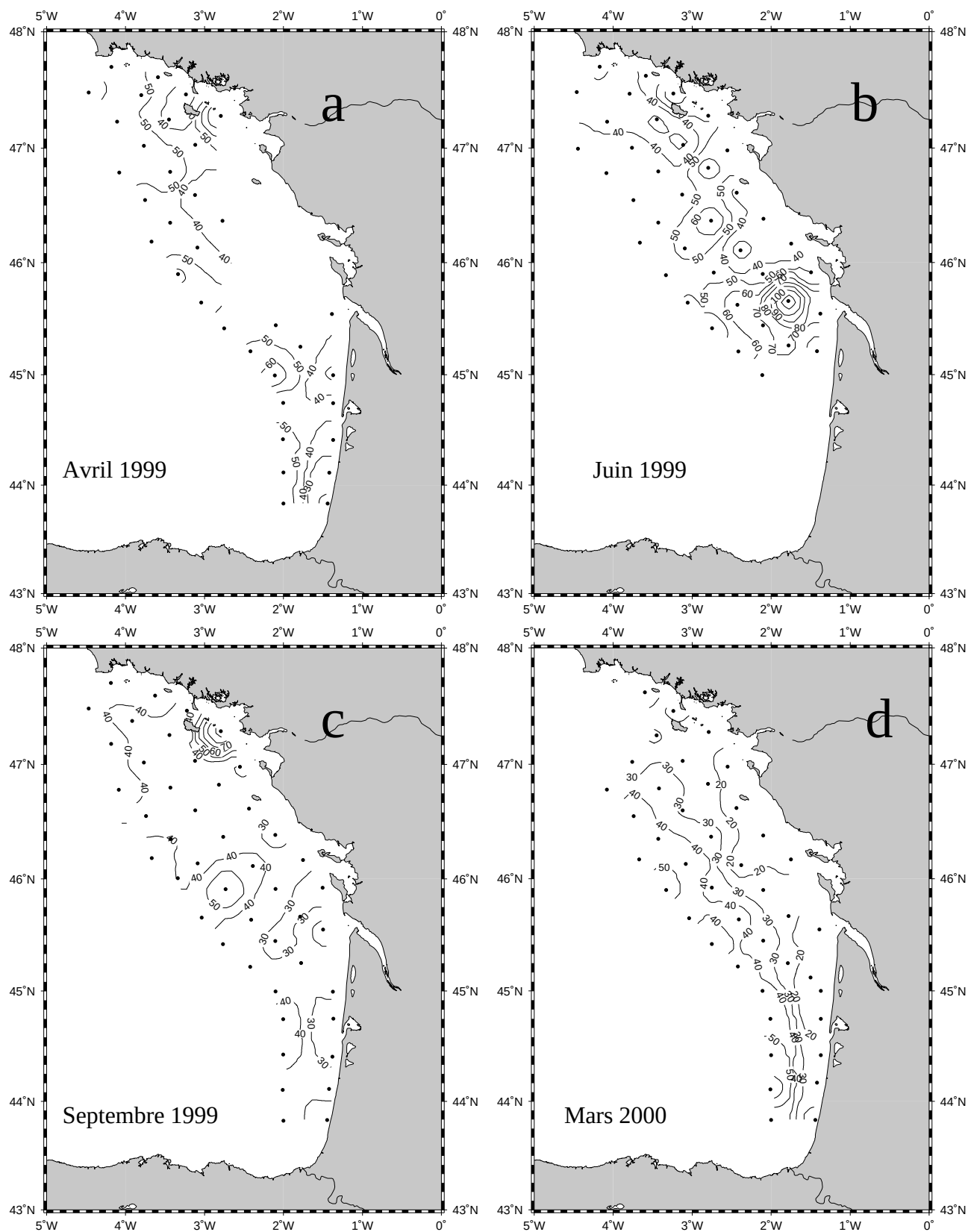


Figure 40: Chlorophylle *a* intégrée sur toute la profondeur ($\mu\text{g chl}a \cdot \text{m}^{-2}$) : a) Modycot 99.1 (avril 1999); b) Modycot 99.2 (juin 1999); c) Modycot 99.3 (septembre 1999) et d) Modycot 2000 (mars 2000).

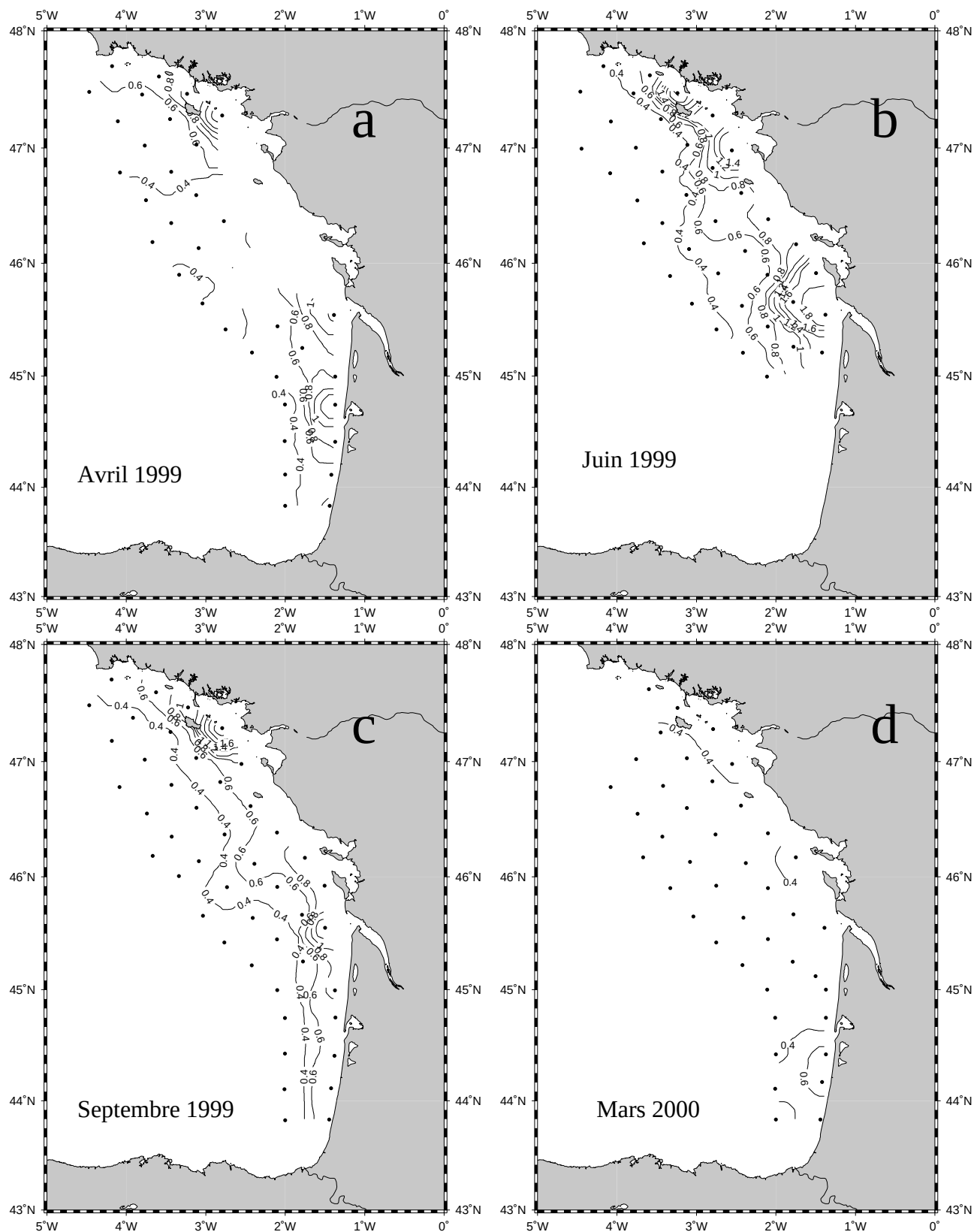


Figure 41 : Chlorophylle *a* intégrée sur toute la profondeur, pondérée par la profondeur maximale ($\text{mg chl}a \cdot \text{m}^{-1}$).
a) : Modycot 99.1 (avril 1999) ; b) : Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) : Modycot 99.3 (septembre 1999) ;
d) Modycot 2000 (mars 2000).

5.3. Analyse préliminaire des choix chémotaxonomiques

5.3.1. Construction des matrices pigmentaires de CHEMTAX

Les matrices de rapports pigmentaires initiaux de CHEMTAX ($|F_0|$) ont été choisies en fonction des groupes phytoplanctoniques présents sur le PCAF (Tableaux 22, 23 et 24). La mise en évidence de ces groupes a été réalisée soit par microscopie, soit par l'identification des biomarqueurs pigmentaires caractéristiques de chaque groupe dans les échantillons d'eau de mer (matrice $|S|$). Dans les tableaux 22, 23 et 24 sont aussi présentées les valeurs de la matrice $|F|$ recalculées par CHEMTAX.

Cyanophycées :

La zéaxanthine a été utilisée comme biomarqueur des cyanobactéries avec un rapport $zea:chl a$ égale à 0.5 (matrice $|F_0|$). Ces rapports, recalculés par CHEMTAX (matrice $|F|$), sont en accord avec ceux de la synthèse bibliographique du tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996). La seule exception a été celle du réseau côtier d'avril 1998 où $(zea:chl a)_{calculé}$ a été égale à 0,75. La zéaxanthine est aussi présente comme pigment minoritaire dans les algues vertes, mais les distributions spatiales entre chlorophylle *b* et zéaxanthine n'ont pas été concomitantes, ce qui consolide le choix de la zéaxanthine comme biomarqueur des cyanobactéries. Les analyses en cytométrie de flux effectuées lors de la campagne d'avril 1991 ont montré que la population des cyanobactéries était essentiellement composée de *Synechococcus* spp.

Aucune trace des prochlorophytes n'a été détectée, ni par cytométrie, ni par leur pigment caractéristique la divinyl-chlorophylle *a*. Bien qu'il nous eût été impossible de quantifier leur présence (méthode pas adaptée), qualitativement les chromatogrammes de l'ensemble de campagnes ne l'ont jamais mis en évidence. Aucun apport en zéaxanthine en provenance des prochlorophytes n'est donc attendu.

Diatomées :

La fucoxanthine est le biomarqueur traditionnellement utilisé pour les diatomées. Cependant il peut se trouver aussi majoritairement dans les prymnésiphytes et parfois dans les chrysophytes et dinoflagellés (endosymbiose). La cooccurrence spatio-temporelle des diatomées et prymnésiphytes peut alors induire des erreurs d'interprétation. La distribution

spatiale en 19'hexanoyloxyfucoxanthine et en fucoxanthine, biomarqueurs respectivement des prymnésiphytes et diatomées, présente une sectorisation côte-large sur le PCAF. Celle-ci a été aussi mise en évidence par les comptages microscopiques, ce qui suggère que le choix de la fucoxanthine comme biomarqueur des diatomées et la 19'hexanoyloxyfucoxanthine pour les prymnésiphytes ne sera pas à l'origine d'interférences significatives.

Les rapports fuco:chl*a* utilisés dans la matrice $|F_0|$ de CHEMTAX ont été égales à 0,43-0,45. Ces rapports recalculés par CHEMTAX ont varié entre 0,31 et 0,52, valeurs en accord avec celles de la synthèse bibliographique du Tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996).

Prymnésiophytes :

La sectorisation entre diatomées et prymnésiphytes citée plus haut, valide l'utilisation de la 19'hexanoyloxyfucoxanthine comme marqueur des prymnésiphytes. Certaines espèces contiennent de la fucoxanthine et de la 19'butanoyloxyfucoxanthine dans leur pool pigmentaire, tandis que la 19'hexanoyloxyfucoxanthine est parfois absente. Il est donc préférable de connaître à l'avance les espèces dominantes (en biomasse), mais il est difficile d'avoir un aperçu spatio-temporel de toute une région. Notre choix a été d'utiliser des rapports uni-pigmentaires pour les raisons indiquées dans le chapitre 3, car à l'intérieur du PCAF la variabilité pigmentaire est forte, et nous ne connaissons pas la composition pigmentaire moyenne de chaque assemblage phytoplanctonique. Les essais d'utilisation des ratios multi-pigmentaires se sont soldés par des résultats irréalistes.

Le rapport 19HF:chl*a* utilisé dans la matrice $|F_0|$ de CHEMTAX a été égale à 0,77. Ces rapports, recalculés par CHEMTAX ont varié entre 0,35 et 0,89, valeurs en accord avec celles de la synthèse bibliographique du Tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996).

« Algues vertes » :

Les algues vertes n'ont pas été différenciées en leurs composantes : chlorophytes, prasinophytes et euglénophytes. Certaines espèces de prasinophytes ne possèdent pas de prasinoxanthine mais un pool composé de néoxanthine, violaxanthine et lutéine, pool que nous pouvons trouver aussi chez le groupe des chlorophytes. La méconnaissance de la composition des assemblages phytoplanctoniques des algues vertes incite à rester prudent dans les interprétations de ces classes et nous les traiterons donc, dans leur ensemble. Qualitativement il sera possible de dire où la prasinoxanthine a été trouvée en fortes concentrations, mais nous ne pourrons pas quantifier cet apport.

Le rapport chl b :chl a utilisé dans la matrice $|F_0|$ de CHEMTAX a été égale à 0.41. Ces rapports, recalculés par CHEMTAX ont varié entre 0.58 et 0.98, valeurs en accord avec celles de la synthèse bibliographique du Tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996). Pour les campagnes Modycot 98.3 (avril 1998) et Modycot 2000 (mars 2000) le rapport zéa:chl a égale à 0,1 a aussi été utilisé pour les algues vertes. Dans les deux cas, CHEMTAX a recalculé un rapport zéa:chl a égale à 0.05, donc son influence dans la distribution spatiale de ce groupe algal a été très faible et ne justifie pas l'utilisation de ces rapports multi-pigmentaires.

Cryptophycées :

L'alloxanthine est un très bon biomarqueur des cryptophycées, car à l'exception des phénomènes d'endosymbiose observés pour les dinoflagellés et le cilié *Mesodinium rubrum*, il est exclusif de ce groupe phytoplanctonique. Le rapport allo:chl a utilisé dans la matrice $|F_0|$ d'entrée à CHEMTAX a été égale à 0,3 pour les campagnes Modycot 98.3 (avril 1998), Modycot 99.2 (juin 1999) et Modycot 2000 (mars 2000). Ces rapports, recalculés par CHEMTAX, ont varié entre 0,22 et 0,31, valeurs en accord avec celles de la synthèse bibliographique du Tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996).

Les concentrations en alloxanthine obtenues pendant la campagne Modycot 99.1 (avril 1999) ont varié entre 0 et 69 ng allo·L⁻¹ ; néanmoins, CHEMTAX n'a pas réussi à résoudre convenablement cette matrice. Les concentrations en alloxanthine par rapport à la chlorophylle a n'ont jamais dépassé 6%, cependant l'analyse par CHEMTAX montre des dominances égales à 39%, ce qui est irréaliste. Ce groupe algal a donc été, supprimé de la matrice de calcul d'avril 1999 en considérant que leur apport dans la composition phytoplanctonique est mineur. Cette hypothèse a été confirmée par les régressions multiples, où l'alloxanthine n'a pas été retenue dans le modèle.

Dinoflagellés :

La péridinine est le biomarqueur des dinoflagellés autotrophes (hors endosymbiose) ; la fraction hétérotrophe est alors exclue de l'analyse. Les pigments des endosymbiontes, en général : chlorophylle b , 19'hexanoyloxyfucoxanthine, fucoxanthine, ou alloxanthine, peuvent perturber l'interprétation des résultats si leur proportion est significative (voire chapitre 3). C'était le cas aux embouchures des fleuves en juin 1999, où des fortes abondances du dinoflagellé *Gymnodinium chlorophorum* ont été observées. Ce dinoflagellé ne contient pas de péridinine, mais la chlorophylle b dans son pool pigmentaire. Encore une fois, la connaissance des espèces composant les assemblages évite des erreurs d'interprétation.

Le rapport $\text{peri:chl}a$ utilisé dans la matrice $|F_0|$ de CHEMTAX a été égale à 0,40. Ce rapport recalculé par CHEMTAX a varié entre 0,25 et 0,64, valeurs en accord avec celles de la synthèse bibliographique du Tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996).

Chrysophycées - Pélagophycées :

La 19'butanoyloxyfucoxanthine est couramment utilisée comme biomarqueur des chrysophycées ou des pélagophycées. Sur le PCAF, les groupes représentés par la 19'butanoyloxyfucoxanthine n'ont jamais été majoritaires, étant quasi absents dans les conditions hivernales. Seules les campagnes printanières d'avril 1998 et 1999 ont permis de résoudre ce groupe phytoplanctonique.

Les rapports 19BF:chl*a* utilisés dans la matrice $|F_0|$ de CHEMTAX ont été égales à 1,3 et 1,0. Ces rapports, recalculés par CHEMTAX ont varié entre 0,63 et 1,3, valeurs en accord avec celles de la synthèse bibliographique du Tableau 1 de Mackey *et al.*, (1996).

Bien que les méthodes chémotaxonomiques, alliée à l'examen de l'ensemble des pigments résolus par HPLC, permettent d'identifier des nombreuses classes algales, il y a deux classes qui n'ont pas pu être qualifiées. Ce sont les raphidophycées et les rhodophycées. Les raphidophycées possèdent un pool pigmentaire très proche de celui des diatomées ; il est alors impossible pour le moment, de séparer ces deux classes en fonction de leurs pools pigmentaires. Des blooms côtiers de raphidophycées ont été enregistrés depuis quelques décennies sur les côtes européennes, mais ils ont toutefois présenté une distribution spatio-temporelle restreinte.

Les rhodophycées sont plus aisément identifiables par leurs pigments hydrosolubles (phycobilines) que par leurs pigments liposolubles (chlorophylles et caroténoïdes). La méthode de séparation de pigments que nous avons utilisée en HPLC, limitée aux seuls pigments liposolubles, nous a privé de la possibilité de caractériser cette classe algale. Cependant nous n'avons pas trouvé d'études mettant en évidence un fort pourcentage de rhodophycées phytoplanctoniques dans les eaux marines.

MODYCOT 98.3 (avril 1998).

MODYCOT 98.3 : Matrice d'entrée $|F_0|$ pour les réseaux océanique et côtier

	PER	19BF	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
cyano	0	0	0	0	0	0.5	0	1
vertes	0	0	0	0	0	0.1	0.41	1
dinos	0.4	0	0	0	0	0	0	1
prymn	0	0	0	0.77	0	0	0	1
crypto	0	0	0	0	0.3	0	0	1
diatos	0	0	0.43	0	0	0	0	1
chryso	0	1.3	0.1	0	0	0	0	1

MODYCOT 98.3 : Matrice de sortie $|F|_{25}$ pour le réseau côtier

	PER	19BF	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
cyano	0	0	0	0	0	0.75	0	0.75
vertes	0	0	0	0	0	0.05	0.58	0.88
dinos	0.40	0	0	0	0	0	0	1
prymn	0	0	0	0.75	0	0	0	1.02
crypto	0	0	0	0	0.28	0	0	1.02
diatos	0	0	0.47	0	0	0	0	0.96
chryso	0	1.30	0.10	0	0	0	0	1

MODYCOT 98.3 : Matrice de sortie $|F|_{47}$ pour le réseau océanique

	PER	19BF	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
cyano	0	0	0	0	0	0.50	0	1
vertes	0	0	0	0	0	0.05	0.62	0.84
dinos	0.52	0	0	0	0	0	0	0.88
prymn	0	0	0	0.87	0	0	0	0.90
crypto	0	0	0	0	0.31	0	0	0.99
diatos	0	0	0.45	0	0	0	0	0.98
chryso	0	1.30	0.10	0	0	0	0	1

Tableau 22 : Matrices d'entrée et de sortie de Chemtax pour la campagne Modycot 98.3 (avril 1998).

MODYCOT 99.1 (avril 1999)

MODYCOT 99.1 : Matrice d'entrée $|F_0|$

	PER	19BF	FUC	19HF	CHB	CHA
dinos	0.40	0	0	0	0	1
chryso	0	1	0	0	0	1
diatos	0	0	0.43	0	0	1
prymne	0	0	0	0.77	0	1
vertes	0	0	0	0	0.41	1

MODYCOT 99.1 : Matrice de sortie $|F|$

	PER	19BF	FUC	19HF	CHB	CHA
dinos	0.40	0	0	0	0	1
chryso	0	0.63	0	0	0	1.37
diatos	0	0	0.31	0	0	1.12
prymne	0	0	0	0.78	0	0.99
vertes	0	0	0	0	0.61	0.80

MODYCOT 99.2 (juin 1999)

MODYCOT 99.2 : Matrice d'entrée $|F_0|$

	PER	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
vertes	0	0	0	0	0	0.41	1
diatos	0	0.43	0	0	0	0	1
crypto	0	0	0	0.29	0	0	1
dinos	0.40	0	0	0	0	0	1
prymne	0	0	0.77	0	0	0	1
cyano	0	0	0	0	0.50	0	1

MODYCOT 99.2 : Matrice de sortie $|F|$

	PER	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
vertes	0	0	0	0	0	0.52	0.48
diato	0	0.35	0	0	0	0	0.65
crypto	0	0	0	0.22	0	0	0.78
dinos	0.64	0	0	0	0	0	0.36
prymne	0	0	0.35	0	0	0	0.65
cyano	0	0	0	0	0.43	0	0.57

Tableau 23 : Matrices d'entrée et de sortie de Chemtax pour les campagnes Modycot 99.1 (avril 1999) et Modycot 99.2 (juin 1999).

MODYCOT 99.3 (septembre 1999)

MODYCOT 99.3 : Matrice d'entrée $|F_0|$

	PER	FUC	19HF	ZEA	CHB	CHA
vertes	0	0	0	0	0.41	1
diatos	0	0.43	0	0	0	1
dinos	0.4	0	0	0	0	1
prymne	0	0	0.77	0	0	1
cyano	0	0	0	0.5	0	1

MODYCOT 99.3 : Matrice de sortie $|F|$

	PER	FUC	19HF	ZEA	CHB	CHA
vertes	0	0	0	0	0.98	0.44
diatos	0	0.52	0	0	0	0.91
dinos	0.25	0	0	0	0	1.15
prymne	0	0	0.69	0	0	1.08
cyano	0	0	0	0.60	0	0.90

MODYCOT 2000 (mars 2000)

MODYCOT 2000 : Matrice d'entrée $|F_0|$

	PER	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
dinos	0.4	0	0	0	0	0	1
diatos	0	0.45	0	0	0	0	1
prymne	0	0	0.77	0	0	0	1
crypto	0	0	0	0.3	0	0	1
cyano	0	0	0	0	0.5	0	1
vertes	0	0	0	0	0.1	0.4	1

MODYCOT 2000 : Matrice de sortie $|F|$

	PER	FUC	19HF	ALLO	ZEA	CHB	CHA
dinos	0.4	0	0	0	0	0	1
diatos	0	0.33	0	0	0	0	1.12
prymne	0	0	0.89	0	0	0	0.88
crypto	0	0	0	0.24	0	0	1.06
cyano	0	0	0	0	0.5	0	1
vertes	0	0	0	0	0.05	0.61	0.84

Tableau 24 : Matrices d'entrée et des sortie de Chemtax pour les campagnes Modycot 99.3 (septembre 1999) et Modycot 2000 (mars 2000).

5.3.2. Régressions Multiples :

Parallèlement aux calculs effectués avec CHEMTAX, nous avons mis en place la résolution des classes algales par la méthode des régressions multiples pour chacune des campagnes. Il s'agit de vérifier si les résultats obtenus par CHEMTAX sont convergents avec ceux d'une autre méthode connue, telle que la méthode des régressions multiples. Malgré les limites qui lui sont propres (voir chapitre 3), cette méthode opératoire nous a permis de mettre en évidence des erreurs de transcription dans les matrices de données, qui auraient pu passer inaperçues avec CHEMTAX.

campagne	Dinoflag.	Diatom.	Prymnés.	A. Vertes	Cyano.	Chryso.	Crypto.
MOD 98.3	0.998	0.96	0.99	0.94	N.R.	N.R.	0.99
MOD 99.1	0.98	0.66	0.64	0.94	X	N.R.	X
MOD 99.2	0.92	0.87	0.89	0.87	N.R.	X	0.99
MOD 99.3	N.R.	0.97	0.88	0.99	0.80	X	X
MOD 2000	0.99	0.56	0.99	0.91	N.R.	X	0.97
N.R. : Non résolu par les régressions multiples							
X : Non résolu ni par les régressions multiples ni par CHEMTAX.							

Tableau 25 : Coefficients de détermination R^2 obtenus par classe algale à partir résultats issus de CHEMTAX et des Régressions multiples.

Dans le tableau 25 sont présentés les coefficients de détermination R^2 par classe algale calculés à partir des résultats issus de CHEMTAX et des régressions multiples. Le coefficient R^2 montre en général un bon accord entre les résultats des deux méthodes, cependant les régressions multiples n'ont pas résolu les groupes faiblement représentés par leurs pigments. Deux valeurs inférieures à 0,7 ($R^2=0,56$ et $0,66$) sont observées pour les diatomées et une valeur pour les prymnésiphytes ($R^2=0,64$).

5.3.3. Analyse des associations pigmentaires par Clusters :

Afin de mieux visualiser les associations pigmentaires de chaque campagne, des analyses par clusters ont été effectuées en utilisant toutes les données pigmentaires disponibles de surface (Latasa et Bidigare, 1998). L'analyse a été réalisée sous Statgraphics + v.4.1 avec la méthode de Ward et une métrique euclidienne carrée en utilisant comme descripteur le coefficient de corrélation linéaire r de Pearson (Figure 42). Seuls les pigments ayant plus de 10 mesures significatives sur l'ensemble d'une campagne ont été retenus afin de ne pas biaiser les résultats des coefficients de corrélation.

Sur l'ensemble des campagnes, la fucoxanthine est souvent très proche de la péridinine, à deux exceptions près : Juin 1999, où la péridinine se trouve plus proche de la chlorophylle *b* (bloom de *Gymnodinium chlorophorum*, voir dans le chapitre dinoflagellés) et en septembre 1999 où la péridinine est presque absente en surface (Figures 42-c et 42-d). Ces deux classes microphytoplanctoniques montrent une réponse similaire aux conditions environnementales. Latasa et Bidigare (1998) ont observé ce même comportement sur des échantillons pris en Mer d'Arabie.

Les dinoflagellés sont souvent difficiles à définir par chémotaxonomie à cause de leur pool pigmentaire parfois dépourvu de péridinine (hétérotrophie ou mixotrophie) ou par la capacité de certaines espèces à posséder des chloroplastes endosymbiotiques contenant des pigments tels que la chlorophylle *b* et la 19'hexanoyloxyfucoxanthine. Cette situation est parfois mise en évidence par de fortes corrélations des pigments qui n'ont pas en principe un lien écologique. Le cas du couple peri-chl*b* de juin 1992 en est un exemple typique (Figure 42-c).

L'une des situations qui pose des problèmes au chémotaxonomiste, est la cooccurrence des diatomées (fucoxanthine) et des prymnésiohyccées (19'hexanoyloxyfucoxanthine) contenant de la fucoxanthine. Les inférences sont d'autant plus précises que les covariances sont faibles entre fucoxanthine et 19'hexanoyloxyfucoxanthine. Ces deux biomarqueurs se trouvent dans des clusters éloignés pour les situations d'avril 1998, avril 1999 et mars 2000 (Figure 42-a, 42-b et 42-e). En juin 1992 ces pigments se trouvent dans deux sous-clusters relativement proches (Figure 42-c). En septembre 1999, fucoxanthine et 19'hexanoyloxyfucoxanthine covarient fortement, ce qui pourrait entraîner une mauvaise résolution des diatomées et prymnésiohyccées si les espèces de cette dernière possèdent la fucoxanthine dans leur pool pigmentaire (Figure 42-d).

La situation des algues vertes est un peu plus complexe du fait que ce groupe est en réalité composé des chlorophycées, prasinophycées et euglénophycées, contenant toutes de la chlorophylle *b*, mais aussi de la violaxanthine, la prasinoxanthine et la néoxanthine.

En avril 1998, le premier cluster est composé de chlorophylle *b*, de prasinoxanthine, de violaxanthine et de néoxanthine, montrant une même réponse environnementale de tous les composants pigmentaires des algues vertes (Figure 42-a).

En avril 1999, la chlorophylle *b* se trouve dans un cluster éloigné de celui contenant la prasinoxanthine et la violaxanthine (Figure 42-b). Cette situation pourrait s'expliquer par la faible quantité de stations contenant la violaxanthine et par la sectorisation de la prasinoxanthine dans la zone sud. Prasinoxanthine et violaxanthine se trouvent dans le même cluster que 19'hexanoyloxyfucoxanthine et 19'butanoyloxyfucoxanthine, toutes les quatre représentatives des nano- et picoeucaryotes (prymnésiofycées, chlorophycées, prasinophycées, pélagophycées et chrysophycées).

En Juin 1992, chlorophylle *b* et violaxanthine covarient avec la péricidine à cause du bloom de *G.chlorophorum*. La prasinoxanthine se trouve encore proche de la 19'butanoyloxyfucoxanthine (Figure 42-c).

Septembre 1999 présente une faible diversité de biomarqueurs. La chlorophylle *b* se trouve dans le même cluster que la 19'butanoyloxyfucoxanthine ; le B-carotène et la zéaxanthine forment un deuxième cluster et le troisième cluster est composé de fucoxanthine, 19'hexanoyloxyfucoxanthine, chlorophylle C1+C2 et Diadinoxanthine. Ces trois clusters mettent en évidence la sectorisation des picoeucaryotes, procaryotes et nano- plus microeucaryotes.

Mars 2000 présente un cluster composé de chlorophylle *b*, prasinoxanthine et zéaxanthine. La violaxanthine n'est pas présente dans le pool pigmentaire de cette situation hivernale, donc seules les prasinophycées représentent le groupe d'algues vertes. La proximité de la zéaxanthine et de la chlorophylle *b* pourrait faire penser à un apport de zéaxanthine par des prasinophycées plutôt que par les cyanophycées, mais la prasinoxanthine est plus proche de la chlorophylle *b* que la zéaxanthine, ce qui minimise ce risque (Figure 42-e).

Dans les clusters des deux situations printanières (avril 1998 et 1999), les différences observées mettent bien en évidence deux réponses distinctes aux situations environnementales, par le biais de différentes associations phytoplanctoniques.

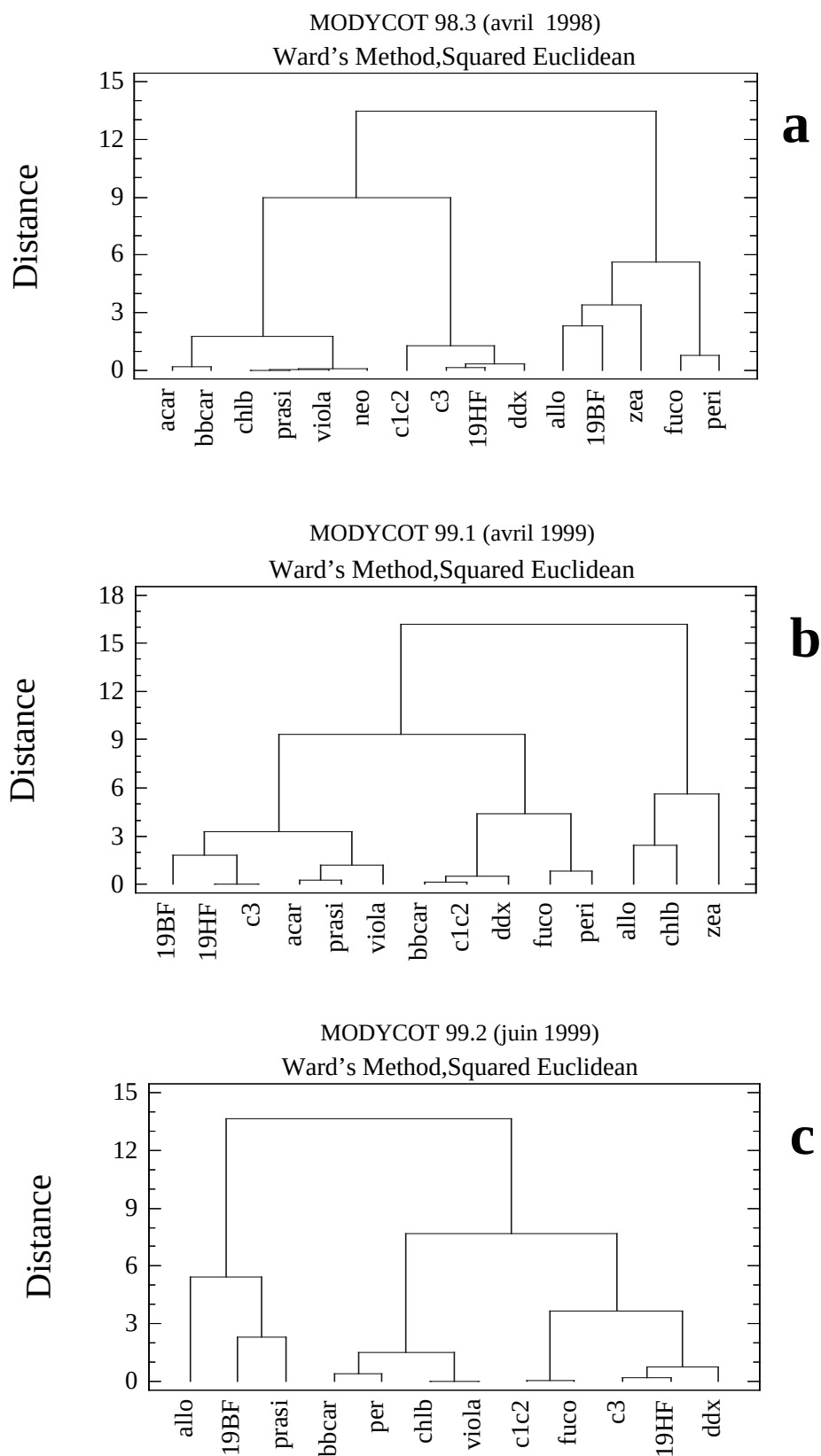


Figure 42 : Dendrogrammes de l'analyse par clusters des coefficients de corrélation r de Pearson pour chaque pair de pigments. a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999) ; c) Modycot 99.2 (juin 1999).

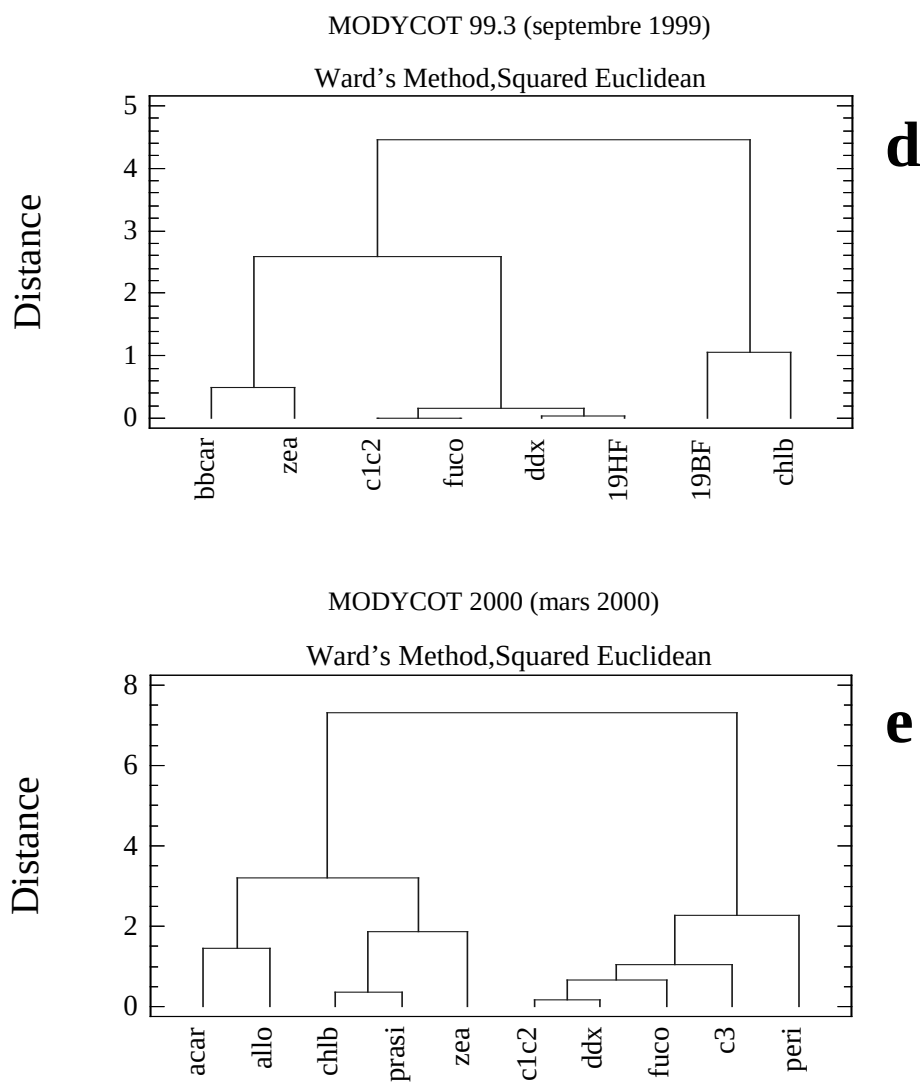


Figure 42-suite : Dendogrammes de l'analyse par clusters des coefficients de corrélation r de Pearson pour chaque pair de pigments. d) Modycot 99.3 (septembre 1999) ; e) Modycot 2000 (mars 2000).

5.4. Variations saisonnières des diatomées

5.4.1 . Analyses pigmentaires (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax . Une première description de la distribution spatiale des dominances de diatomées (%_{diato}) par campagne est faite par station (Figures 43-a à 43-e). Les biomasses de diatomées ([chl_a]_{diato}) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de leur dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 26.

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	[chl _a] _{diatos}	414 (83–1572)	1321 (185-5709)	781 (18-3347)	128 (1-470)	428 (148-984)
	% _{diatos}	51% (22%-83%)	63% (27%-96%)	43% (4%-75%)	19% (1%-38%)	57% (43%-82%)
Le	[chl _a] _{diatos}	221 (116–435)	337 (0-785)	130 (56-233)	10 (0-32)	246 (118-565)
	% _{diatos}	26% (17%-39%)	31% (0%-53%)	22% (14%-38%)	5% (0%-16%)	54% (35%-68%)
Gi	[chl _a] _{diatos}	331 (64–957)	927 (45-2372)	1028 (17-2078)	116 (0-634)	218 (105-332)
	% _{diatos}	30% (4%-46%)	48% (9%-76%)	40% (0%-72%)	15% (0%-40%)	53% (21%-98%)
Ge	[chl _a] _{diatos}	328 (184–692)	226 (121-454)	177 (74-306)	35 (0-83)	153 (59-254)
	% _{diatos}	25% (15%-34%)	32% (20%-55%)	21% (17%-27%)	11% (0%-26%)	47% (24%-100%)

Tableau 26 : Valeurs moyennes par zone de : a) biomasses de diatomées ([chl_a]_{diato} en ng chl_a·L⁻¹) et b) leur dominance (%_{diato}) pour les eaux de surface des cinq campagnes. Les valeurs en « **gras** » présentent les moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

Distribution spatiale des dominances de diatomées (%_{diatomées}) :

Les situations printanières et estivales montrent les plus fortes dominances de diatomées sur les régions côtières et dans le panache fluvial de la Loire. En avril 1998, des valeurs de dominance de diatomées allant jusqu'à 90% dans le panache de la Loire sont calculées par CHEMTAX (Figures 43-a). Tout le PCAF présente alors de valeurs supérieurs à 30% dans sa moitié interne. Sur le bord externe du talus continental les pourcentages sont rarement en dessous de 20%.

Ce dernier schéma se répète pour la situation d'avril 1999, où une forte proportion de diatomées est aussi présente au sud du 45^e parallèle (Figure 49-b). Celle-ci est corrélée avec un pic d'abondance ($[A]_{\text{diato}}$) observé par comptages microscopiques (Figure 53-a), mais aussi à une forte abondance de dinoflagellés (voir chapitre suivant). Si ces dinoflagellés possédaient de la fucoxanthine dans leur pool pigmentaire, il pourrait y avoir des interférences dans le calcul des concentrations de diatomées.

En juin 1999 la moitié interne du PCAF, comprise entre la Loire et la Gironde, présente des dominances supérieures à 40%, avec les plus hautes valeurs se trouvant à l'embouchure de la Loire (Figure 43-c). Sur presque tout le PCAF les valeurs sont supérieures à 20%. Inversement, le pourcentage de diatomées dépasse rarement 30 % en septembre 1999, ce qui montre que dans les eaux hautement stratifiées de la fin de l'été, et malgré le fort taux de régénération de l'acide silicique, ce groupe algal n'arrive pas à se développer comme en hiver ou printemps (Figure 43-d). Les conditions hivernales de mars 2000 sont favorables à la dominance des diatomées sur tout le PCAF avec des valeurs comprises entre 30% et 90% (Figure 43-e). Pour la première fois, les plus fortes valeurs ne se trouvent pas uniquement dans les embouchures des fleuves.

Distribution de dominances moyennes de diatomées par zone :

Les plus fortes dominances moyennes se trouvent dans les eaux des zones internes et préférentiellement dans celles de la Loire (Tableau 26). Une très faible variabilité saisonnière caractérise les valeurs moyennes des zones externes par rapport à celles observées dans les zones internes. En septembre 1999 (colonne d'eau fortement stratifiée) sont enregistrés les plus faibles pourcentages de diatomées avec des moyennes égales à 10%-20% sur l'ensemble du plateau, avec un maximum de 30% observé entre Belle Ile et Quiberon. Bien que les concentrations en biomasse ($[chl a]_{\text{diato}}$) de mars 2000 soient similaires à celles calculées pour avril 1998, l'hiver 2000 présente des très fortes dominances moyennes sur toutes les zones ($\%_{\text{diato}} = 40\%-50\%$).

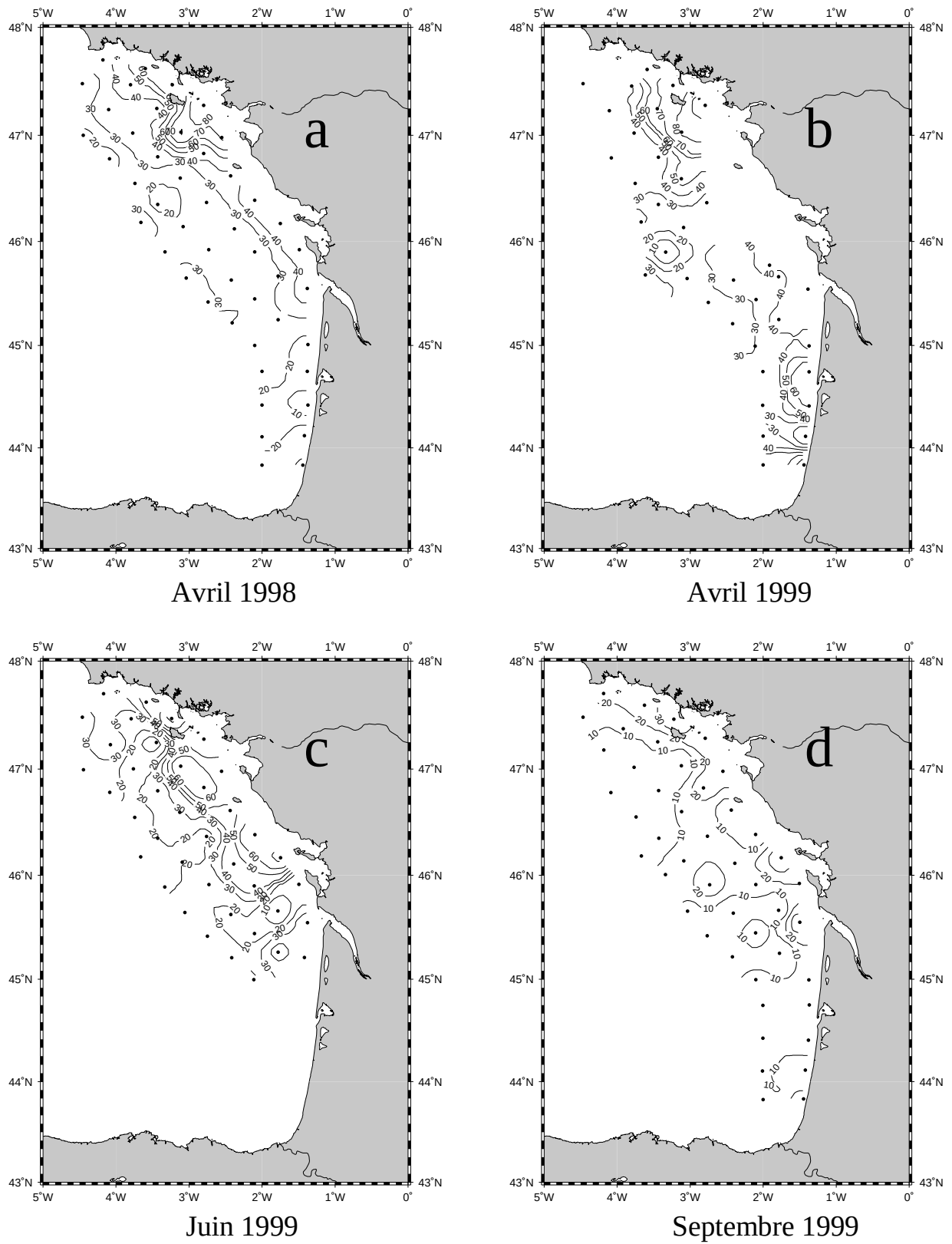


Figure 43 : Distribution de dominances de diatomées (% $_{diato}$) pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999); c) Modycot 99.2 (juin 1999); d) Modycot 99.3 (septembre 1999).

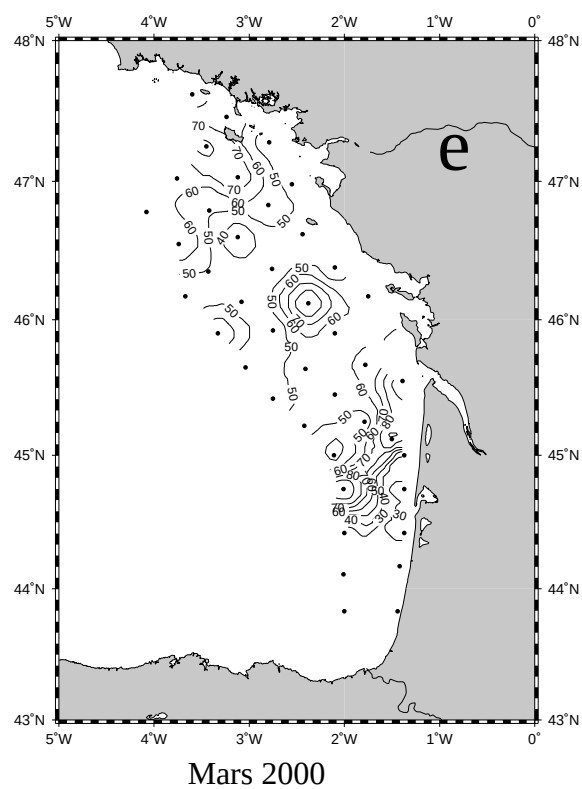


Figure 43-suite : Distribution de dominances de diatomées (%_{diato}) pour la campagne e) Modycot 2000 (mars 2000).

5.4.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine :

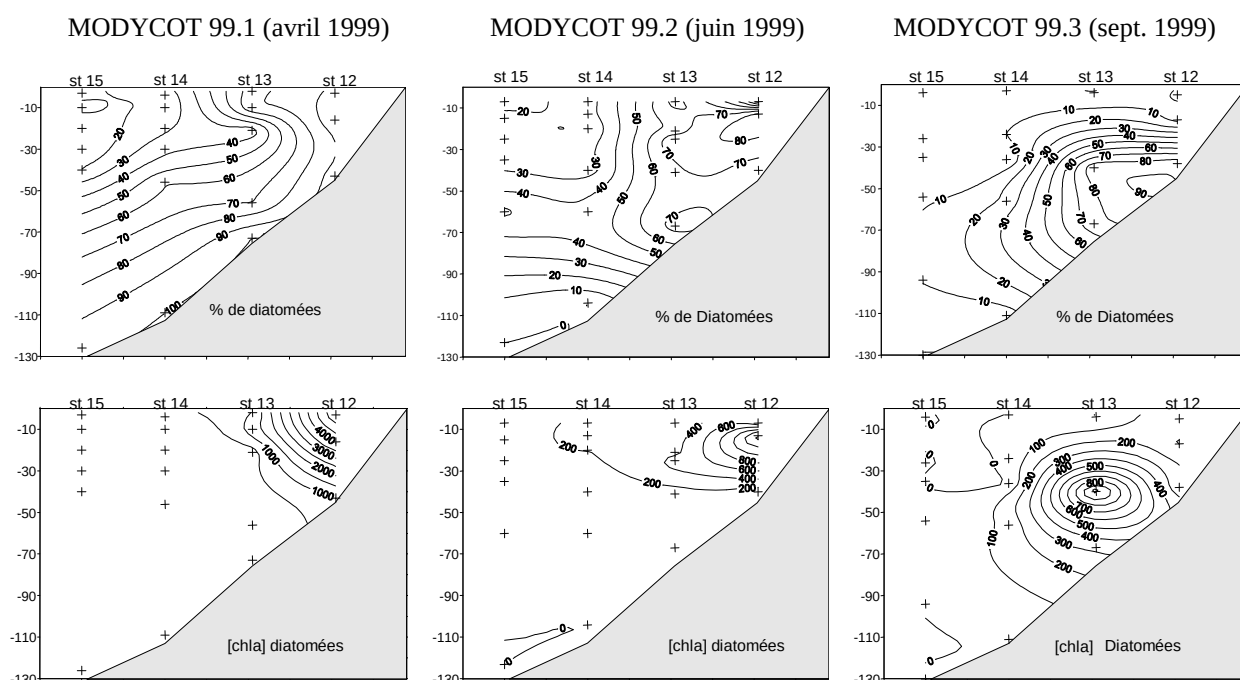


Figure 44 : Dominance (%_{diato}) et biomasse ([chl a]_{diato} en ng·L⁻¹) des diatomées obtenues par CHEMTAX sur la radiale Loire-Vilaine pour les campagnes Modycot 99.1 (avril 1999), Modycot 99.2 (juin 1999) et Modycot 99.3 (septembre 1999).

Lors de la réalisation des campagnes d'avril, juin et septembre 1999, un échantillonnage sur plusieurs niveaux a été effectué sur les stations de la radiale Loire-Vilaine (chapitre 2.2.1.2.). Les biomasses ([chl a]_{diato}) et les dominances (%_{diato}) ont été calculées par Chemtax, de la surface jusqu'au fond (Figure 44). A partir de ces derniers résultats nous constatons une forte variabilité dans la distribution verticale des diatomées pour les trois campagnes citées (printemps, début de l'été et fin de l'été)

En avril 1999, les fortes biomasses [chl a]_{diato} côtières présentent un front de surface entre les stations côtières 12 et 13 (Figure 44). Ce gradient côte-large est aussi mis en évidence par la distribution des dominances de surface. En dessous de 25 m, un gradient croissant « surface-fond » s'installe. Des dominances supérieures à 90% sont observées près du fond sur les trois stations extérieures (stations 13, 14 et 15). Ceci suggère une forte activité phytoplanctonique dans les semaines précédant l'échantillonnage ; avec une sédimentation rapide des composants contenant de la fucoxanthine. Les images composites (hebdomadaires)

des concentrations en chlorophylle *a* produites par la NASA (GAC : résolution à 4 Km) semblent confirmer cette hypothèse (Figure 45). Une augmentation générale de la concentration en chlorophylle *a* a lieu sur le PCAF pendant la semaine du 14 mars au 21 mars 1999. Cet événement a concordé avec des valeurs d'ensoleillement situées au-dessus de la moyenne (voir chapitre 4.1.1.2., figure 14).

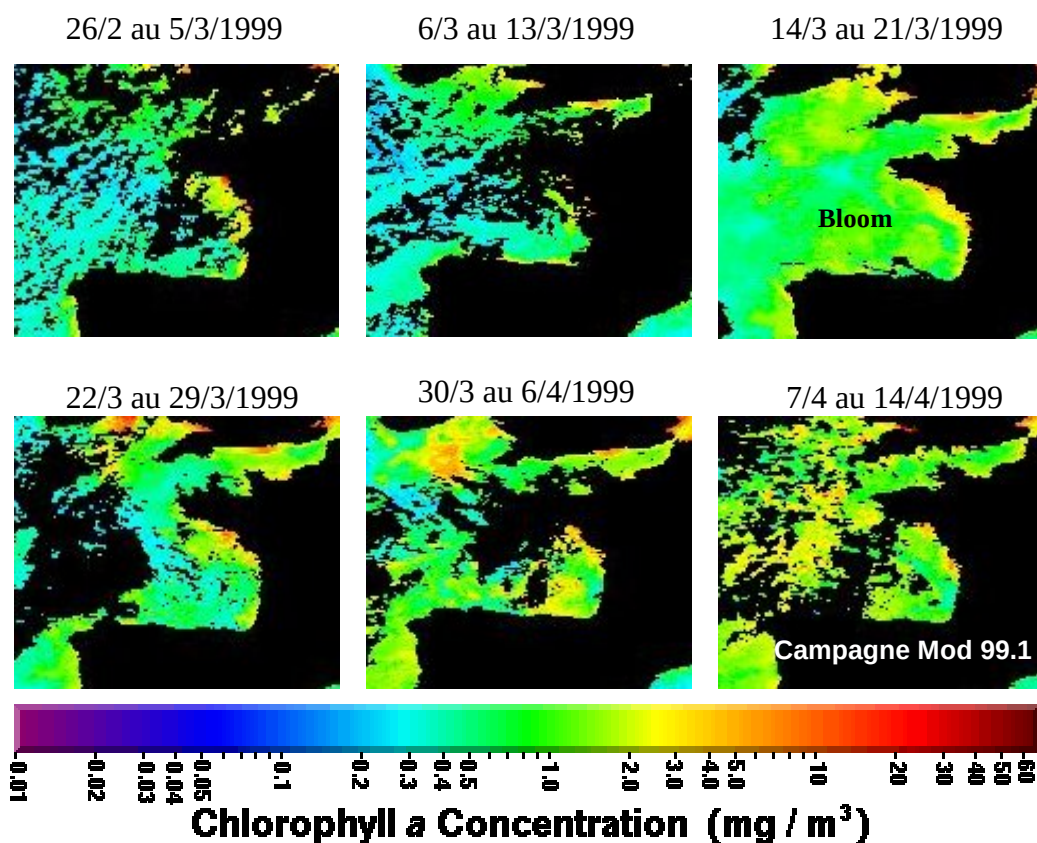


Figure 45 : Images composites hebdomadaires en chlorophylle *a* produites par la NASA avec une résolution GAC (4 Km). L'image du 14/03/99 au 21/03/99 montre une augmentation de la chlorophylle *a* sur tout le PCAF par rapport aux situations précédentes.

En juin 1999 les concentrations en diatomées sont très inférieures à celles enregistrées en avril 1999 (Figure 44). Un maximum de subsurface ($[\text{chl}a]_{\text{diato}} > 1200 \text{ ng} \cdot \text{L}^{-1}$) est présent à la station 12, mais ces valeurs ont déjà diminué à $400 \text{ ng} \cdot \text{L}^{-1}$ à la station 13.

Sur les stations internes (stations 12 et 13), les diatomées représentent plus de 70 % de la biomasse phytoplanctonique totale, avec un gradient « surface-fond ». Au-delà de la station 13, un front avec des valeurs avoisinant 50% marque le début de la zone externe, caractérisée par un maximum supérieur à 40% vers 65 m de profondeur et une diminution de la dominance vers la surface et vers le fond. Ce maximum pourrait s'expliquer par le « glissement » de la

masse d'eau côtière (riche en diatomées), plus froide et moins salée, le long du plateau (Figure 20).

En septembre 1999 les biomasses maximales se trouvent sur les stations côtières 12 et 13 à environ 50 m de profondeur. Ces valeurs sont similaires à celles calculées pour juin 1999 (Figure 44). Les valeurs de dominance maximum se trouvent au même niveau avec des pourcentages supérieurs à 80%. Elles diminuent ensuite dans toutes les directions sur un axe côte-large qui s'enfonce progressivement vers le fond. Les plus fortes biomasses et les dominances maximales coïncident avec la présence d'une masse d'eau côtière plus froide (12°-13°C) et dessalée (~35.25) d'origine fluviale (Figure 22).

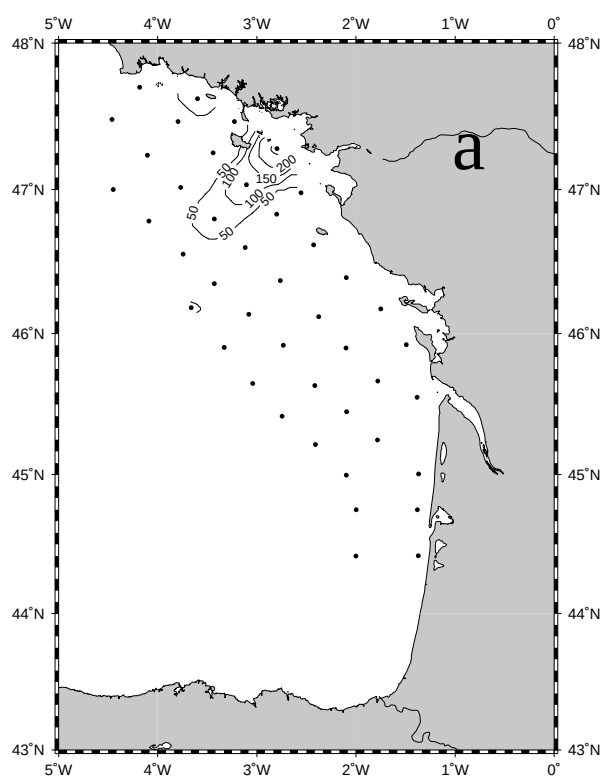
5.4.3. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques :

Parallèlement aux résultats obtenus par CHEMTAX, nous disposons de dénombrements de diatomées sur presque toutes les stations de surface pour les campagnes Modycot 98.3 ; 99.1 ; 99.2, et sur onze stations de la campagne Modycot 99.3 de septembre 1999. Comme pour l'étude pigmentaire, nous avons réalisé des cartes d'abondances cellulaires (Figures 46-a à 46-c) et un tableau avec les abondances moyennes de diatomées par zone (Tableau 27).

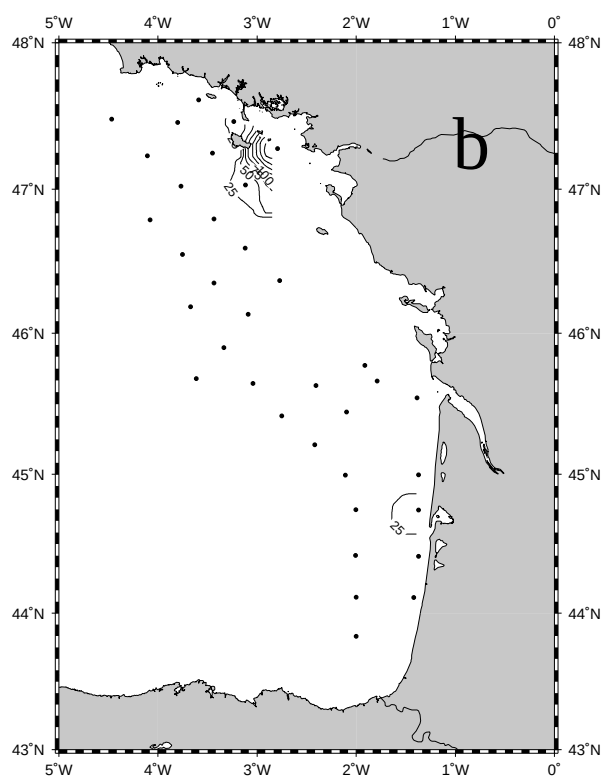
	MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99
Li	51 500 (1300-266000)	39 700 (260-241000)	377 000 (23000-1109000)	16 400 (4600-32700)
Le	18 400 (160-89000)	240 (0-1000)	9 700 (0-23800)	2 800 (400-5800)
Gi	6 900 (0-23800)	12 100 (1000-47000)	924 000 (301000-1538000)	9 950 (2600-17300)
Ge	6 600 (0-35200)	49 (0-150)	32 500 (220-129000)	9 200 (750-17600)

Tableau 27 : Abondance de diatomées en cellules·L⁻¹ par zone et par campagne. Les valeurs entre parenthèses sont les valeurs minimum et maximum. Les moyennes de la campagne Modycot 99.3 de septembre 1999 n'ont que très peu de valeurs disponibles (n=11).

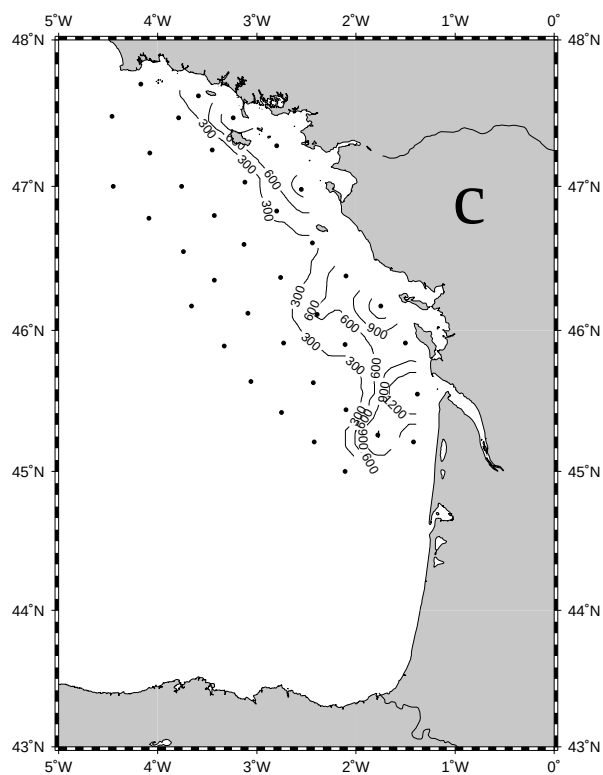
Les résultats des comptages confirment la présence des plus fortes abondances de diatomées dans la zone côtière (Loire et Gironde internes), avec des valeurs qui dépassent 1000 cellules·mL⁻¹ en juin 1999 (Figure 46-a et Tableau 27). Cependant l'évolution des diatomées dans le temps ne suit pas exactement le schéma montré par l'étude pigmentaire. La nette augmentation de la biomasse de diatomées calculée par Chemtax entre avril 1998 et avril 1999 dans les zones internes n'est pas confirmée par les comptages cellulaires. De plus, une diminution dans les zones externes est constatée (Tableau 27).



Avril 1998



Avril 1999



Juin 1999

Figure 46 : Abondances de diatomées en surface ($\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$) : a) avril 1998 ; b) avril 1999 ; c) juin 1999.

En avril 1998 et 1999, les plus fortes abondances en diatomées sont observées à la sortie de la Loire (Figures 46-a et 46-b) avec des valeurs proches de $250 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$. En juin 1999 elles sont concentrées sur toute la zone côtière avec un maximum à l'embouchure de la Gironde (Figure 46-c). Les abondances dans les embouchures des deux fleuves (Loire et Gironde) dépassent $1000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$.

Les abondances très élevées de juin 1999 semblent suspectes et suggèrent de possibles problèmes de comptage, car : a) les échantillons des trois campagnes de 1999 n'ont pas été comptés par le même opérateur, b) les échantillons de juin 1999 sont essentiellement composés des genres *Pseudo-Nitzschia* et *Leptocylindrus*, avec des cellules de petites dimensions et translucides. Au moment des comptages, ce phénomène a été interprété comme l'action du Lugol sur les cellules, mais il pourrait être aussi l'effet d'une accumulation des cellules déjà mortes et restées dans la couche de surface.

Distribution des principaux genres de diatomées :

En **avril 1998**, la plus forte abondance de diatomées a été observée sur le panache de la Loire, où les genres *Cerataulina* et *Rhizosolenia*, constitués de grandes cellules, sont dominants. Les genres *Chaetoceros*, *Leptocylindrus*, *Pseudo-Nitzschia*, *Skeletonema* et *Thalassiosira* sont aussi représentés et leur distribution spatiale montre des secteurs préférentiels pour chacun de ces groupes. Ainsi la zone côtière semble dominée, du nord vers le sud, par les genres *Cerataulina*, puis *Skeletonema* entre les deux fleuves et finalement *Rhizosolenia* au sud de la Gironde (Tableau 28).

Comme en avril 1998, les plus fortes abondances de diatomées observées en **avril 1999** se trouvent sur la zone de la Loire interne, avec un pic secondaire au sud de la Gironde, cependant la distribution des genres est tout autre. Le genre *Leptocylindrus* est dominant sur ces deux secteurs avec plus de 60% sur l'ensemble des diatomées. Les genres *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Pseudo-Nitzschia*, *Coscinodiscus* et *Thalassiosira* se trouvaient à des forts pourcentages sur des zones restreintes où les diatomées ne sont plus dominantes par rapport à la biomasse phytoplanctonique totale. Comme lors de la situation d'avril 1998, le genre *Thalassiosira* est observé sur le bord externe, au sud de la Gironde.

En **juin 1999** les plus fortes abondances cellulaires se trouvent sur les zones internes comprises entre Belle-Ile et la Gironde, avec des valeurs supérieures à $600 \text{ cellules}\cdot\text{L}^{-1}$. Le panache de la Loire était dominé par les genres *Leptocylindrus* et *Chaetoceros* et celle de la Gironde par les genres *Pseudo-Nitzschia* et *Leptocylindrus*. *Leptocylindrus* et *Pseudo-*

Nitzschia sont présents sur tout le PCAF et représentent entre 20% et 40% de l'abondance des diatomées.

Sur les onze stations échantillonnées en **septembre 1999** au sud de la Loire, nous constatons que plus de 90% de l'abondance de diatomées est constituée des genres *Leptocylindrus*, *Chaetoceros*, *Pseudo-Nitzschia* et *Rhizosolenia*.

En juin 1999 sont enregistrées les plus fortes abondances de *Pseudo-Nitzschia*, genre considéré « à risques » par leur capacité à produire de l'acide domoïque (ASP : Amnesic shelfish poisoning). A l'embouchure de la Gironde (stations 36 et 37) sont dénombrées environ 230 cellules·mL⁻¹ et 373 cellules·mL⁻¹ sur la station 45 à l'ouest de l'Ile de Ré.

Genre	Avril 1998	Avril 1999	Juin 1999
<i>Leptocylindrus</i>	---	Loire = 150 cel·mL ⁻¹ Gironde = 32 cel·mL ⁻¹	Quiberon = 709 cel·mL ⁻¹ Loire = 302 cel·mL ⁻¹
<i>Chaetoceros</i>	Loire externe = 22 cel·mL ⁻¹	Loire = 38 cel·mL ⁻¹	Loire = 886 cel·mL ⁻¹ Gironde = 202 cel·mL ⁻¹
<i>Cerataulina</i>	Loire = 106 cel·mL ⁻¹	---	---
<i>Skeletonema</i>	Loire = 48 cel·mL ⁻¹	---	---
<i>Rhizosolenia</i>	Loire = 80 cel·mL ⁻¹	Quiberon = 8 cel·mL ⁻¹	Gironde = 61 cel·mL ⁻¹
<i>Pseudo-Nitzschia</i>	Loire = 52 cel·mL ⁻¹	Loire = 9 cel·mL ⁻¹	Loire = 64 cel·mL ⁻¹ Gironde 1292 cel·mL ⁻¹

Tableau 28 : Distribution spatiale et abondances maximales des genres de diatomées les plus représentés sur le PCAF en avril 1998, avril 1999 et juin 1999.

5.4.4. Paradoxe des diatomées, variabilité inter-annuelle :

Si les abondances cellulaires moyennes de diatomées ont été similaires en avril 1998 et 1999, comment est-il possible qu'avec des cellules de plus grande taille en 1998, les biomasses de diatomées soient trois fois inférieures par rapport à 1999 ?

Les concentrations en chlorophylle *a* par cellule ([chl*a*]_{cel}) peuvent changer en fonction de l'irradiance, du stress nutritionnel et du taux de croissance. L'augmentation du taux de croissance de 0.1 à 1 j⁻¹ peut faire augmenter la concentrations en chlorophylle *a* par cellule d'un facteur trois (Goericke et Montoya, 1998). Si le taux de croissance des diatomées

en 1998 était inférieur à celui d'avril 1999 (à cause du début tardif de l'activité phytoplanctonique), ce seul facteur pourrait expliquer ce paradoxe.

Les images satellitales hebdomadaires en chlorophylle *a* de 1998 montrent un démarrage de l'activité phytoplanctonique sur la pleine abyssale du Golfe de Gascogne à partir de la troisième semaine de mars, grâce à un ensoleillement exceptionnel (Figure 47 et 14). Cette activité ne s'est pas étendue aux eaux du plateau continental, probablement à cause de leur faible transparence associée au fort taux de mélange. La stratification haline prend la moitié du PCAF en 1998 contre sa presque totalité en 1999 (Figures 18-a, 18-b, 27-a et 27-b), réduisant ainsi les possibilités d'un bloom. Ce n'est qu'à partir du 23 avril 1998 (au moment de l'échantillonnage) que les images satellitales montrent une activité homogène sur tout le PCAF. L'assemblage de diatomées d'avril 1998 est composé des cellules de grande taille, essentiellement *Cerataulina* et *Rhizosolenia*, représentatives d'un début de bloom printanier.

Les images satellitales de 1999 (Figure 45) montrent un développement chlorophyllien prenant tout le Golfe de Gascogne et la Mer Celtique dès la mi-mars 1999 (trois semaines avant la campagne Modycot 99.1), avec une nouvelle poussée pendant la semaine où la campagne a eu lieu. Cette situation, combinée à une biomasse dominée par le genre *Leptocylindrus* (cellules de petite taille) pourrait indiquer une certaine maturation de la masse d'eau et appuyer notre hypothèse d'un bloom printanier mieux développé en 1999.

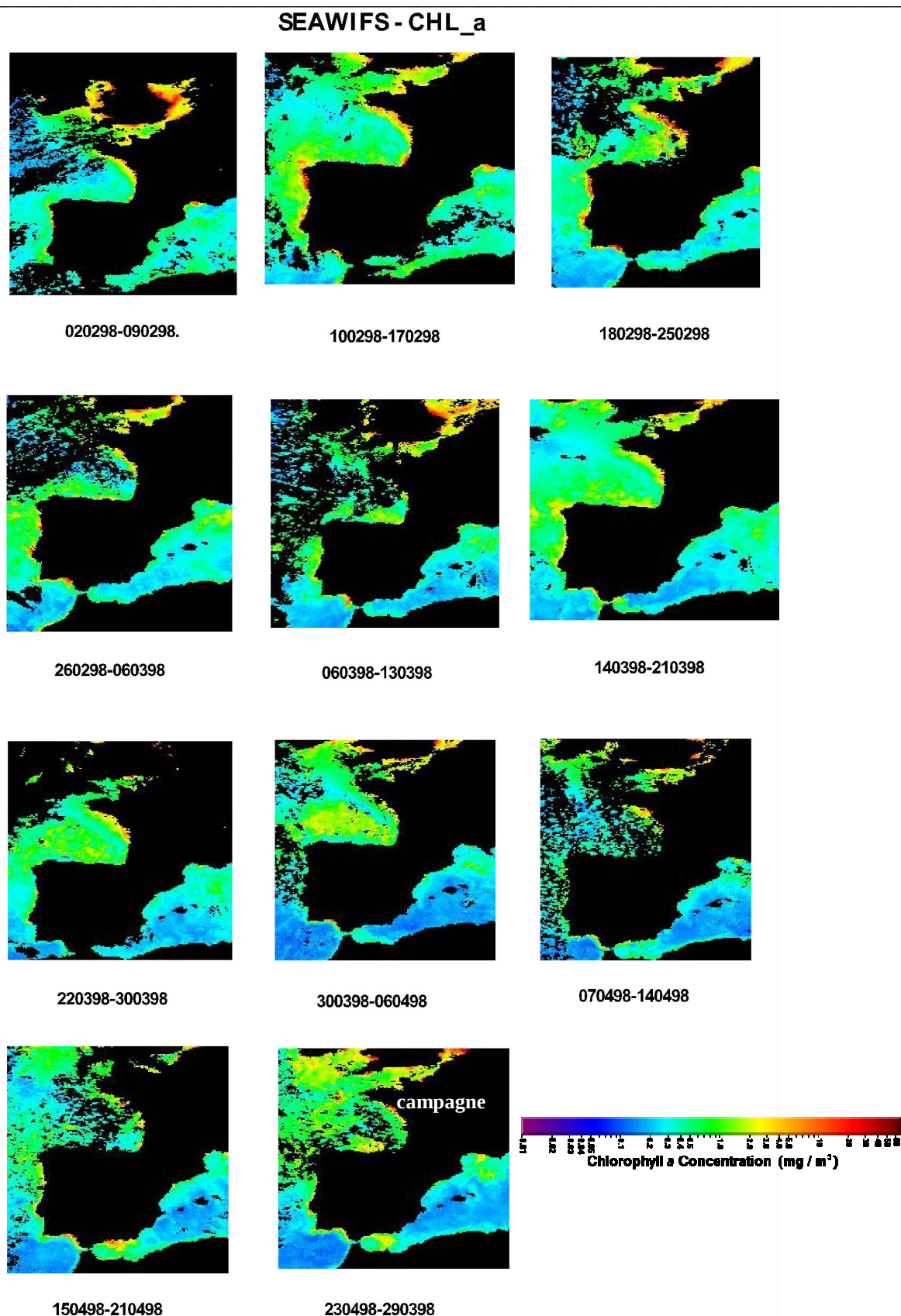


Figure 47 : Images composites hebdomadaires en chlorophylle *a* produites par la NASA avec une résolution GAC (4 Km). L'image du 14/03/98 au 21/03/98 montre une augmentation de la chlorophylle *a* sur tout la pleine abyssale du Golfe de Gascogne qui s'accroît les semaines suivantes. Le plateau présente cependant des faibles concentrations.

5.5. Variations saisonnières des dinoflagellés

5.5.1. Bloom de *Gymnodinium chlorophorum* :

Lors de la campagne de juin 1999, des eaux d'une couleur verte très claire sont observées près de l'embouchure de la Gironde. L'étude pigmentaire montre à cet endroit des fortes concentrations en chlorophylle *b*. L'absence de prasinoxanthine et des concentrations en violaxanthine variant entre 152 ng·L⁻¹ à 367 ng·L⁻¹ (stations 37 et 39) font penser à un développement de chlorophycées. Les comptages microscopiques dans ces échantillons ont cependant mis en évidence un bloom de dinoflagellés du genre *Gymnodinium*. Les abondances cellulaires observées sont présentées dans le tableau 29 ci-dessous.

Station N°	Zone	Abondance cellulaire en cel.·L ⁻¹
11	Loire	686000
12	Loire	291000
37	Gironde	432000
38	Gironde	66400
40	Gironde	9500
45	Gironde	5600
51	Gironde	24000

Tableau 29 : Abondances cellulaires du dinoflagellé observé sur les embouchures de la Loire et de la Gironde, obtenues par microscopie optique sur les échantillons pris en juin 1999 (Modycot 99.2).

Les travaux effectués au microscope électronique ont permis d'identifier l'espèce comme étant *Gymnodinium chlorophorum* (Figure 48). Cette espèce ne contient pas de péricidine mais de la chlorophylle *b* comme caroténoïde majeur. Dans le groupe des dinoflagellés, une cinquantaine d'espèces contiennent des pigments représentatifs d'autres classes algales, acquis par endosymbiose au cours de leur évolution (Sournia *et al.*, 1992 ; Jeffrey, 1997).

Le REPHY (REseau de surveillance PHYtoplanctonique de l'IFREMER) a confirmé l'apparition de *Gymnodinium chlorophorum* sur le Pertuis Breton en juin 1999, avec des abondances atteignant 2000 cellules·mL⁻¹. Le rapport du groupe de travail ICES/IOC sur la dynamique des blooms algaux nuisibles, réuni à Barcelone du 20 au 24 mars 2000 déclarait :

« Very big blooms of *Gymnodinium chlorophorum* occurred along a great part of Atlantic coast, from June to September [1999], forming big patches of green water. The maximum concentration observed was 16 millions cells per litre in Vilaine bay. The consequences of anoxia produced by the blooms were mortality of marine animals such as mussels, congers and grey shrimps. There were also blooms of this species along the Channel coast (Normandy), but of less importance. »

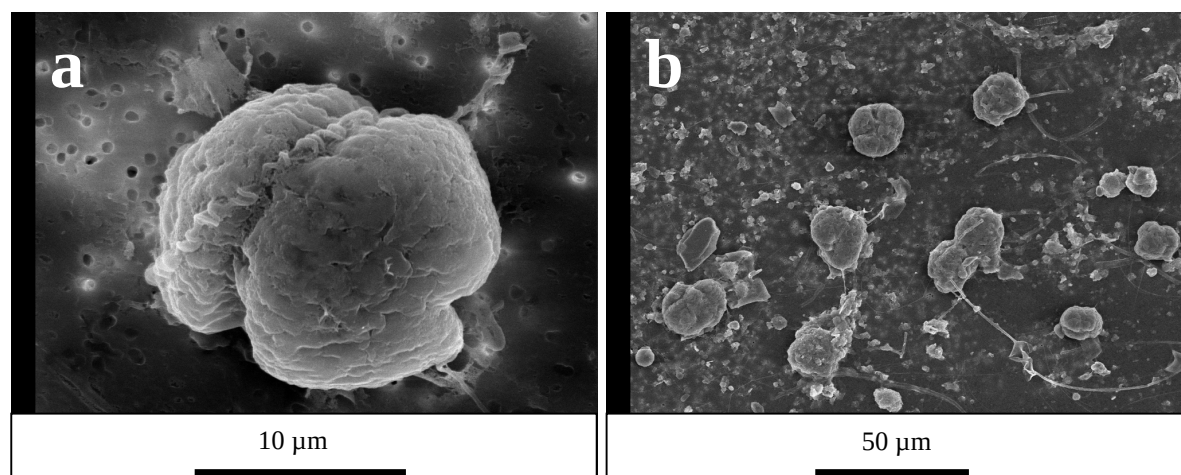


Figure 48 : Images en microscopie électronique de *Gymnodinium chlorophorum* obtenues des échantillons de, a) station 11 (Loire) en surface et b) station 37 (Gironde) en surface. Juin 1999.

Sournia *et al.* (1992) ont réalisé l'inventaire des occurrences de *G. chlorophorum* sur les côtes française depuis 1982 jusqu'à 1991. Leur évolution sur les côtes françaises est restreinte à la zone comprise entre la Loire et La Gironde et dans la Baie de Seine. Elbrächter et Schnepft (1996) ont effectué une analyse microscopique qui différencie définitivement *G. chlorophorum* de *Lepidodinium viride*, mais l'associant définitivement au *Gymnodinium* 'sp. 1982' décrit par Sournia *et al.* (1992).

La longueur des cellules varie entre 17µm et 25µm, ce qui correspond à la description de Sournia *et al.* (1992). Des cellules de plus petite taille sont cependant observées sur les côtes françaises sans pouvoir affirmer s'il s'agit d'une autre souche ou d'un morphotype.

Sournia *et al.* (1992) rapportent la présence de violaxanthine comme caroténoïde majeur pour les échantillons pris sur les côtes françaises, tandis que Elbrächter et Schnepft trouvent la prasinoxanthine pour les souches isolées dans le German Bight. L'absence de prasinoxanthine et la présence des quantités significatives de violaxanthine dans les stations

où les abondances sont maximales, suggère que nous sommes en présence de la même souche que celle isolée par Sournia *et al.* (1992).

Les résultats obtenus par Chemtax en fonction des concentrations de chlorophylle *b* sont alors faussés par la présence de *G. chlorophorum*. Les rapports *chl**a*:*chl**b* calculés dans les stations où ce dinoflagellé a été observé sont relativement constants dès que l'abondance cellulaire dépasse 10 000 cel·L⁻¹ (Figure 49).

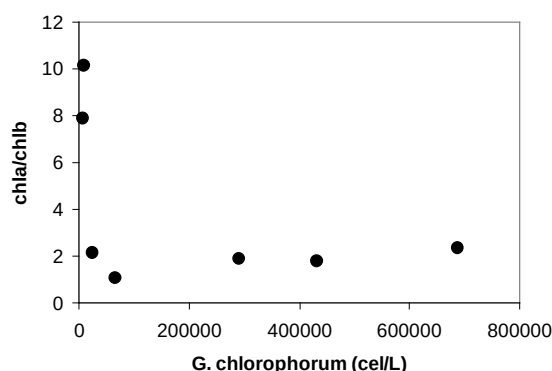


Figure 49 : Rapports pigmentaires *chl**a*:*chl**b* pour les stations où *G. chlorophorum* a été identifié par microscopie optique.

Ces valeurs varient autour de 2, ce qui est cohérent avec la valeur du rapport *chl**a*:*chl**b* égale à 2.2 avancé par Sournia *et al.* (1992). Les concentrations et dominances pigmentaires issues de CHEMTAX ([*chl**a*]_{classe} et %_{classe}) pour les dinoflagellés et algues vertes ont été corrigées. Pour ces stations tous les résultats obtenus pour les algues vertes ont été transférés sur les dinoflagellés. Bien qu'il s'agisse d'une approximation, l'erreur est bien moindre que de considérer ces biomasses comme appartenant aux algues vertes.

5.5.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax. Une description de la distribution spatiale des dominances de dinoflagellés (%_{dinos}) par campagne est faite par station (Figures 50-a à 50-e). Leurs biomasses ([*chl**a*]_{diato}) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone

est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 30.

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	[chl _a] _{dinos}	51 (0 – 178)	127 (2 - 418)	373 (0-2281)	45 (0-301)	50 (0-105)
	% _{dinos}	8% (0%-27%)	8% (0%-20%)	15% (0%-55%)	3% (0%-18%)	6% (0%-14%)
Le	[chl _a] _{dinos}	22 (0 – 100)	64 (0-156)	22 (0-72)	1 (0-2)	33 (0-106)
	% _{dinos}	2% (0%-8%)	6% (0%-19%)	3% (0%-10%)	0% (0%-1%)	5% (0%-16%)
Gi	[chl _a] _{dinos}	62 (0 – 379)	122 (0-243)	1903 (34-5466)	30 (0-236)	19 (0-110)
	% _{dinos}	4% (0%-12%)	6% (0%-14%)	37% (5%-94%)	3% (0%-20%)	3% (0%-20%)
Ge	[chl _a] _{dinos}	23 (0 – 90)	21 (0-88)	136 (0-312)	0 (0-2)	0 (0-0)
	% _{dinos}	1% (0%-4%)	2% (0%-6%)	12% (0%-27%)	0% (0%-0%)	0% (0%-0%)

Tableau 30 : Valeurs moyennes par zone de : a) biomasses de dinoflagellés ([chl_a]_{dino} en ng chl_a·L⁻¹) et b) leur dominance (%_{dino}) pour les eaux de surface des cinq campagnes. Les valeurs en « **gras** » présentent les valeurs moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

Distribution spatiale des dominances de dinoflagellés (%_{dino}) :

La plus forte valeur de dominance, en dehors du bloom de juin 1999, correspond à celle enregistrée en avril 1998 sur la station 25, près de Penmarc'h avec une valeur égale à 27% (Figure 50-a). Les valeurs de dominance sur l'ensemble des campagnes variant entre 5% et 15%. En règle générale, les fortes dominances se trouvent près des côtes et dans les panaches fluviaux (Figures 50-a à e). Les dominances calculées en juin 1999 sur les embouchures de la Gironde et de la Loire, au moment où a lieu le bloom de *G. chlorophorum*, sont respectivement égales à 94% et 55%.

Distribution des dominances moyennes de dinoflagellés par zone :

Mis à part le bloom de juin 1999 où les dominances pigmentaires moyennes atteignent 37% dans l'embouchure de la Gironde et 15% dans celle de la Loire, la plus forte dominance moyenne des zones internes a été moins clairement mise en évidence (Tableau 30). Les valeurs de dominance s'étalent entre 0% dans les zones externes en septembre 1999 et un maximum de 11% pour la Gironde externe en juin 1999. Du fait de la faible extension géographique du bloom, ces dernières valeurs semblent faibles par rapport à celles atteintes par station (%_{dino} = 94% et 55%). La Gironde externe présente les plus faibles valeurs de dominance de l'ensemble de la zone, souvent égales à 0%.

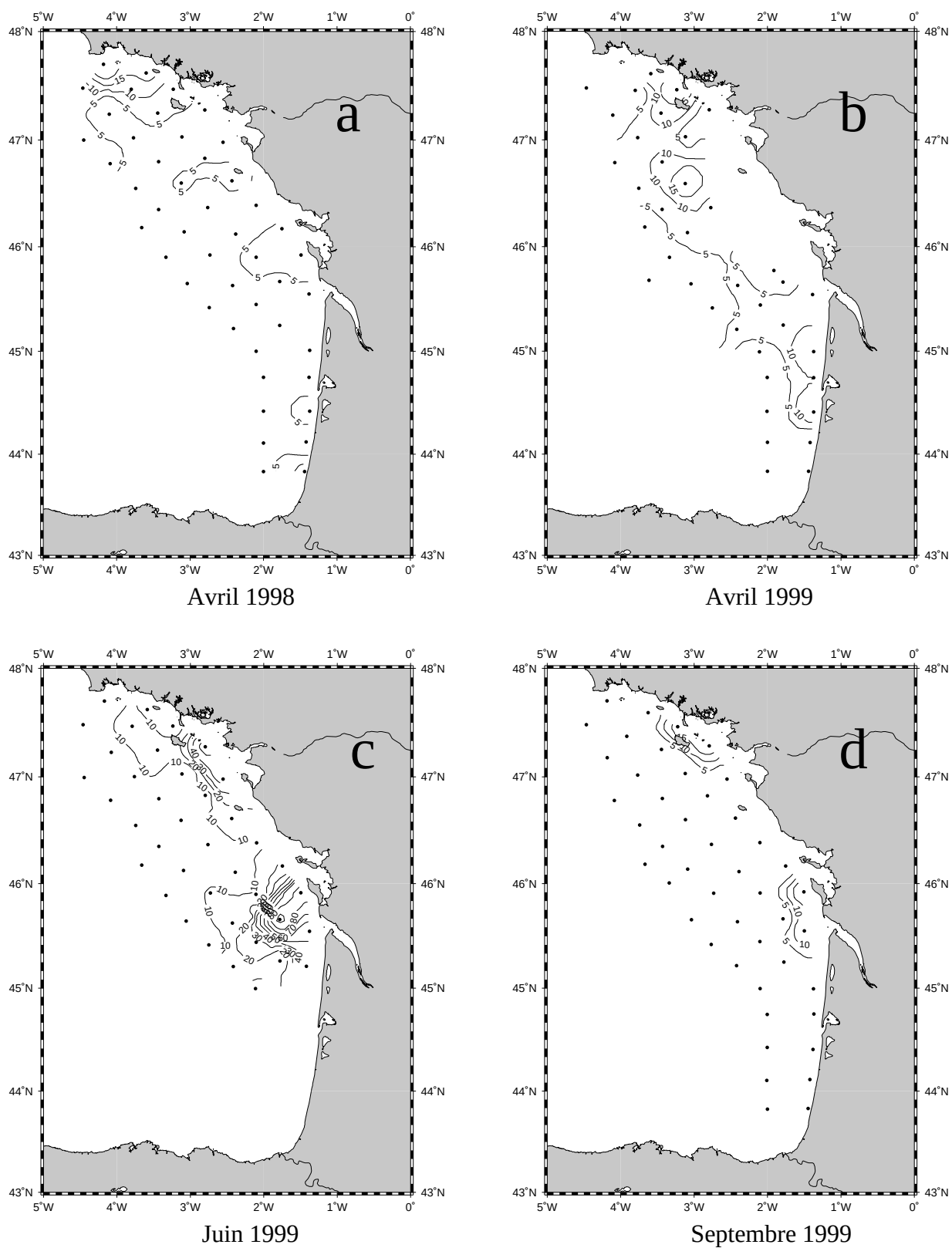


Figure 50 : Distribution de la dominance de dinoflagellés ($\%_{\text{dino}}$) pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999); c) Modycot 99.2 (juin 1999); d) Modycot 99.3 (septembre 1999).

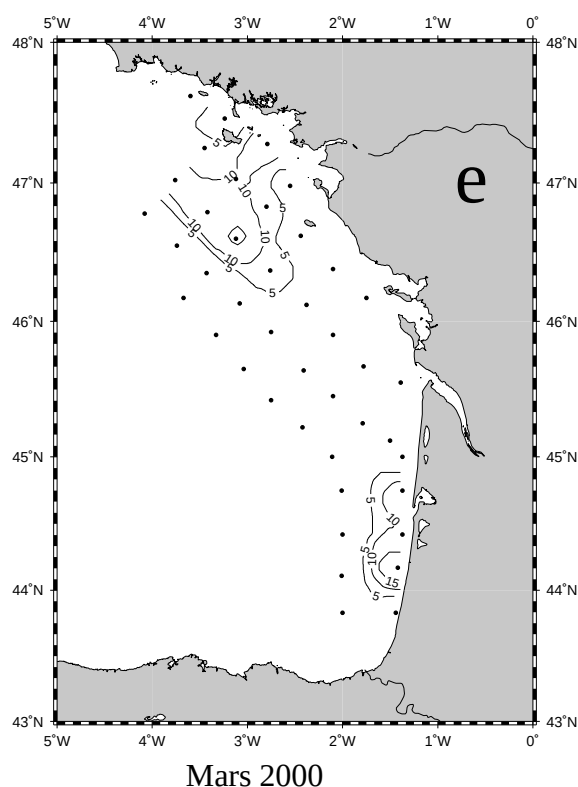


Figure 50-suite : Distribution de la dominance de dinoflagellés (%_{dino}) pour la campagne e) Modycot 2000 (mars 2000) .

5.5.3. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine :

Les résultats obtenus en concentration et dominance de dinoflagellés sur la radiale Loire-Vilaine ont fait l'objet d'un nouveau calcul de CHEMTAX avec des matrices spécifiques. Pour cette raison, il peut y avoir de légères différences entre les résultats de surface de la radiale et ceux issus des calculs pour l'ensemble de la zone. Les écarts les plus significatifs sont à attendre aux endroits où les gradients pigmentaires sont maximums. La dominance de dinoflagellés sur la station 12 en juin 1999 (bloom de *G. chlorophorum*) est égale à 55% avec la matrice générale de surface, tandis que pour la radiale Loire-Vilaine la même station présentait une valeur de 84%.

Les dominances de dinoflagellés obtenues par CHEMTAX en avril 1999, montrent de faibles valeurs sur toute la colonne d'eau, avec un maximum légèrement supérieur à 10% sur le plateau extérieur entre 20m et 30m de profondeur (Figure 51). Les concentrations et

dominances de dinoflagellés sont nulles en dessous de 50 m de profondeur. Les concentrations en surface sont assez régulières sur les stations 13, 14 et 15 avec des valeurs se situant entre 50 et 80 $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$. Les plus fortes concentrations ont été de l'ordre de 200 $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$ en surface à la sortie de la Loire.

En juin 1999, est observé sur la station 12, un maximum de dominance supérieur à 80% en surface (Figure 51). Un fort gradient vertical fait descendre cette valeur jusqu'à 10% à proximité de l'isobathe de 25 m ; ensuite une nouvelle augmentation est perçue près du fond avec des valeurs supérieures à 30%. En deçà, les valeurs de dominance varient entre 0% et 10% maximum. A la station 12, la biomasse maximale est en rapport avec le bloom de *G. chlorophorum* avec des valeurs supérieures à 1600 $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$.

La situation en septembre 1999 montre des dominances de 0% à 5%, sauf à la station 14 au niveau de la pycnocline (à environ 40m), où les valeurs calculées sont proches de 15% (Figure 51). Les biomasses maximales se trouvent au même endroit avec des valeurs de proches de 80 $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$. Des dominances du même ordre de grandeur sont aussi observées en surface et près des côtes.

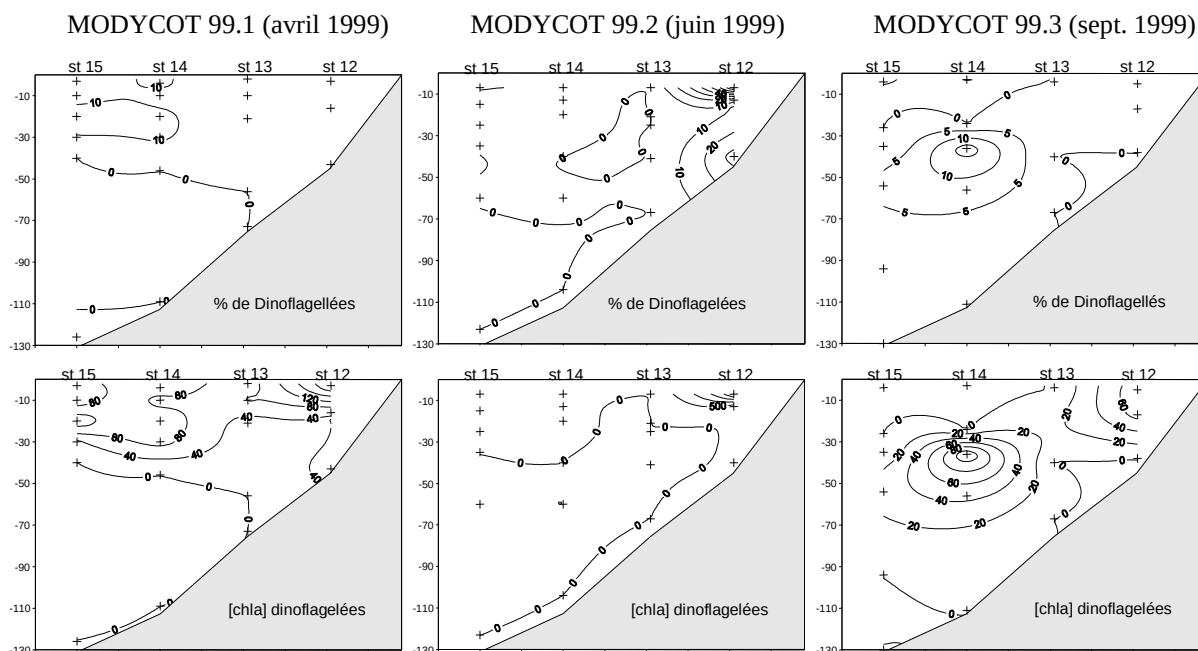


Figure 51 : Biomasse ($[\text{chl}a]_{\text{dino}}$ en $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$) et dominance ($\%_{\text{dino}}$) des dinoflagellés obtenues par CHEMTAX sur la radiale Loire-Vilaine pour les campagnes Modycot 99.1 (avril 1999), Modycot 99.2 (juin 1999) et Modycot 99.3 (septembre 1999).

5.5.4. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques :

Distribution spatiale des abondances cellulaires de dinoflagellés :

Avril 1998 : La distribution de **microdinoflagellés** suit le schéma des concentrations de dinoflagellés totaux calculées par CHEMTAX, avec notamment des abondances supérieures à 20 cellules·mL⁻¹ dans le sud Bretagne et dans le panache de la Gironde (Figure 52-a). Les abondances de **nanodino**flagellés présentent une distribution différente avec des maxima situés dans la zone externe du PCAF (Figure 52-b).

Avril 1999 : La distribution spatiale des **microdinoflagellés** (Figure 52-c) suit de près celle mise en évidence par les pigments (Figure 50-b) avec des maxima autour de Belle Ile et dans le panache de la Gironde (infléchi vers le sud de la zone) avec des abondances supérieures à 20 cellules·mL⁻¹. La distribution des **nanodino**flagellés est moins claire que celle des microdinoflagellés, mais montre une augmentation des abondances sur les mêmes zones.

Juin 1999 : Les plus fortes abondances en **microdinoflagellés** se trouvent concentrées dans les embouchures de la Loire et de la Gironde avec des valeurs supérieures à 200 cellules·mL⁻¹ (Figure 52-e). Celles de **nanodino**flagellés sont essentiellement concentrées dans le panache de la Gironde avec un gradient en diminution vers le nord de 700 vers 100 cellules·L⁻¹ (Figure 52-f). La combinaison de ces deux distributions (micro et nanodino)flagellés) est bien mise en évidence par l'étude pigmentaire menée avec CHEMTAX, avec des maxima dans les embouchures des fleuves (Figure 50-c).

Distribution des abondances cellulaires moyennes de dinoflagellés totaux par zone :

Une très forte augmentation dans l'abondance des dinoflagellés totaux est enregistrée en juin 1999 (Tableau 31) avec des valeurs moyennes atteignant 1903 cel·mL⁻¹ (maxima absolu égale à 5466 cel·mL⁻¹ à l'embouchure de la Gironde). En dehors de la situation de juin 1999 où le bloom de *G. chlorophorum* a eu lieu, les abondances moyennes observées dans les zones de la Loire ne semblent pas différer de celles observées sur la Gironde (Tableau 31). L'évolution des abondances augmente de l'hiver vers l'été, où le développement de ce groupe phytoplanctonique est le plus marqué. Une forte chute des abondances est cependant remarquée vers la fin de l'été, où les nutriments sont épuisés et la stratification des eaux est à son maximum.

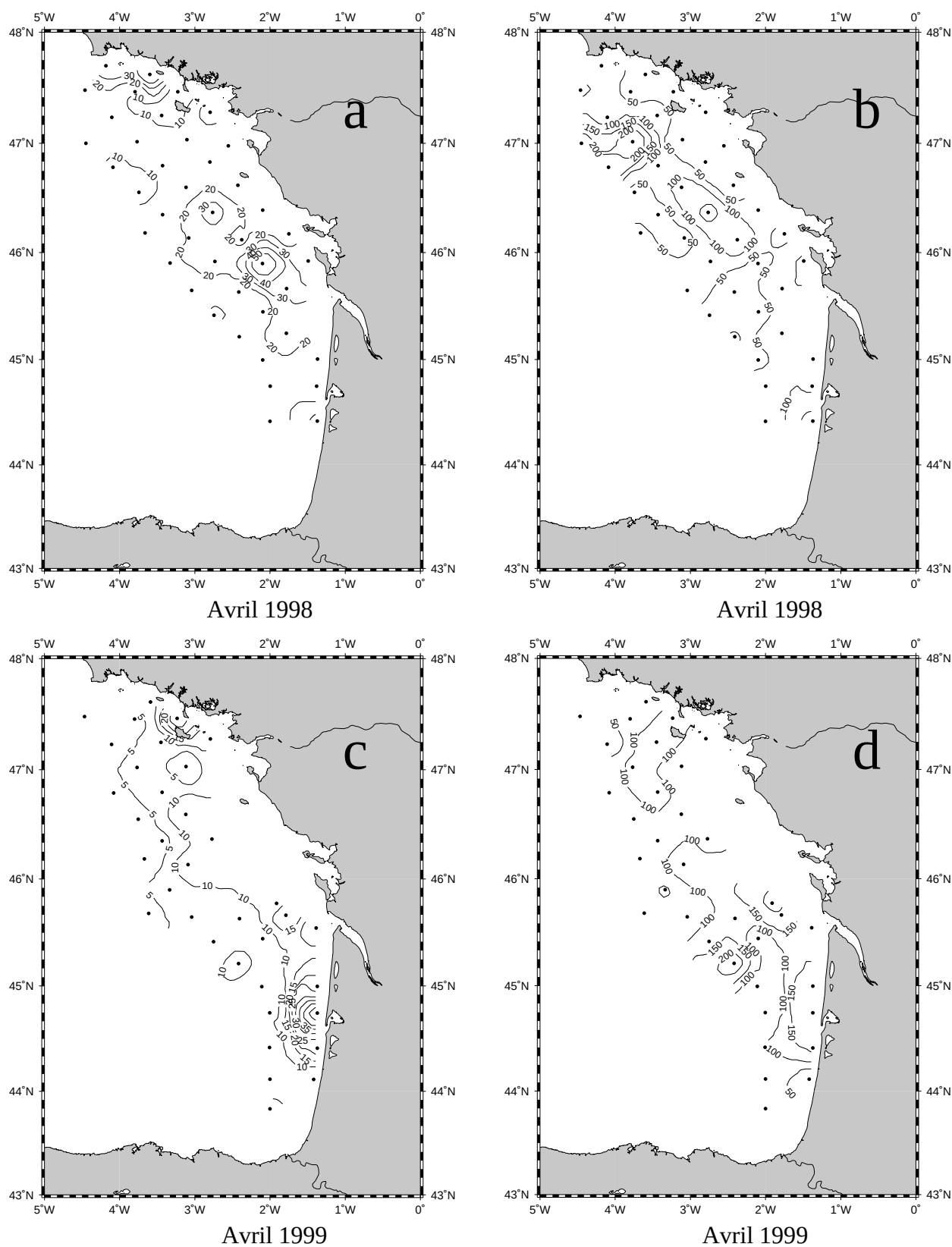


Figure 52 : Abondances en dinoflagellés de surface ($\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$) : a) microdinoflagellés d'avril 1998 ; b) nanodinofoflagellés d'avril 1998 ; c) microdinoflagellés d'avril 1999 ; d) nanodinofoflagellés d'avril 1999.

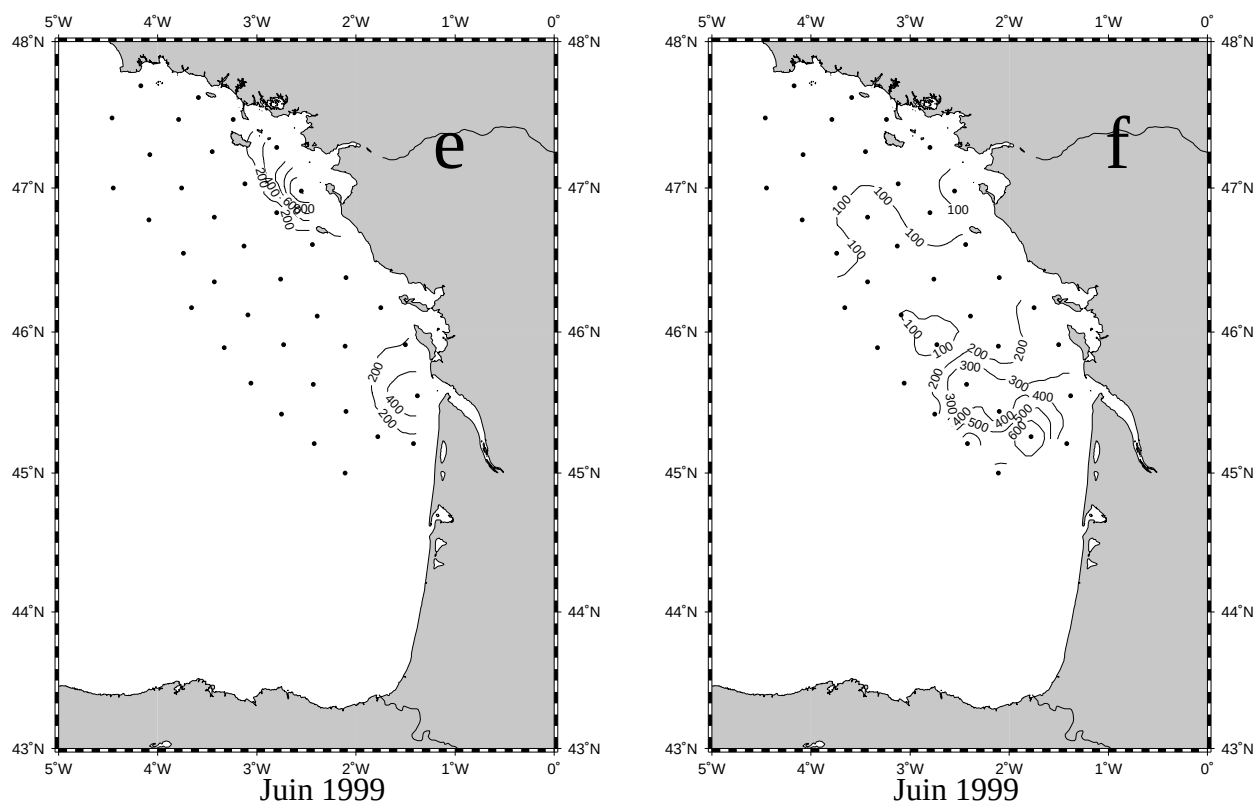


Figure 52-suite : Abondances en dinoflagellés de surface ($\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$) : e) microdinoflagellés de juin 1999 ; f) nanodino-flagellés de juin 1999.

	MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99
Li	73 (31 - 198)	88 (23-147)	261 (47-1400)	120 (78-161) * [n=4]
Le	99 (16-248)	89 (20-155)	123 (44-216)	136 (98-174) * [n=3]
Gi	103 (27-199)	164 (25-244)	453 (165-952)	90 (50-131) * [n=2]
Ge	74 (42-115)	106 (52-241)	383 (88-799)	94 (83-105) * [n=2]

Tableau 31 : Abondances moyennes de **dinoflagellés totaux** (micro- plus nanodino-flagellés) en $\text{cellules}\cdot\text{mL}^{-1}$ par zone et par campagne. Les valeurs entre parenthèses sont les valeurs minimum et maximum respectivement. Les moyennes de la campagne Modycot 99.3 (septembre 1999) n'ont que très peu de valeurs disponibles (n=11).

Cette situation est typique de la rade de Brest et de l'Iroise, avec une succession de grandes diatomées (bloom printanier) suivie d'une augmentation de la biomasse de dinoflagellés et de petites diatomées (Del Amo, 1997).

Les dinoflagellés autotrophes ne sont pas un groupe phytoplanctonique dominant sur le PCAF d'après l'étude pigmentaire réalisée sur la périadinine, mais ils peuvent être ponctuellement concentrés dans une région, et étant donnée leur caractère nuisible (dinoflagellés toxiques), ils peuvent avoir un rôle écologique majeur.

Les résultats issus des comptages présentent une distribution spatiale comparable à celle obtenue par CHEMTAX, mais les fortes abondances de dinoflagellés totaux obtenues par comptages les montrent comme un groupe dominant. Ceci peut être expliqué par les plus fortes abondances de la fraction nanophytoplanctonique qui fait augmenter plus rapidement l'abondance que la biomasse. D'autre part, l'analyse pigmentaire tient seulement compte de la fraction autotrophe, tandis qu'avec le microscope optique sont observés tous les dinoflagellés.

La distribution des dominances entre dinoflagellés et diatomées dans la fraction microphytoplanctonique montre un schéma clair : Les diatomées sont dominantes à la côte et les dinoflagellés au large. Cette situation est la conséquence d'une très faible présence des diatomées au-delà de l'isobathe de 100m plus qu'à une véritable augmentation de la biomasse des dinoflagellés au large.

Le pourcentage du nombre de dinoflagellés de la fraction microphytoplanctonique sur l'ensemble (micro- plus nanodinaoflagellés) est de 21% pour la campagne d'avril 1998 (Modycot 98.3), de 9% en avril 1999 (Modycot 99.1) et de 39% en juin 1999 (Modycot 99.2). Malgré l'augmentation spectaculaire des microdinoflagellés observée en juin 1999, la fraction nanophytoplanctonique reste dominante (Figure 53).

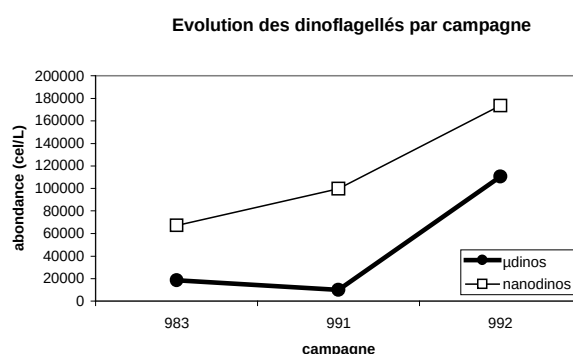


Figure 53 : Evolution des abondances de dinoflagellés comptés par classe de taille.

Genres dominants sur le PCAF :

Pour les trois campagnes où les dinoflagellés ont été dénombrés et identifiés (au moins au niveau du genre), c'est-à-dire, avril 1998, avril 1999 et juin 1999, les genres les plus représentés ont été dans l'ordre d'importance, *Gymnodinium*, *Ceratium*, *Katodinium* et

Scrippsiella. Les genres *Gyrodinium*, *Prorocentrum*, *Dinophysis* et *Alexandrium* ont été souvent observés mais à de plus faibles abondances (Tableau 32).

Genre	Avril 1998	Avril 1999	Juin 1999
<i>Ceratium</i> sp.	Gironde : $> 2.4 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Loire : $> 16 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Loire : $> 45 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$
<i>Gymnodinium</i> sp.	Sud Gironde : $> 14 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ Bord du talus : $> 18 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Landes : $> 32 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Loire : $> 500 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ Gironde : $> 1000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$
<i>Katodinium</i> sp.	SW de Belle Ile : $> 8 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ Gironde : $> 8 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Loire : $> 0.4 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ Landes : $> 1.6 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Gironde : $> 25 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$
<i>Scrippsiella</i> sp.	Loire et sud Bretagne : $> 14 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Landes : $> 4 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ Loire externe : $> 3.5 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$	Loire et sud Bretagne : $> 15 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ Gironde : $> 35 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$

Tableau 32 : Distribution spatiale et abondances maximales des genres de dinoflagellés les plus représentés sur le PCAF en avril 1998, avril 1999 et juin 1999.

A l'intérieur du genre *Ceratium*, *Ceratium furca* a été l'espèce la plus abondante. Comme pour l'ensemble de dinoflagellés, les plus fortes abondances de *Ceratium furca* ont été trouvées en juin 1999. Les plus fortes abondances de dinoflagellés observées sont sans conteste celles du bloom de *Gymnodinium chlorophorum* de juin 1999, où les valeurs ont dépassé $1000 \text{ cel}\cdot\text{mL}^{-1}$.

5.6. Variations saisonnières des prymnésiphytes

5.6.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax. Une description de la distribution spatiale des dominances de prymnésiphytes ($\%_{\text{prym}}$) par campagne est faite (Figures 54-a à 54-e). Leurs biomasses ($[\text{chl}a]_{\text{prym}}$) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 33.

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	$[\text{chl}a]_{\text{prym}}$	41 (0 – 148)	165 (0-429)	182 (64-641)	106 (6-218)	22 (0-65)
	$\%_{\text{prym}}$	8% (0%-28%)	19% (0%-45%)	23% (3%-67%)	24% (3%-42%)	3% (0%-8%)
Le	$[\text{chl}a]_{\text{prym}}$	257 (56 – 687)	432 (105-940)	348 (138-572)	58 (36-97)	30 (1-62)
	$\%_{\text{prym}}$	27% (13%-53%)	45% (13%-69%)	58% (46%-72%)	35% (20%-47%)	7% (0%-12%)
Gi	$[\text{chl}a]_{\text{prym}}$	249 (27 – 839)	700 (0-3105)	491 (165-1012)	125 (50-297)	19 (0-46)
	$\%_{\text{prym}}$	17% (4%-35%)	23% (0%-51%)	19% (5%-41%)	26% (14%-50%)	4% (0%-11%)
Ge	$[\text{chl}a]_{\text{prym}}$	306 (135 – 545)	272 (94-606)	490 (209-732)	92 (33-148)	37 (0-67)
	$\%_{\text{prym}}$	26% (9%-43%)	38% (23%-52%)	57% (49%-65%)	32% (11%-51%)	9% (0%-14%)

Tableau 33 : Valeurs moyennes par zone de : a) biomasses de prymnésiphytes ($[\text{chl}a]_{\text{prym}}$ en $\text{ng chl}a \cdot \text{L}^{-1}$) et b) leur dominance ($\%_{\text{prym}}$) pour les eaux de surface des cinq campagnes. Les valeurs en « **gras** » présentent les valeurs moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

Distribution spatiale des dominances de prymnésiphytes ($\%_{\text{prym}}$) :

De l'analyse de dominances des prymnésiphytes, nous remarquons que leur pourcentage augmente dans le sens côte-large sur l'ensemble des campagnes (Figures 54-a à 54-e), même pour la situation de septembre 1999, où les plus fortes biomasses sont près des côtes. (Figure 54-d). En avril 1999 et juin 1999 la moitié externe du PCAF présente des dominances supérieures à 40% (Figures 54-b et c). En avril 1998 et septembre 1999 ces valeurs sont réduites en moyenne de 10%, tandis qu'en mars 2000 sont calculés les plus faibles pourcentages avec des valeurs proches se situant de 5% et 15% (Figure 54-e).

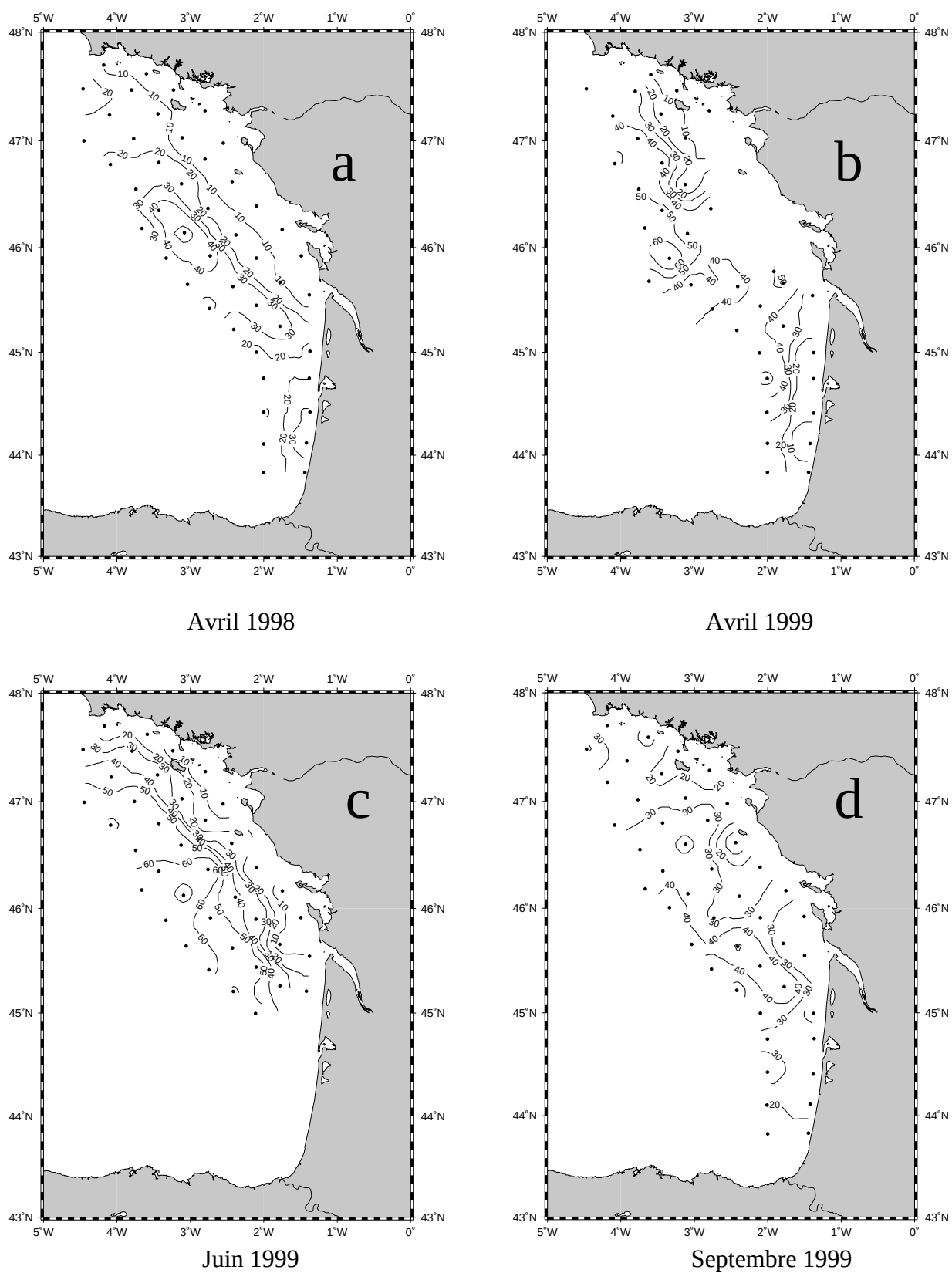


Figure 54 : Distribution de dominances de prymnésiphyées (%_{prym}) pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999); c) Modycot 99.2 (juin 1999) et d) Modycot 99.3 (septembre 1999).

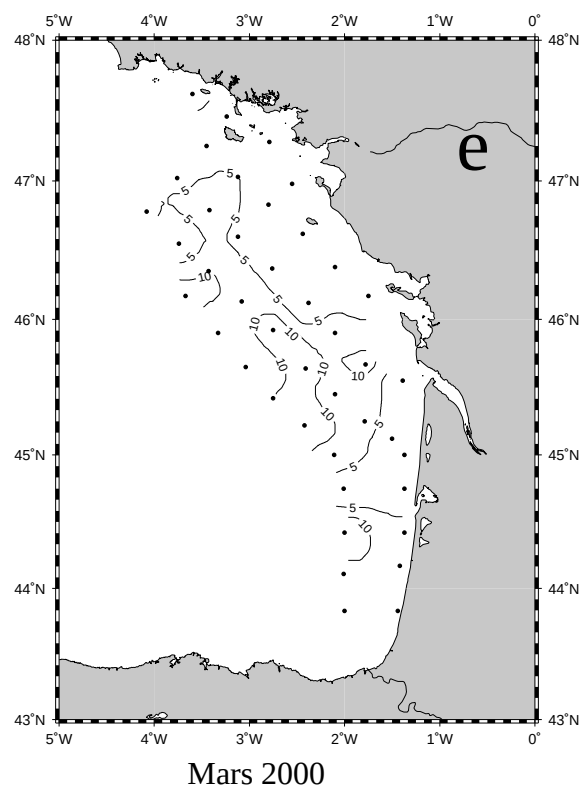


Figure 54-suite : Distribution de dominances de prymnésiphytes ($\%_{\text{prym}}$) pour la campagne e) Modycot 2000 (mars 2000).

Distribution de dominances moyennes de prymnésiphytes par zone :

Pour l'ensemble de campagnes, les prymnésiphytes sont plus dominantes sur les zones externes. Les dominances moyennes calculées par CHEMTAX montrent très peu de variabilité entre les valeurs de la Loire et de la Gironde (Tableau 33). Au printemps et en été, elles représentent de 10% à 25% de la biomasse phytoplanctonique des zones internes et de 30% à 60% des zones externes. Les zones internes présentent une plus faible variabilité saisonnière que les zones externes. Une augmentation de leur dominance est observée de l'hiver vers l'été, mais celle-ci diminue vers la fin de l'été au moment où la stratification de la colonne d'eau est à son maximum.

5.6.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine :

Sur les trois campagnes étudiées (avril, juin et septembre 2000), les plus fortes biomasses se trouvent sur la zone externe de la Loire (Figure 55). En avril 1999, les plus

fortes concentrations de prymnésiphytes se situent au large, avec des valeurs égales à $550 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$. Les dominances présentent un gradient « côte-large » en surface avec des valeurs variant de 10% et 60%. Ce même gradient est aussi observé entre la surface et 50m de profondeur.

En juin 1999, les biomasses sont du même ordre que celles observées en avril 1999, avec les plus fortes valeurs situées au large et en surface. La distribution des dominances des prymnésiphytes en juin 1999 est sensiblement similaire à celle d'avril 1999, avec un gradient vertical atteignant le fond et des valeurs plus faibles au large (Figure 55).

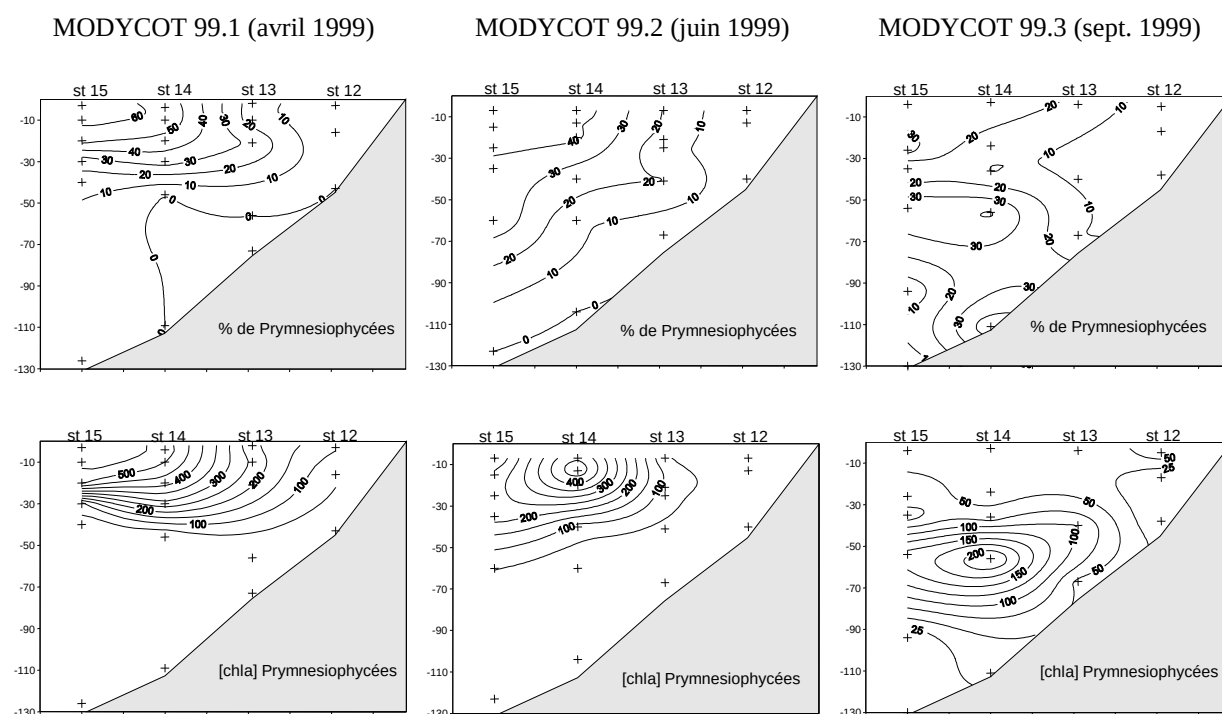


Figure 55 : Dominances ($\%_{\text{prym}}$) et biomasses ($[\text{chl}a]_{\text{prym}}$ en $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$) des prymnésiphytes obtenues par CHEMTAX sur la radiale Loire-Vilaine pour les campagnes Modycot 99.1 (avril 1999), Modycot 99.2 (juin 1999) et Modycot 99.3 (septembre 1999).

En septembre 1999, les biomasses et pourcentages maximums se situent sur les deux stations plus externes (stations 14 et 15), avec des valeurs proches de $200 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$ et supérieures à 30% jusqu'à des profondeurs comprises entre 50m et 70m (Figure 55). Ces maxima semblent avoir un rapport avec la masse d'eau océanique, délimitée par les températures inférieures à 13°C et les salinités supérieures à 35.5 (Figure 22).

5.6.3. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques :

Les seuls comptages des prymnésiphytes effectués au microscope optique sont ceux qui ont permis de quantifier le bloom printanier du coccolithophoridé *Emiliania huxleyi* sur le bord extérieur du PCAF en avril 1998 (chapitre 6.6.4). Nous ne disposons pas de davantage de données permettant d'effectuer des découpages statistiques par secteur ou d'envisager une représentation de leur distribution saisonnière en termes d'abondances cellulaires.

Sur la base des comptages et de l'analyse pigmentaire effectuée en avril 1998, nous avons calculé le contenu cellulaire en 19'hexanoyloxyfucoxanthine d'*Emiliania huxleyi*. La régression linéaire obtenue entre les concentrations de ce pigment et les abondances cellulaires d'*Emiliania huxleyi* est :

$$[19HF] \text{ (ng} \cdot \text{L}^{-1}) = 105 + 0.14 \cdot \text{N}^{\circ} \text{ cell. } E. \text{ huxleyi (cell} \cdot \text{mL}^{-1}) \quad (17)$$

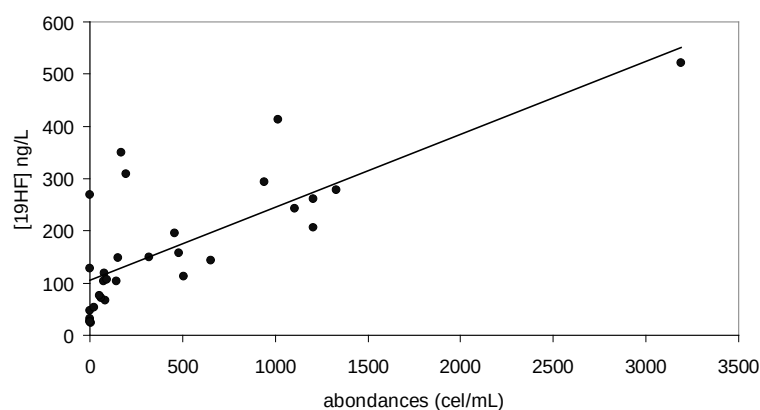


Figure 56 : Régression linéaire entre les abondances d'*Emiliania huxleyi* obtenues par microscopie optique ($\text{cel} \cdot \text{mL}^{-1}$) et les concentrations en 19'hexanoyloxyfucoxanthine obtenues par HPLC ($\text{ng} \cdot \text{L}^{-1}$) sur la campagne Modycot 98.3 (avril 1998).

Où R^2 est égale à 0.58 et n égale à 30 (Figure 56). Considérant que l'ordonnée à l'origine est la fraction de 19'hexanoyloxyfucoxanthine qui pourrait être attribuée à d'autres espèces de prymnésiphytes, nous obtenons une quantité unitaire de 0.14 pg de 19'hexanoyloxyfucoxanthine par cellule d'*E. huxleyi*. Jeffrey et Wright (1997) trouvent environ 0.29 pg de 19'hexanoyloxyfucoxanthine par cellule avec la souche CS-57. En forçant l'ordonnée à l'origine, nous considérons que toute la 19'hexanoyloxyfucoxanthine est due à la présence d'*E. huxleyi*. Le résultat ainsi obtenu est égale à 0.27 pg de 19'hexanoyloxyfucoxanthine par cellule. La difficulté à estimer les plus faibles quantités de cellules par comptages pourrait expliquer les fortes concentrations de 19'hexanoyloxyfucoxanthine près de l'axe des abscisses.

La distribution horizontale de prymnésiphytes montre un schéma inverse de celui des diatomées. Ces dernières présentent un gradient décroissant côte-large, tandis que les prymnésiphytes préfèrent les eaux plus oligotrophes du large. Leur petite taille et une meilleure utilisation des faibles concentrations en nutriments les rendent très compétitives dans les eaux oligotrophes (Le $K_{SP_{O_4}}$ chez *E.huxleyi* est d'un ordre de grandeur inférieur aux autres flagellés et presque de deux ordres de grandeur inférieur aux diatomées [Tyrrell et Taylor, 1996]).

5.6.4. Prymnésiophytes et images satellitaires :

Les images satellitaires nous renseignent sur l'occurrence des blooms de coccolithophoridés pendant leur phase dissipative (perte des coccolithes par les cellules), mais des fortes abondances peuvent avoir lieu sans la présence de taches blanches. Sur le bord du talus et préférentiellement au nord du 48^{ème} parallèle, il est possible d'apercevoir tous les ans des blooms de coccolithophoridés. En juin 1999, une faible tache blanche pouvant être interprétée comme l'un de ces blooms a été aperçue par la caméra SeaWiFS en image composite RGB (Figure 57-a), mais avec une moindre intensité et une durée de vie plus courte que celle observée en avril 1998 (Figure 57-b). Cette dernière a fait l'objet d'une étude qui a conduit à la publication scientifique suivante.

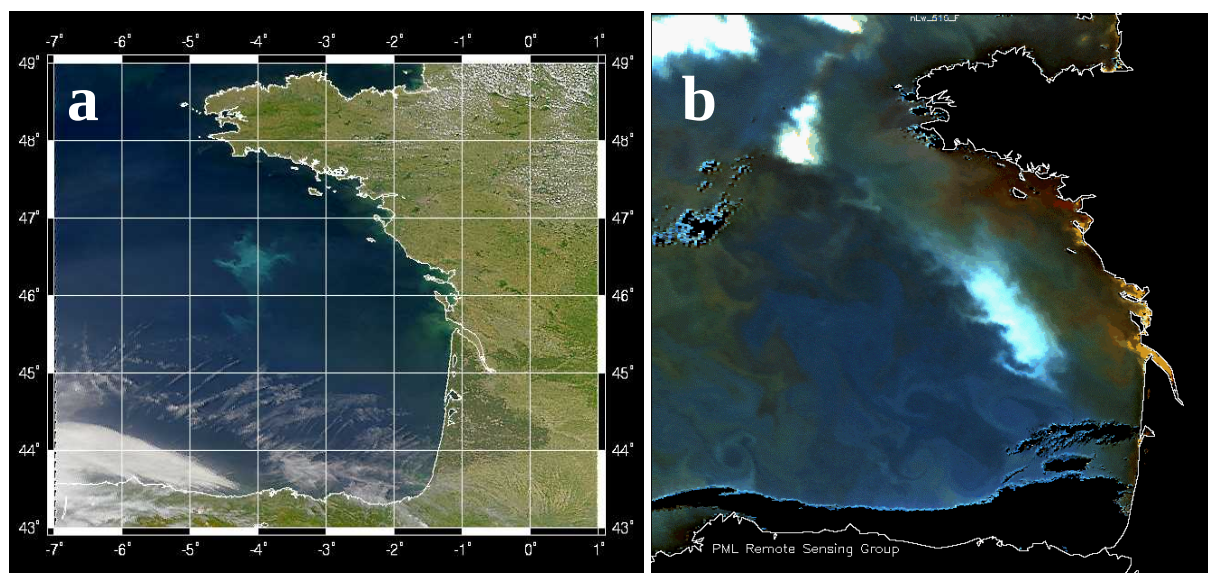


Figure 57 : Images composites SeaWiFS en vraies couleurs (RGB) : a) Image du 26 mai 1999, où la tache blanche au large de Belle-Ile pourrait mettre en évidence un faible bloom de coccolithophoridés, b). image du 19 mai 1998 avec plusieurs blooms de coccolithophoridés sur le plateau continental

Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998.

Lampert L.^{(a)(b)*}, Quéguiner B.^(c), Labasque T.^(a), Pichon A.^(a), Lebreton N.^(d)

(a) Centre Militaire d'Océanographie, EPSHOM, Brest, France.

(b) Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM), Technopôle BREST-IROISE, Place Nicolas Copernic - 29280 Plouzané, France.

(c) Centre Océanologique de Marseille/FR CNRS 6106, Université de la Méditerranée, Parc Scientifique et Technologique de Luminy, Case 901, F-13288 Marseille cedex 09, France.

(d) Biotop, Penfeld braz - 29820 Bohars, France.

* Corresponding author. EPSHOM/CMO/CM - BP.426 - 29275 Brest Cedex, France

fax: (33) 298 221 864; e-mail address: lampert@shom.fr

Abstract

A coccolithophorid bloom dominated by *Emiliana huxleyi* was detected by SeaWiFS images on the French continental shelf break in April 1998. Concentrations of up to $3.2 \cdot 10^6$ coccospheres $\cdot L^{-1}$ and up to $8.6 \cdot 10^7$ coccoliths $\cdot L^{-1}$ were measured by microscope countings of samples taken during the first days of the bloom. Moderate chlorophyll *a* concentrations (range: $0.8\text{--}1.1 \mu g \cdot L^{-1}$) characterized the study area. Chlorophyll and carotenoid pigments, analyzed by High Performance Liquid Chromatography (HPLC), confirmed the dominance of Prymnesiophytes in the bloom area. The bloom was not monospecific and diatoms mainly belonging to the genus *Rhizosolenia* as well as silicoflagellates were observed in the phytoplankton. Outside of the bloom area, the phytoplankton was dominated by "green algae" and cryptophytes. Diatoms were a dominant group of the Vilaine plume community and dinoflagellates were dominant in the southern part of the study area. The development of the dissipative phase of coccolithophorid bloom and its persistence for at least four weeks is explained by the conjunction of water mass preconditioning by river inputs on the continental

shelf, increasing PAR during spring, and internal wave formation at the shelf break during spring tides. Partial dissolution of coccoliths and lack of horizontal displacement of the bloom during four weeks are interpreted in terms of rapid settling of coccoliths due to packaging by grazers as well as ongoing production maintained by nutrient injection via the action of internal waves.

Keywords : algal blooms, *Emiliania huxleyi*, coccoliths, hydrodynamics, chemotaxonomy, HPLC, Prymnesiophytes, remote sensing, riverine inputs, France, Bay of Biscay, 44°-48°N and 001°-005°W.

Introduction

Coccolithophorids are nanoplanktonic algae belonging to Prymnesiophyceae. *Emiliania huxleyi* is the most representative and cosmopolitan species, capable of generating vast blooms in all oceans, including the polar oceans (Winter *et al.*, 1999); such blooms have been clearly identified following the developments of electron microscopy in the 1950's (Braarud *et al.*, 1952). At the global scale, blooms (*i.e.* cell concentration $> 10^6$ cells·L⁻¹) cover $1.4 \cdot 10^6$ km² surface area each year, with temperate regions accounting for 71% of the total; in North Atlantic waters blooms can cover areas $> 10^5$ km² (Brown and Yoder 1994). The recent bloom of *E. huxleyi* in the eastern Bearing Sea shelf occurred over an area more than $2 \cdot 10^5$ km² and was observed from early July until November 1997 (Sukhanova and Flint, 1998).

Blooms have significant environmental impacts, via increased water albedo (reflectance), dimethyl-sulphide (DMS) production, large fluxes of calcium carbonate out of the surface waters and changes in the oceanic uptake of CO₂ (Westbroek *et al.*, 1993). *E. huxleyi* cells achieve the process of calcification with release of CO₂ according to the reaction: $2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$, acting as a source of CO₂ rather than a sink (Tyrrell and Taylor, 1995).

Bloom dynamics have been related to the physical structure of the surface water because *E. huxleyi* blooms most often occur during stratification in the North Atlantic Ocean (Nanninga and Tyrrell, 1996). Lack of photoinhibition at light intensities up to $1,500 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ may contribute to the dominance of *E. huxleyi* in surface waters in shallow mixed layers (Nanninga and Tyrrell, 1996). The close relationship between blooms and stratification then

seems an essential, but not sufficient, requirement to bloom formation (Nanninga and Tyrrell, 1996).

Townsend *et al.* (1994) have coined the term “Mature Waters” for water masses with histories resulting in depletion or alterations in macro- and micro-nutrient levels which could provide the right sets of conditions to facilitate the formation of *E. huxleyi* blooms. In general, the latter follow those of diatoms in waters that have been recently depleted in inorganic nutrients and are becoming more stable in terms of vertical mixing. Salinity does not seem to be a critical factor *per se*, except in association with nutrient distributions (Holligan *et al.*, 1993-a). Low orthosilicic acid levels have been suggested as a possible explanation for the biogeographical distribution of *E. huxleyi* (Brown and Yoder, 1994). The mesocosm studies in Norwegian fjords have shown that diatoms always bloom (usually to the exclusion of everything else) when orthosilicic acid is present at concentrations of $\geq 2 \mu\text{M}$, but diatoms are less likely to bloom at concentrations lower than $2 \mu\text{M}$ (Egge and Aksnes, 1992). In the North Atlantic the spring shift from diatoms to prymnesiophytes observed during NABE/JGOFS experiment (Sieracki *et al.*, 1993) was also attributed to the depletion of orthosilicic acid (Lochte *et al.*, 1993).

Other hypotheses have also been considered including seeding effects related to water mass advection (Townsend *et al.*, 1994), advantage at low nitrate and ammonia concentrations (Eppley *et al.*, 1969), or tolerance to low iron concentrations (Brand, 1991). *E. huxleyi* is also known to have a requirement for thiamine (vitamin B1), which is not present in water in the absence of biological activity. Grazing can also act as a regulating factor of *E. huxleyi* biomass. The microzooplankton is capable of responding rapidly to changes in phytoplankton biomass and may control the biomass of small algae (Thingstad and Sakshaug, 1990; Riegman *et al.*, 1993). For an oceanic bloom, it was reported that microzooplankton removed approximately 44% of the *E. huxleyi* stock per day (Holligan *et al.*, 1993-b).

E. huxleyi blooms can be identified by satellite imagery due the strong reflectance signal produced by the light-scattering coccoliths (Holligan and Groom, 1986). Coccoliths surround the cells and few of them detach during the first phase of the bloom; detachment increases during the mature and dissipative phase of the bloom (Westbroek *et al.*, 1993) characterized by moderate chlorophyll *a* levels in nutrient-depleted waters (Holligan *et al.*, 1993-a). Satellite imagery has revealed that *E. huxleyi* blooms occur between May and August in the North Atlantic with the greatest frequency in June and July. Blooms in the Atlantic basin have been documented using LANDSAT, Coastal Zone Color Scanner (CZCS), the

visible-band of the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) and Sea viewing Wide Field of view Sensor (SeaWiFS) (Le Fèvre *et al.*, 1983; Holligan *et al.*, 1993-b; Garcia-Soto *et al.*, 1995; Holligan *et al.*, 1983; Townsend *et al.*, 1994; Sukhanova and Flint, 1998), but by contrast with this abundant satellite data, information remains at a low level with regards to sea-truth data.

During the Bio-Modycot 98 cruise, in the area of the continental shelf of the Bay of Biscay, we observed high concentrations of *E. huxleyi* in the vicinity of the continental slope. The aims of this paper are 1) to document the spatial variability of phytoplankton biomass, abundance, and composition, in the study area at the beginning of spring, and 2) to derive the possible controlling factors affecting *E. huxleyi* development, with special emphasis on the physical processes in the water masses. We have followed a multi-parametrical approach by using improved methods of pigment analysis (HPLC, High Performance Liquid Chromatography) and satellite imagery (SeaWiFS), as well as a more classical approach involving phytoplankton examination by direct microscopy.

Materials and Methods

Sampling was performed during the Bio-Modycot 98 cruise (*Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM)* and *IFREMER* joint project) on board of the *BH2 Laprouse* research vessel (*SHOM*). A network of 47 stations was sampled between 22 April and 27 April 1998. Vertical profiles of temperature, conductivity and depth (CTD Sea Bird 911+) were recorded at every station (Lebreton and Wolff, 1998). Three transect sections have been analyzed in detail to define the physical properties (Figure 1).

To characterize the degree of water column stability, a stratification index was computed (Bustillos-Guzman *et al.*, 1995) as the difference of density from surface to bottom, calculated for each 5 m layer (m^{-1}), using the following equation:

$$SI = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{\Delta\sigma_t}{\Delta z}}{n}, \quad \text{with } i = \text{number of layers of 5 m in the water column.} \quad (1)$$

For phytoplankton observations and pigment analysis 5 L water samples were taken at 5 m depth. Phytoplankton samples were taken at every station whereas pigment analysis was restricted to low turbidity oceanic stations (see Figure 1).

Samples for phytoplankton identification and counting were drawn in glass bottles. At each station, 100 mL seawater were preserved by adding 250 μ L of Lugol's iodine and 300 mL were preserved by adding 6 mL of cacodylate-buffered glutaraldehyde. Microphytoplankton ($> 20 \mu\text{m}$) and nanophytoplankton ($2\text{-}20 \mu\text{m}$) were counted within 6 months by the Utermöhl (1931) method using a Nikon inverted phase-contrast microscope. For coccolithophorid identification, glutaraldehyde-preserved samples were filtered onto $0.8 \mu\text{m}$ polycarbonate membranes which were then dehydrated by standing in an ethanol series and were dried using a critical point apparatus. The membranes were then affixed to stubs, coated with a 20 nm gold, and then observed by scanning electron microscopy (SEM) using a HITACHI S-3200 N.

For pigment analysis, 1 L seawater samples were pre-filtered through $200 \mu\text{m}$ mesh nylon gauze and then filtered onto 25mm GF/F fibre filters under low-pressure vacuum (< 0.5 bar, following Del Amo *et al.*, 1997) for further HPLC analysis. Filters were stored immediately at -20°C on board for the duration of the cruise and were kept in the laboratory for a maximum of 7 months at -80°C . Pigments were extracted and analysed by the reverse-phase HPLC method slightly modified from Wright *et al.* (1991). The frozen GF/F filters were ground and sonicated into 3 mL of acetone-water (90/10, v/v). For each sample, 500 μ L of acetone-water extract were mixed with 165 μ L IP solution (tetrabutylammonium acetate buffered to the ammonium acetate) and 35 μ L of trans-canthaxanthin (internal standard) and 100 μ L were injected automatically by a refrigerated (4°C) automatic sampler Thermo AS3000 in a ODS2 C18 column ($150 \text{ mm} \times 4.6 \text{ mm}$, with $3 \mu\text{m}$ silica particles). The Thermo UV3000 detector scanned the range spectrum between 400 and 700 nm, and the effective detection is performed at 440 nm. The constametric pump used was a LDC Analytical Constametric 4100 with a flow rate of $1 \text{ mL} \cdot \text{mn}^{-1}$.

Meteorological data (wind speed, irradiance) were obtained from the AVISO database (*Météo France*) on a 0.5° latitude $\times$ 0.5° longitude grid. The daily wind speed (knots) is the 10 mn averaged speed at 46.5°N and 3°W , at 06h00 UTC. Irradiance ($\text{Ein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) is the daily integrated value in the visible spectrum at the sea surface. Three surface GPS (Global Positioning System) buoys were deployed at stations 7, 8 and 9 to monitor surface water mass motion (position recording time-step: 1 h). River flow data were obtained from the *Service Hydrologique Centralisateur* (Nantes, France). Usual values of the tide coefficient were obtained from the *SHOM*: they represent the geographically-normalized tidal amplitude and range between 20 (neap tide minimum) and 120 (spring tide maximum),

The SeaWiFS pictures were obtained from the RSDAS research group (NERC, Plymouth Laboratory); we used the composite colours RGB (stretched colour composite composed of the 555, 510 and 443 nm wavebands) in parallel with the chlorophyll *a* product (in-water chlorophyll *a* concentration calculated using the SeaBAM algorithm, McClain, 1997). These processes are show in: <http://www.npm.ac.uk/rsdas/doc/description.html>.

We used the MICOM numerical model (code shallow water isopycnal) (Pichon, 1996) to simulate internal wave amplitudes in the vicinity of the continental slope (Maze, 1987; Langlois et al, 1990) in April 1998. The 3-D multi-layer model run over 10 layers with semidiurnal (M_2) tidal forcing without thermodynamical coupling. The density profile at station 47, located at the shelf break, was used as initial reference (Figure 17-b).

Results

Physical environment

The meteorological time series for March and April shows an inverse evolution trend between irradiance and wind speed (Figure 2). The greatest distance between maximum irradiance and minimum wind speed is maximum on 20/03/98 and 24/04/98.

During the study period two maxima in river flow are observed (Figure 3). In January 1998 heavy rainfalls have resulted in increasing river flows of both Loire and Gironde ($Q > 2,500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). At the end of the study period a similar maximum is observed in early May ($Q \approx 3,000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). In between both periods, Loire and Gironde river flows remained quite high (between 500 and $1,000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) during February and March. River flows in 1998 fall within the average range observed in the last decade (Lazure and Jégou, 1998). In the study area, the northward geostrophic spreading of river plumes is known to favour the offshore advection of coastal waters as far as the continental slope during the spring transition (Lazure and Jégou, 1998 et Hermida *et al.*, 1998).

At the end of April 1998, the main river plumes extend all over the continental shelf as shown by the surface salinity distribution (Figure 4-a). The surface seawater exhibits a strong vertical haline stratification characteristic of the spring situation in that area. The Gironde plume is restricted to the coastal zone at the mouth of the estuary (Figure 5-c) and the Loire and Vilaine plumes influence, spread towards the entire shelf section from south to north (Figures 5-a, 5-b). The surface temperature distribution is characterized by a north-south gradient all over the study area reflecting the starting of spring warming (Figure 4-b). In front

of the Gironde estuary, the seasonal thermocline is starting to develop offshore even though the temperature gradient still remains low ($< 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ between surface and 40 m) (Figure 6-c); in the coastal area the influence of river plumes also results in a thermal stratification superimposed on the haline stratification (Figure 6) and this influence is also the most important on the northern boundary of the study area (Figure 6-a). The density structure is close to the distribution of salinity which demonstrates the major role of freshwater inputs in determining the spring physical structure all over the study area (Figure 7); however the offshore thermal stratification slightly influences the density structure, especially in front of the Gironde estuary (Figure 7-c).

During the study period, the trajectories of the GPS buoys give information on the speed and direction of wind-induced surface currents. The buoys travelled between 30 to 50 nautical miles at an average speed of $1.7\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ in a south-western residual direction (Figure 8).

Phytoplankton distribution

Microphytoplankton and nanophytoplankton populations show different distribution patterns all over the study area (Figure 9).

Microphytoplankton concentrations are fairly uniform in surface waters (range: $7\cdot 10^3$ - $3\cdot 10^4\text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$) over the main part of the study area; however higher concentrations (up to $3\cdot 10^5\text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$) are observed in the northern part, in front of the Vilaine estuary (Figure 9-a). Diatoms dominate the microphytoplankton in that area of high cell numbers, accounting for 89-93 % of total cell number. Due to the relatively high and sustained river flow of Vilaine and the general surface water wind-induced circulation, the high microphytoplankton cell number might well originate from the coastal Bay of Vilaine and be advected offshore; Chapelle *et al.* (1994) indicate that wind-induced circulation appears to be the major process for water renewal in that coastal ecosystem. The diatom distribution in surface waters (Figure 9-b) also shows the occurrence offshore of two maxima close to each other at stations 7 and 46 ($3.5\cdot 10^4$ and $6\cdot 10^4\text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$ respectively). The dominant diatom species are shown on Figure 10; *Cerataulina pelagica* dominates the diatom population in the northern area influenced by the plumes of Loire and Vilaine (Figure 10-a); *Leptocylindrus* spp. dominates a transition area in the centre of the study area (Figure 10-b); *Rhizosolenia* spp. (mainly *Rh. delicatula*) appears as typical of a diatom community located offshore in front of the Gironde estuary (Figure 10-c); *Skeletonema costatum* dominates the inshore waters between the mouth of Gironde and Loire estuaries (Figure 10-d). In the southern part of the study area, the

contribution of diatoms is very low and this group represents only a few percent (< 10 %) of the microphytoplankton cell number, south of the mouth of the Gironde estuary; the microphytoplankton is mainly composed of a mixed dinoflagellate population characterized by high numbers of *Gymnodinium* spp.

Nanophytoplankton shows a distribution pattern parallel to the continental slope (Figure 9-c). Maximum concentrations are located in offshore surface waters (values up to $2.6 \cdot 10^6 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$) in a band extending between the estuaries of Loire and Gironde. Optical microscopic observations reveals the existence of the greatest concentrations of coccolithophorids and nanophytoplankton in the same area, as shown on Figure 9-d; in the area of high nanophytoplankton cell number, coccolithophorid concentrations (counted on glutaraldehyde preserved samples) reached up to $3.2 \cdot 10^6 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$ and $8.6 \cdot 10^7$ free coccoliths $\cdot \text{L}^{-1}$ at station 6. In the stations located in the band of maximal nanophytoplankton concentration (1, 6, 8, 40, 42, 43, and 47), coccolithophorid cell numbers are characteristic of bloom populations, i.e. $> 1 \cdot 10^6 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$, according to Tyrrell and Taylor (1996). To the north, the coccolithophorid patch extends to stations 9, 14, and 15, but with lower values ($\leq 5 \cdot 10^5 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$). On the north-western boundary of the study area, a single maximum of nanophytoplankton ($2.9 \cdot 10^6 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$) is observed at station 23, not related to coccolithophorid distribution. SEM observations (Figure 11) enable identification of the coccolithophorids as *Emiliana huxleyi*.

Coccolith shape and element number per coccolith ranging from 32 to 38 (Figure 11-a and f) are characteristics of *E. huxleyi* type A (Van Emburg, 1989; Van Bleijswijk *et al.*, 1991). An important observation concerns the state of preservation of coccospheres: some are intact and show well-preserved coccoliths, but we observed a gradation towards coccospheres showing apparently dissolved coccoliths (Figure 11-a to -d). In some occasions we also see empty coccospheres (Figure 11-e) surrounded by intact coccoliths, suggesting the escape of protoplasts from the coccolith envelope, a life cycle stage preceding cell division (Braarud, 1963; Paasche, 1964). It is noteworthy that the *E. huxleyi* bloom is not monospecific but rather occurs in the offshore area already characterized by the mixed population of *Rhizosolenia* spp. (see above) where we also observe the highest chrysophyte (silicoflagellates) cell numbers (range: $2 \cdot 10^2$ - $1.2 \cdot 10^3 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$). In the same area, colonies of *Phaeocystis pouchetii* are also present.

Pigment distribution

In the restricted area where HPLC samples were taken, Chl *a* concentrations increase southward (Figure 12) from 0.6 µg Chl *a*·L⁻¹ at station 15 to 3.1 µg Chl *a*·L⁻¹ south of 45°N at station 27.

As primary taxonomic markers, alloxanthin (allo), 19'-butanoyloxyfucoxanthin (19BF), fucoxanthin (fuco), peridinin (peri), prasinoxanthin (prasi), zeaxanthin (zea), 19'-hexanoyloxyfucoxanthin (19HF) and chlorophyll *b* (Chl *b*) respectively are typical pigments of cryptophytes, chrysophytes (and pelagophytes), diatoms, photosynthetic dinoflagellates, prasinophytes, coccoid cyanobacteria, prymnesiophytes and "green algae" (Jeffrey, 1997). However, the markers are unspecifics and not correspond to conventional taxons. The use of multiple linear regression assume exclusive pigment-algal class relationship, and may lead to underestimation to the major classes.

We have calculated the contribution of each taxonomic group to the total Chl *a* stock by a multiple regression analysis with the assumption that the Chl *a* : taxonomic marker are constant during the sampling period. The following equation is obtained:

$$[\text{Chl } a] = 102.7 + 3.32 [\text{allo}] + 1.35 [\text{chl } b] + 1.32 [\text{fuco}] + 1.38 [19\text{HF}] + 3.77 [\text{peri}] \quad (2)$$

|
(ng·L⁻¹)

Our values calculated for the coefficients are consistent with the values found in the literature, except for our coefficient for peridinin which is slightly higher (Gieskes and Kraay, 1983; Gieskes *et al.*, 1988; Everitt *et al.*, 1990; Barlow *et al.*, 1993; Letelier *et al.*, 1993; Claustre *et al.*, 1994; Andersen *et al.*, 1996; Peeken, 1997). Equation (2) is the best fit of the multiple linear regression model describing the relationship between Chl *a* and the 8 independent variables chosen (pigment taxonomic markers). The equation obtained by the forward selection method explains 98.3% ($R^2 = 0.983$) of the Chl *a* variance with 5 pigment concentrations and a constant term; the latter can be interpreted as the residual Chl *a* concentration not explained by the taxonomic marker considered (for example, chrysophyte and cyanobacteria markers are omitted in the final model); that amount of Chl *a* accounts for 3 to 20% of the total phytoplankton crop (Table I).

The distribution of 19HF (Figure 13-a) shows elevated concentrations in the area affected by the *E. huxleyi* bloom (range: 114-522 ng·L⁻¹). The highest contribution to the biomass is observed at station 6 where prymnesiophytes account for 55% of the Chl *a* (Table I) which is in agreement with the cell number distribution. Within the patch, the lowest

contribution is 27% for stations 9 and 15 which were not characterized by bloom concentrations. Prymnesiophyte contribution to the standing stock as shown on Table I again shows the non monospecific signature of the bloom. The relationship (regression model) between the prymnesiophyte contribution (pourcent over total biomass obtained from HPLC) and *E. huxleyi* number (counted by optical microscopy and normalized by log-transformation) is highly significant ($P < 0.01$, $R^2 = 0.78$, see Figure 14). The same relationship with de prymnesiophytes biomasses is lower ($P < 0.01$, $R^2 = 0.57$). This confirms the dominance of *E. huxleyi* in the prymnesiophyte community of the bloom area. On Figure 14, the positive intercept can be interpreted as the contribution of the other 19HF-related algal group in the absence of *E. huxleyi*; we already mentioned the occurrence *Ph. pouchetii* within the bloom area. At the southern boundary of the study area high concentrations of 19HF are also observed. These are not related to *E. huxleyi* distribution but coincide with area of high contribution of dinoflagellates on the basis of cell number. Several dinoflagellates are known to contain pigments characteristic of their endosymbionts, *e.g.* chrysophytes, green algae or prymnesiophytes (Bjørnland and Liaaen-Jensen, 1989), and this could be the reason of the 19HF maximum observed on the southern boundary of the study area.

The fucoxanthin distribution could indicate the importance of diatoms. In the coccolithophorid bloom area the diatom contribution to total Chl *a* ranges between 10 and 20% (Table I) and we already mentioned that diatoms are observed in phytoplankton samples. However, although fucoxanthin is often considered as a diatom marker, some species of other algal groups, especially belonging to prymnesiophytes, chrysophytes and dinoflagellates, may contain significant amounts of fucoxanthin (Buma *et al.*, 1991). So, it is difficult to conclude on the real contribution of diatom to Chl *a* biomass in our study where diatoms and coccolithophorids co-occur. 19HF and fuco are often found in *Emiliania huxleyi* and its might lead to the unrealistics prymnesiophytes and diatoms distributions, so their spatial distribution supported by microscopy suggest the validity of choice.

Outside the bloom area, the phytoplankton pigments are indicative of the dominance of a mixed nanophytoplankton community represented by "green algae" and cryptophytes (Table I).

Remote sensing

The temporal evolution of water leaving radiance (Figure 15) shows an area of high radiance coinciding with the area of high *E. huxleyi* cell numbers and of elevated 19HF concentrations. At its maximal spatial extent, the bloom area covers about 15,000 km² on

07/05/98 (Figure 15-b). SeaWiFS images anterior to 18/04/98 do not show any evidence of high radiance all over the study area. The heavy cloud coverage between 20/04/98 and 25/04/98 does not allow determination of the exact starting of the bloom but the latter is clearly evidenced from 26/04/98. We can then argue that the structure appeared within one week at the maximum. The high radiance area persisted for more than 4 weeks and the structure faded from 24/05/98 and almost completely disappeared on 28/05/98 (Figure 15). All over the period of persistence of the high radiance area no major lateral advection of the patch was detected on the SeaWiFS images, contrary to the observations made by the surface drifting buoys.

Out of the study area, in the northern part of the Bay of Biscay, two areas of high reflectance are observed on the internal Armorican continental shelf break and in the Celtic Sea. These structures appeared later as compared to the bloom we document but they persisted for a longer period until 14/07/98. They most certainly also reflect the occurrence of coccolithophorid blooms which have been previously documented in the northern part of the Bay of Biscay (Holligan *et al.*, 1983; Le Fèvre *et al.*, 1983; Viollier *et al.*, 1987). After that date no RGB signature can be attributed to coccolithophorid bloom in the Bay of Biscay.

Discussion

Spring phytoplankton communities

Diatoms did not dominate the microphytoplankton communities of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay in spring 1998. Diatoms were abundant near shore and especially in the plume of the Vilaine river. Diatom assemblages were similar to what was found in nearby water masses like the Ushant thermal front (Birrien *et al.*, 1985). In the outer shelf area microphytoplankton communities are clearly dominated by dinoflagellates beyond the 50 m isobath and in every station south of 45° N. Nanophytoplankton distribution is close to that of dinoflagellates and HPLC measurements show that they dominated the autotroph standing stock all over the study area (see Table I). This agrees well with the observations made by Herbland *et al.* (1998): they found up to 70% phytoplankton biomass in the < 3 µm size-fraction in offshore waters in front of Gironde in May 1995. Also, this is the first observation of *Phaeocystis pouchetii* at such low latitudes on the European continental shelf.

The present study confirms the importance of coccolithophorid developments at the shelf break of the Bay of Biscay. Such developments have already been mentioned in the Celtic Sea by Holligan *et al.* (1983) and on the Armorican continental shelf by Le Fèvre *et al.*

(1983) and Viollier *et al.* (1987); however, coccolithophorid blooms were never sampled in shelf waters in front of the Gironde estuary until now even though Beaufort and Heussner (1999) mentioned that they are an important component of the mass flux in sediment traps of the continental slope, south of our study area. The morphotype A we observed is the most widespread in north Atlantic and the larger morphotype B has been only rarely mentioned especially in waters east of Scotland (Van Bleijswijk, 1991); also, morphotype B cells have been mentioned as a possible old stage of morphotype A at 50 m depth west of Brittany (GREPMA, 1988).

Dynamics of the spring coccolithophorid bloom onset.

Surface salinity values measured during the 1998 cruise fall within the range of SHOM average monthly values compiled from 22,000 records from the beginning of the century (Buleon and Hassani, 1995) which precludes the occurrence of an atypical year as related to water mass evolutions, contrary to what was observed for the 1997 Bering Sea coccolithophorid bloom (Sukhanova and Flint, 1998).

Lazure and Jégou (1998) and Hermida *et al.* (1998) have described the seasonal evolution of major hydrological features over the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. During winter, coastal shelf waters are separated from offshore shelf waters by a thermal front parallel to the coastline. Nearshore, the water column remains homogeneous until the setting of haline stratification related to river flow increases; haline stratification could then have been induced in early 1998 by increased river flows at the end of January (Figure 3). In spring, the seasonal thermocline, isolating warm surface waters from cold bottom waters, starts to develop in the oceanic area before spreading over the continental shelf. The shelf thermal stratification favours advection of estuarine inputs in the surface over the entire area and even sometimes beyond the shelf break limit.

By using SeaWiFS imagery we were able to determine the period of appearance of *E. huxleyi*. The period corresponded to an increase in average daily irradiance with values $> 25 \text{ Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (Figure 2); this is in agreement with the threshold value of $23 \text{ Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ obtained by Egge and Heimdal (1994) during a mesocosm experiment. Critical depths has been calculated for the beginning of the study period by using the formula of Sverdrup (1953) modified by Nelson and Smith (1991). Using in-water diffuse attenuation coefficient K_{490} (SeaDAS empirical algorithm that uses the 443 and 555 nm bands) and the daily irradiance, we estimated critical depths much greater than the mixed layer depths all over the study area except in near-shore river-influenced waters. That means that light conditions enabling

phytoplankton spring bloom development probably were encountered over the main part of the continental shelf before the beginning of the cruise.

Due to the spring advection of estuarine inputs in the surface, outer shelf surface water are influenced by freshwater chemical properties. In shelf waters under the influence of the Gironde plume, Herbland *et al.* (1998) have observed very low phosphate levels (0.035 - 0.09 μM in early May 1995) with residual nitrate concentrations (average value: 4.63 - 0.17 μM) and conversely high nitrate: phosphate molar ratios (mean value: 161) on a transect between the mouth of Gironde and the continental slope; they related the chemical properties of shelf waters to the specificity of Gironde waters characterized by a large nitrate excess relative to phosphate but no excess of nitrate relative to orthosilicic acid. Herbland *et al.* (1998) suggested an early phosphorus depletion limiting the spring phytoplankton bloom. Such a potential limitation of phytoplankton growth by phosphorus availability could explain the outburst of *E. huxleyi* in the outer shelf area influenced by the Gironde plume as Tyrrell and Taylor (1996) have reported very low half-saturation constant (K_s) for phosphate for this species (0.005 μM) as compared to small flagellates (0.05 μM). Also, Herbland *et al.* (1998) measured decreased silicic acid concentrations (1.41 - 0.78 μM : average value within the 0-25m layer along a transect mouth of the Gironde river to continental slope) which could also be a competitive advantage for *E. huxleyi* against diatoms as Egge and Aksnes (1992) indicated that *E. huxleyi* overtook diatoms at orthosilicic acid concentrations $< 2 \mu\text{M}$ during a mesocosm experiment.

It is remarkable that the advection of Gironde plume waters (impoverished in phosphate relative to nitrate and silicate) as far as the shelf break is not a regular annual feature of the area. The intensity of advection is controlled by river flows (Lazure and Jégou, 1998) and we hypothesize that high river flows and biological activity during winter could precondition the shelf water before the thermocline is established. After high winter river discharge, initial nutritional conditions at the onset of the spring bloom would favour the non-siliceous low-phosphate adapted *E. huxleyi* against diatoms and small flagellates.

Fate of the spring coccolithophorid bloom

The SeaWIFS image sequence in April-May 1998 (Figure 15) shows that the coccolithophorid bloom we observed lasted at least 4 weeks. As shown on Figure 16 the onset of the dissipative phase of coccolithophorid bloom as well as those occurring on the Armorican shelf and in the Celtic Sea coincides with the higher tide coefficients which suggests a control mechanism by mixing induced by internal waves at the shelf break in the period of

thermohaline stratification as has already been demonstrated by Mazé (1987). The intensity of the semidiurnal vertical mixing induced by diffusion and shearing at the pycnocline interface is thus stronger during spring tides which can result in a semidiurnal injection of deep-water originated nutrients in the surface layer.

Results of the MICOM numerical model runs for an average tide coefficient in April 1998 (Figure 17) confirm a vertical displacement of 10 m at the pycnocline depth (20 m) and 30 m for the bottom layer (130 m) related to internal wave propagation. Internal wave propagation then appears as a probable mechanism responsible for the long duration of the dissipative phase of *E. huxleyi* bloom observed on SeaWiFS images.

The spatial distribution of the stratification index (Figure 18) evidences an area of very low values at the shelf break suggesting the intensification of vertical mixing at that location. Holligan and Groom (1986) already emphasized tidal currents and internal waves as physical mechanisms favouring the phytoplankton activity and growth in the Celtic Sea. Owing to low sedimentation rates on the order of a few $\text{cm}\cdot\text{d}^{-1}$ (Honjo, 1976), coccoliths should have traced the drift of surface waters during the study period but the SeaWiFS images do not show any indication of bloom drifting in spite of the SW surface currents ($1.7 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ on average) shown by the trajectories of surface GPS buoys (Figure 8). This suggests two reflections: 1) a low residence time of coccoliths within the surface layer and this has already been mentioned by sediment trap records south of our study area (Beaufort and Heussner, 1999), allied to 2) a continuous production of coccoliths in the surface waters in that area. The latter can be explained by quasi-continuous fertilization related to internal waves; the former can be related to aggregation processes as has already been postulated (Holligan *et al.*, 1983, 1993-a; Cadée, 1985; Beaufort and Heussner, 1999). Coccolith aggregation and rapid settling could have arisen through mucus excretion by living cells (Cadée, 1985) or they could result from packaging in grazer faecal pellets. We had no opportunity to sample aggregates or faecal pellets but the SEM observations of partially dissolved coccoliths (Figure 11) together with well-preserved coccospheres (which dismisses sample conservation biases) is in favour of the grazing mechanism.

Only few studies have focused on the dynamics of coccolithophorid blooms in the study area. However, Beaufort and Heussner (1999) have clearly evidenced the occurrence of permanent population dominated by *E. huxleyi*, showing seasonal and interseasonal variations at the south-eastern shelf break of the Bay of Biscay. The fate of the population after the bloom is still a matter of debate and we have no definitive explanation of the empty coccospheres we observed. Those questions deserve further investigations in the study area.

Conclusion

E. huxleyi was responsible for the coccolithophorid bloom detected by SeaWiFS on the French continental shelf break in April 1998. From our observations we have proposed a scenario taking into account of the water mass preconditioning described by Townsend *et al.* (1994) and of a competitive advantage in nutrient utilization (Tyrrell and Taylor, 1996; Brown and Yoder, 1994; Egge and Aksnes, 1992; Sieracki *et al.*, 1993; Lochte *et al.*, 1993).

1) The waters of the continental shelf are conditioned by river inputs and biological activity (especially from the Gironde estuary) in winter and early spring. The extension of the area influenced by river inputs is related to the intensity of winter-spring rainfall, to dominant winds and current trajectories over the continental shelf. 2) River inputs allied to increasing radiation in spring result in the establishment of a pycnocline all over the continental shelf. This creates the conditions favouring both internal wave formation at the shelf break and extension of the area influenced by the physico-chemical characteristics of riverine inputs. 3) Daily PAR reaching values $> 23 \text{ Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ allied to high internal waves favouring mixing at the pycnocline interface during spring tides are responsible for the onset of the coccolithophorid bloom.

When phosphate and orthosilicic acid concentrations are low at the shelf break, the coccolithophorid ability to grow at phosphate concentrations down to ten percent of those required for the other phytoplankton groups gives them the competitive advantage enabling the occurrence of the bloom.

Acknowledgements : We are grateful to J. Young, T. Tyrrell, R. Mazé, B. Le Cann, G. Langlois and C. Ratsivalaka for their help during the preparation of the manuscript. We also wish to thank the captain, officers crew and hydrographs of BH2 Laprouse for their support at sea during the cruise, as well as X. Lenhardt and F. Orvain for kind help in water sampling. Thanks are also due G. Siquin for help with the SEM study.

Station number	Allo <i>crypto.</i> %	Chlb "green algae" %	Fuco <i>diatoms</i> %	19HF <i>prymnes.</i> %	Peri <i>dinoflag.</i> %	others %	sum %
1	11	26	14	43	0	12	106
2	20	33	16	13	0	15	97
5	20	34	17	19	0	12	102
6	10	19	14	55	0	8	106
7	12	24	23	18	0	9	86
8	18	18	10	42	0	11	100
9	23	22	12	27	9	10	103
15	20	25	15	27	0	18	105
16	28	23	13	25	9	12	110
23	39	11	11	11	11	8	90
26	13	45	14	12	6	9	99
27	8	22	20	28	19	3	100
28	9	28	16	34	0	5	91
29	17	47	10	14	5	8	101
30	24	50	9	9	0	7	99
31	20	21	4	30	14	7	95
32	23	30	11	20	0	13	97
33	20	37	19	19	6	4	104
34	15	37	11	19	0	20	102
35	22	30	19	22	6	5	105
36	23	16	20	38	0	8	105
39	15	40	19	10	6	7	97
40	25	9	20	39	0	7	100
41	19	29	19	21	0	10	99
42	11	19	20	43	0	15	107
43	16	29	15	33	0	10	104
44	13	33	17	15	14	14	106
46	10	19	22	38	0	11	100
47	9	24	17	38	0	10	99

Table I : Contribution of each pigment-related taxonomic group to the total Chl *a* stock (results obtained by the multiple regression analysis). The sum of the individual contributions is indicated in the last column. The stations belonging to *E. huxleyi* patch (as defined by cell numbers, see text) are shaded.

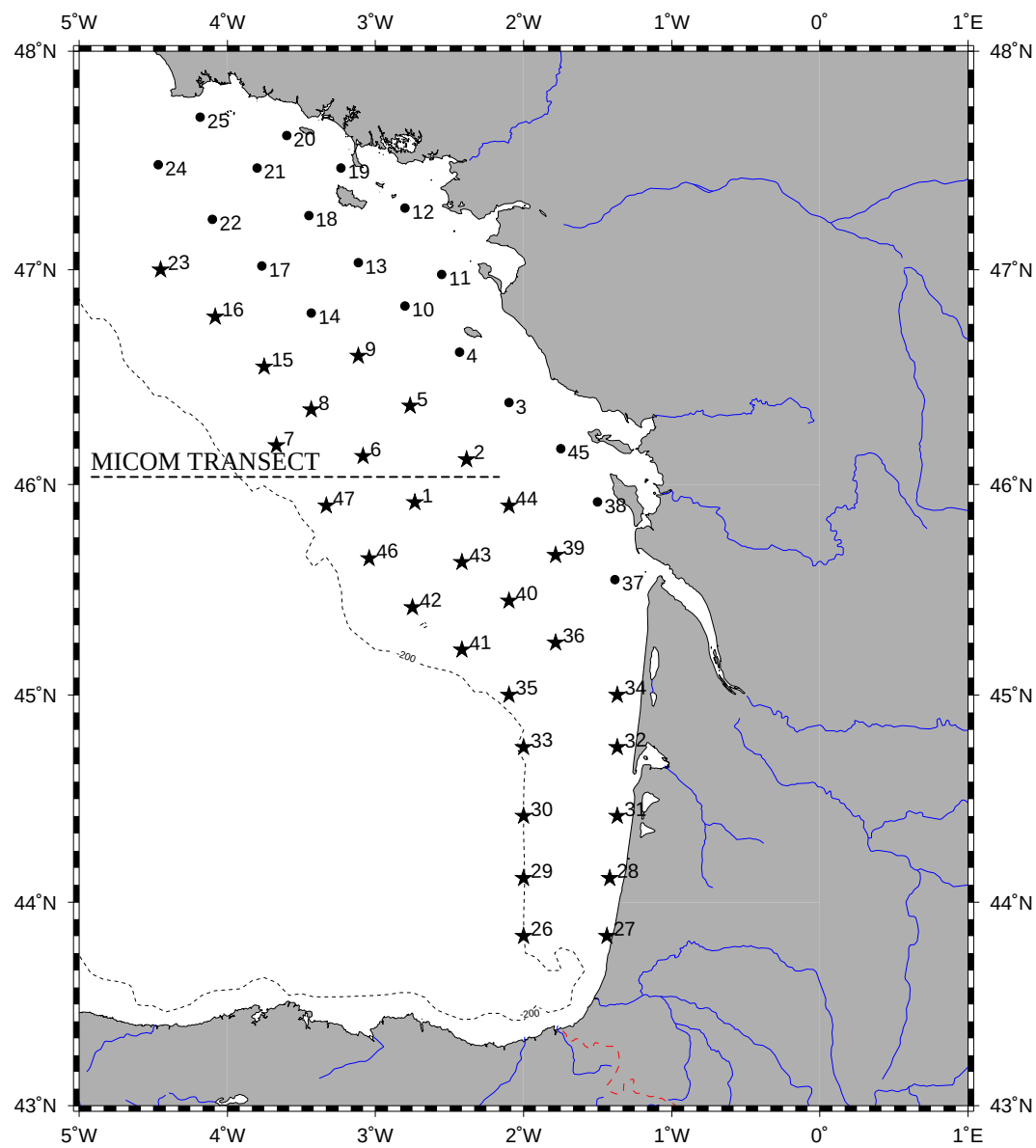


Figure 1 : Network of 47 stations sampled during Bio-Modycot 98 cruise (22-27 April 1998). The three transects 1, 2, and 3, are also shown on the figure. Stars: CTD and HPLC sampling network; Points: CTD-only sampling network. The dotted line shows the location of the MICOM numerical model transect.

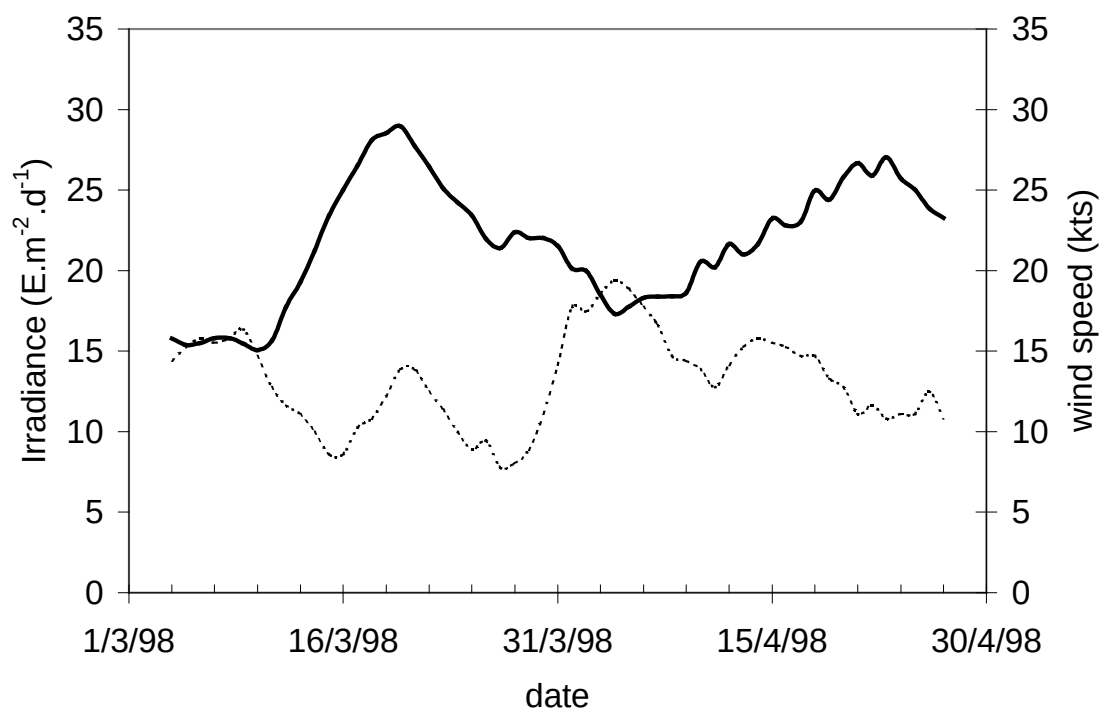


Figure 2 : Time-series of meteorological data (heavy line: daily irradiance; light line : 10 mn-averaged wind speed at 06h00 UTC, 46°N-3°W).

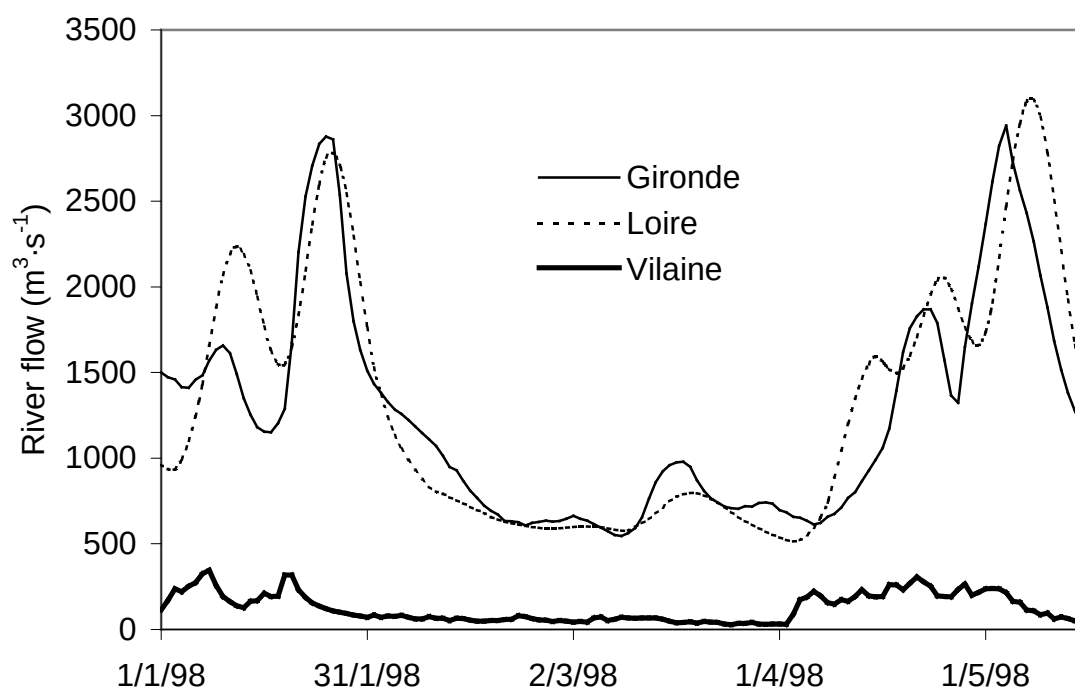


Figure 3 : River flows of Gironde, Loire, and Vilaine between 01 January and 15 May 1998).

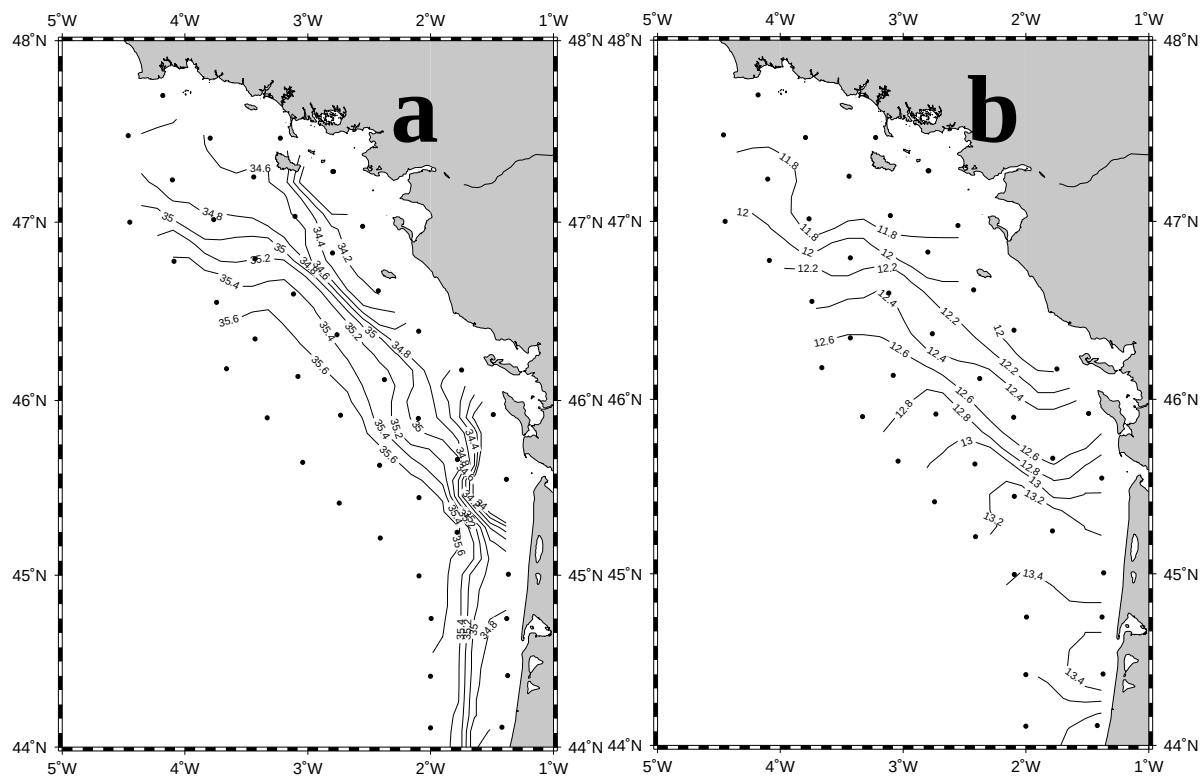


Figure 4 : Salinity (a) and temperature (b) distribution in surface waters (5 m depth).

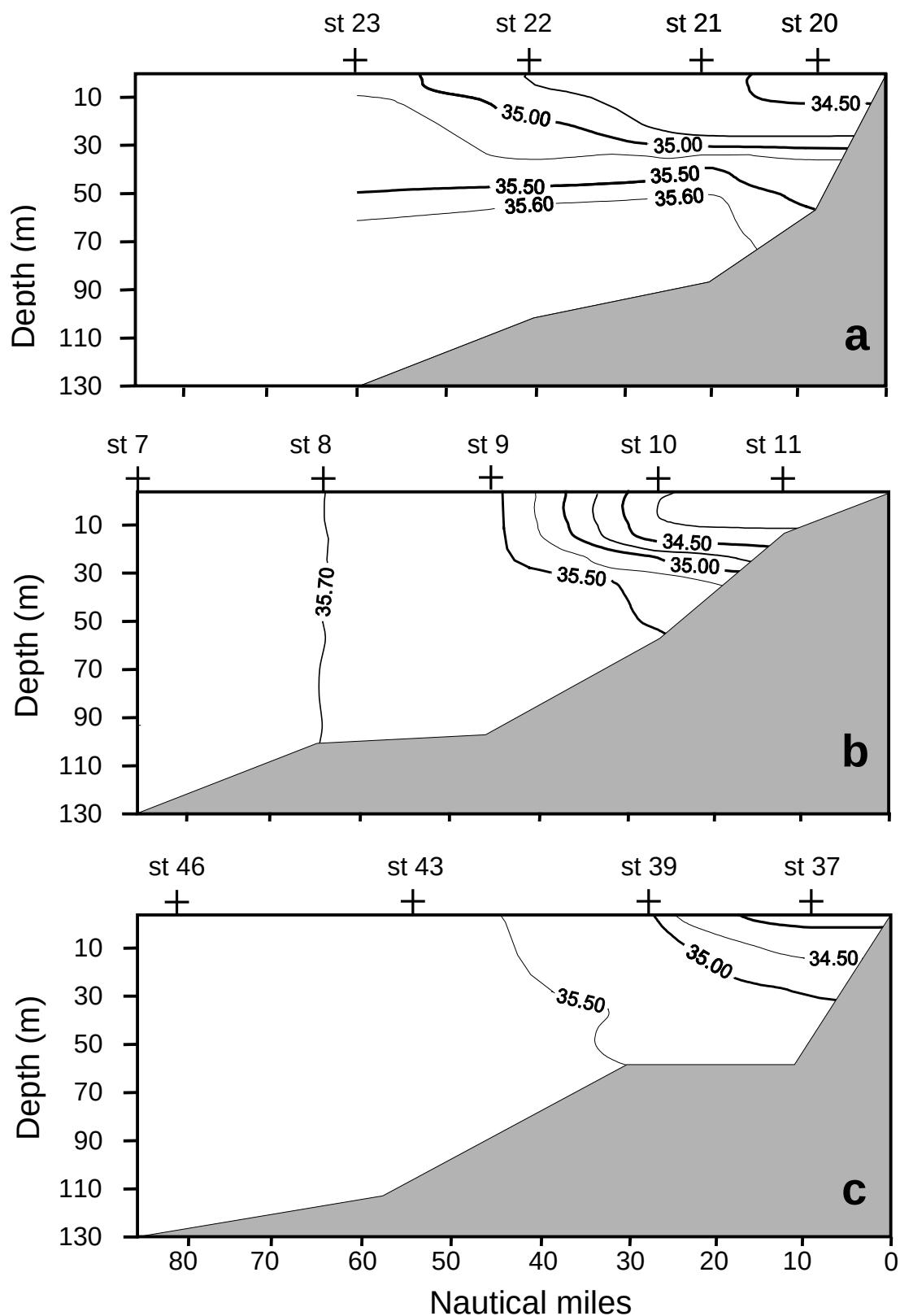


Figure 5 : Vertical distribution of salinity on the three transects : transect 1 (a), transect 2 (b), and transect 3 (c).

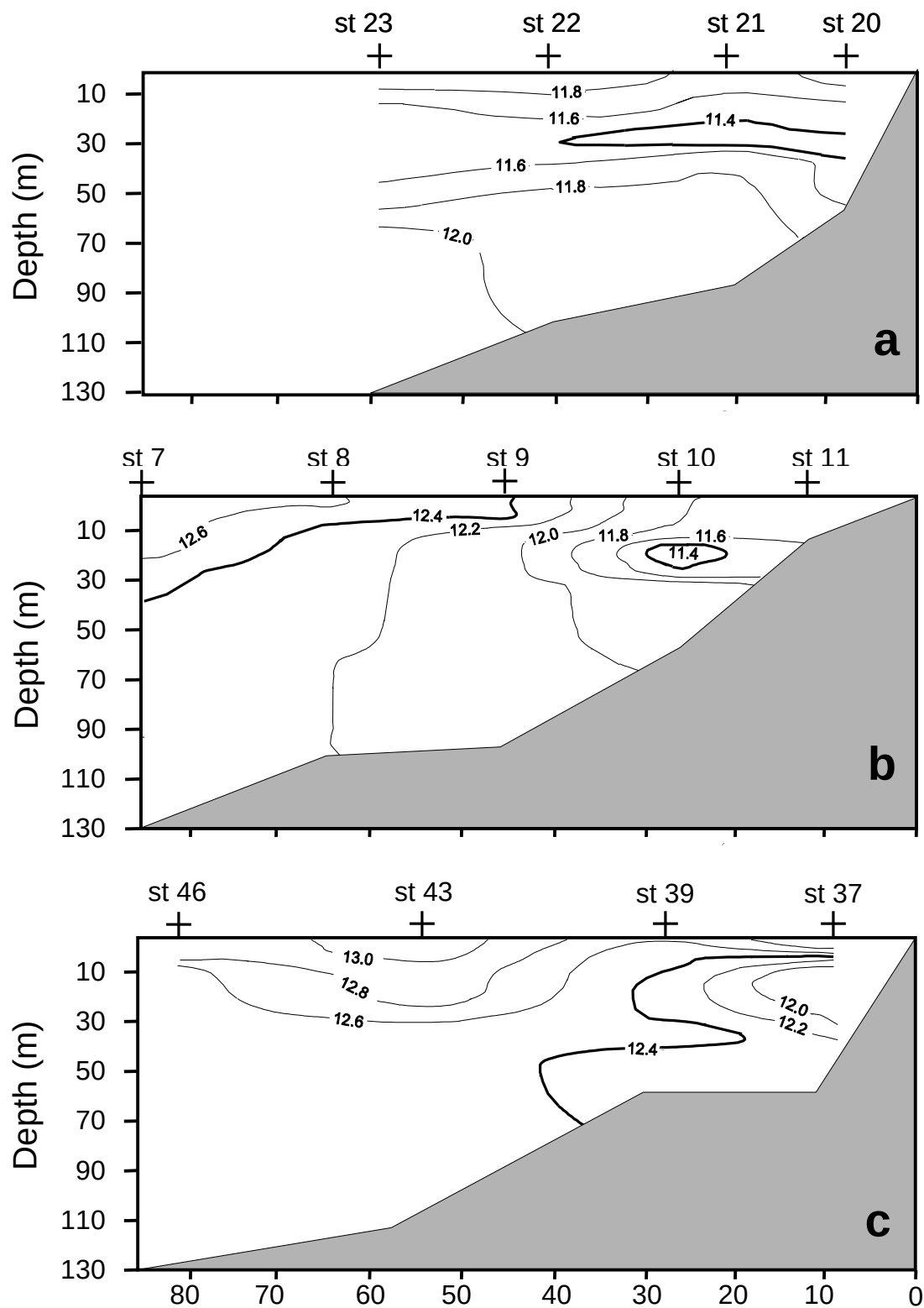


Figure 6 : Vertical distribution of temperature on the three transects : transect 1 (a), transect 2 (b), and transect 3 (c).

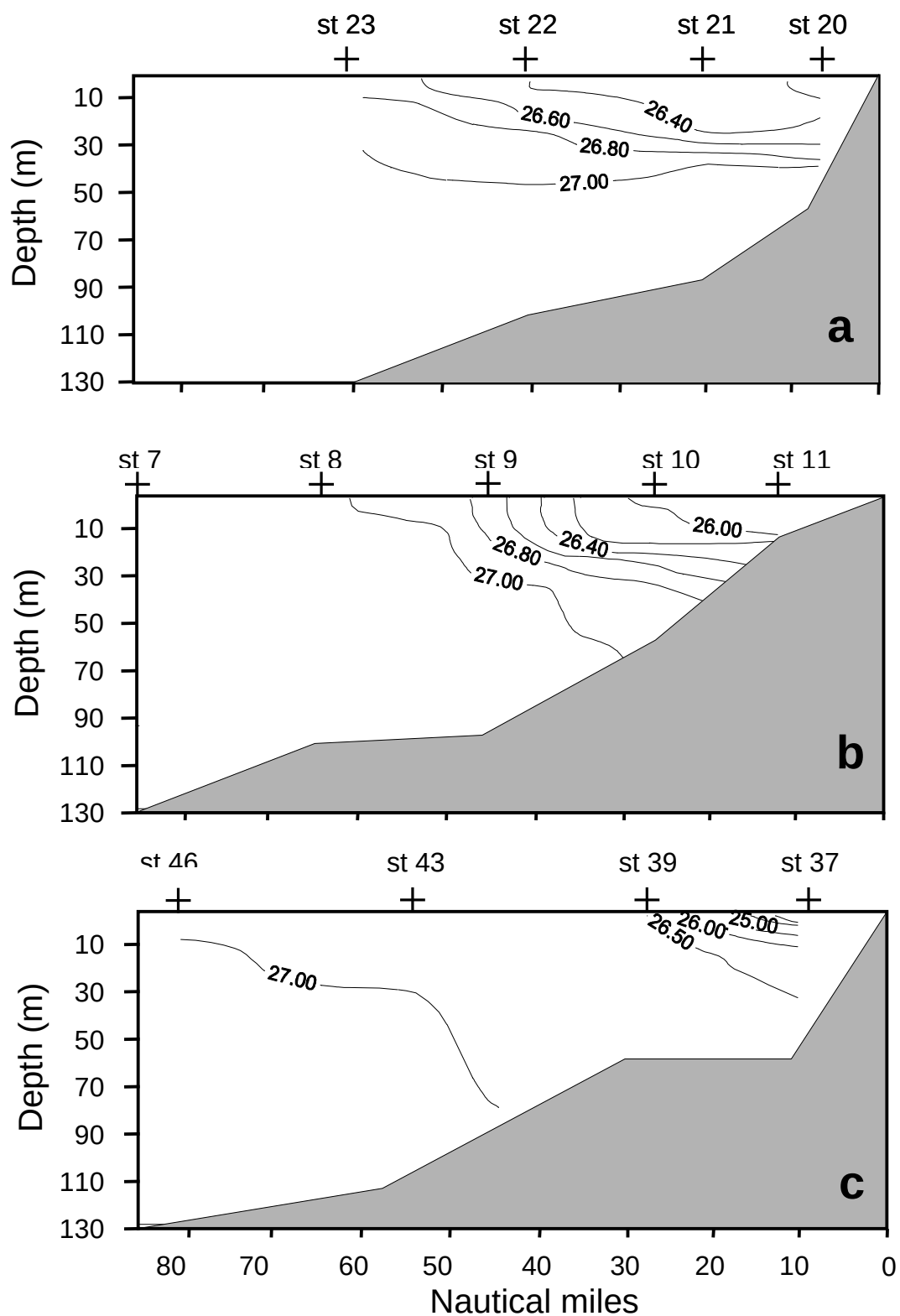


Figure 7 : Vertical distribution of density on the three transects : transect 1 (a), transect 2 (b), and transect 3 (c).

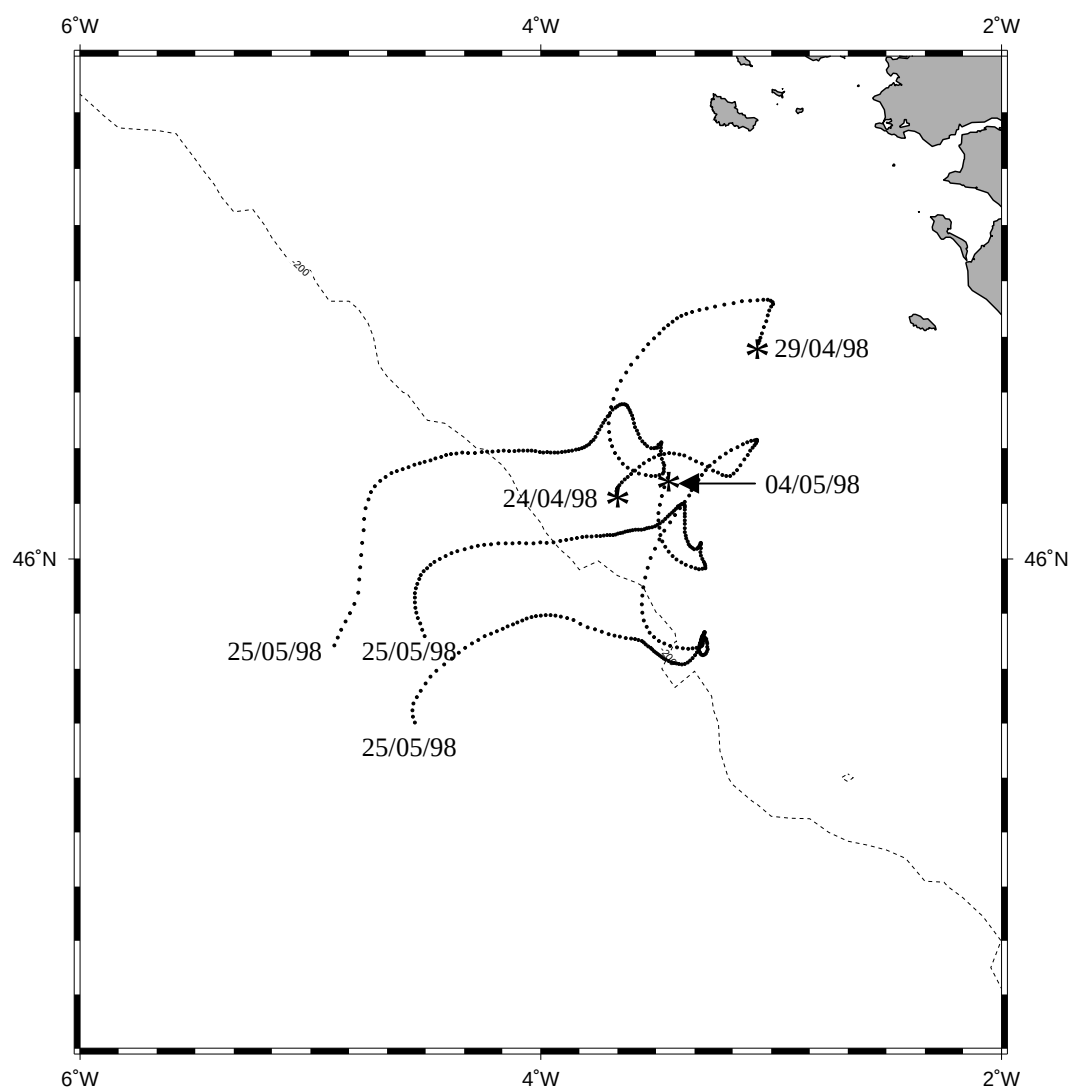


Figure 8 : Trajectories of surface free drifting GPS buoys with starting and end times of emission.

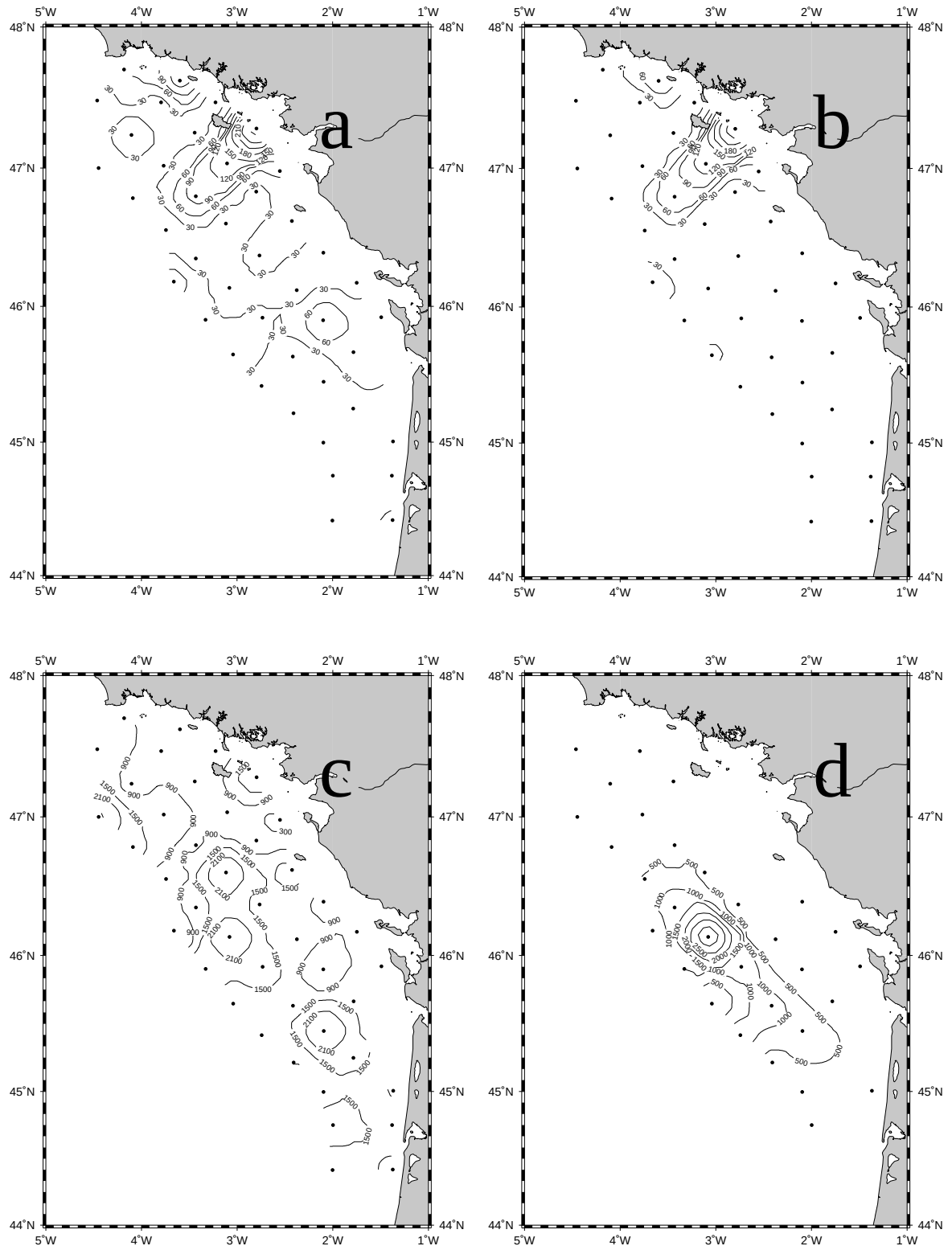


Figure 9 : Spatial distribution of major phytoplankton groups ($10^3 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$) in surface waters (5 m). (a) total microphytoplankton, (b) diatoms, (c) total nanophytoplankton, (d) coccolithophorids. In the area without contour plots the values are lower than the near plot.

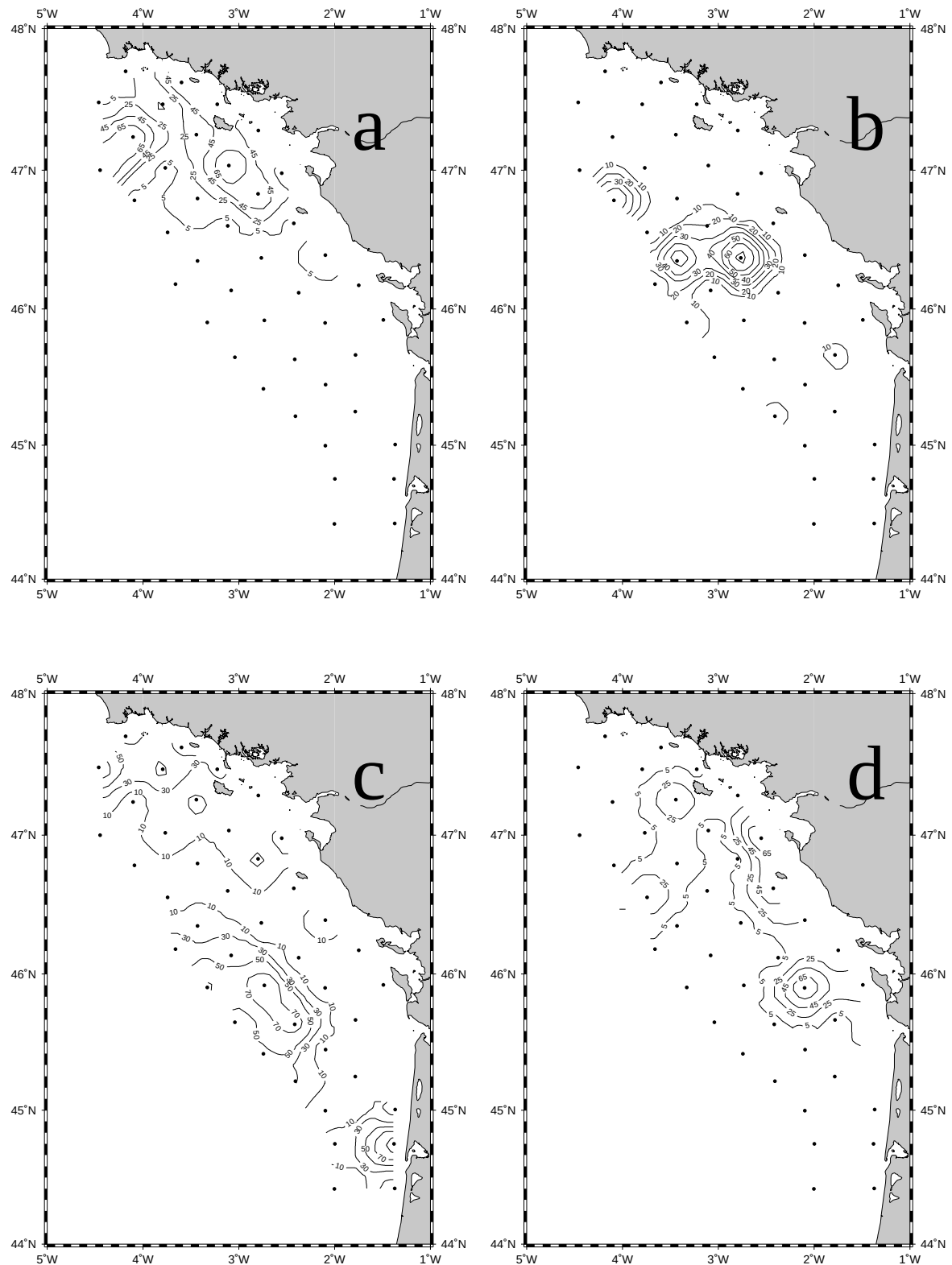


Figure 10 : Spatial distribution of dominant diatom species (% over total diatoms) in surface waters (5 m). (a) *Cerataulina pelagica*, (b) *Leptocylindrus* spp., (c) *Rhizosolenia* spp., (d) *Skeletonema costatum*. In the area without contour plots the values are lower than the near plot.

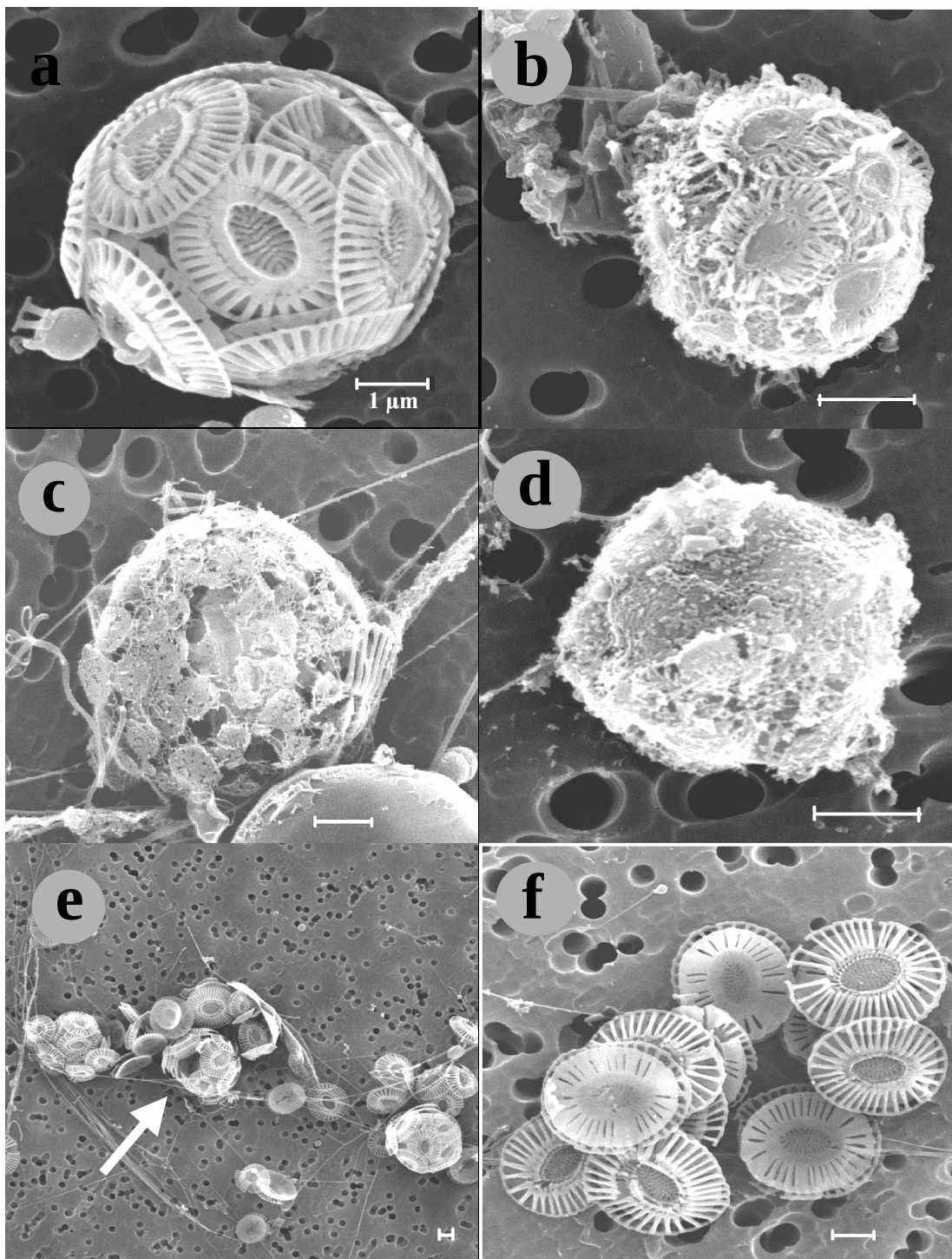


Figure 11 : Scanning electron micrographs of *Emiliana huxleyi* morphotype A. (a) entire well-preserved coccosphere, station 1, (b) entire coccosphere showing partial dissolution of coccoliths, station 43, (c) entire "coccosphere" showing remains of coccoliths, station 1, (d) naked cell of size similar to *E. huxleyi* coccospheres, (e) group of coccospheres and coccoliths, station 1: arrow indicates an empty coccosphere, (f) detail of well-preserved free coccoliths, station 1.

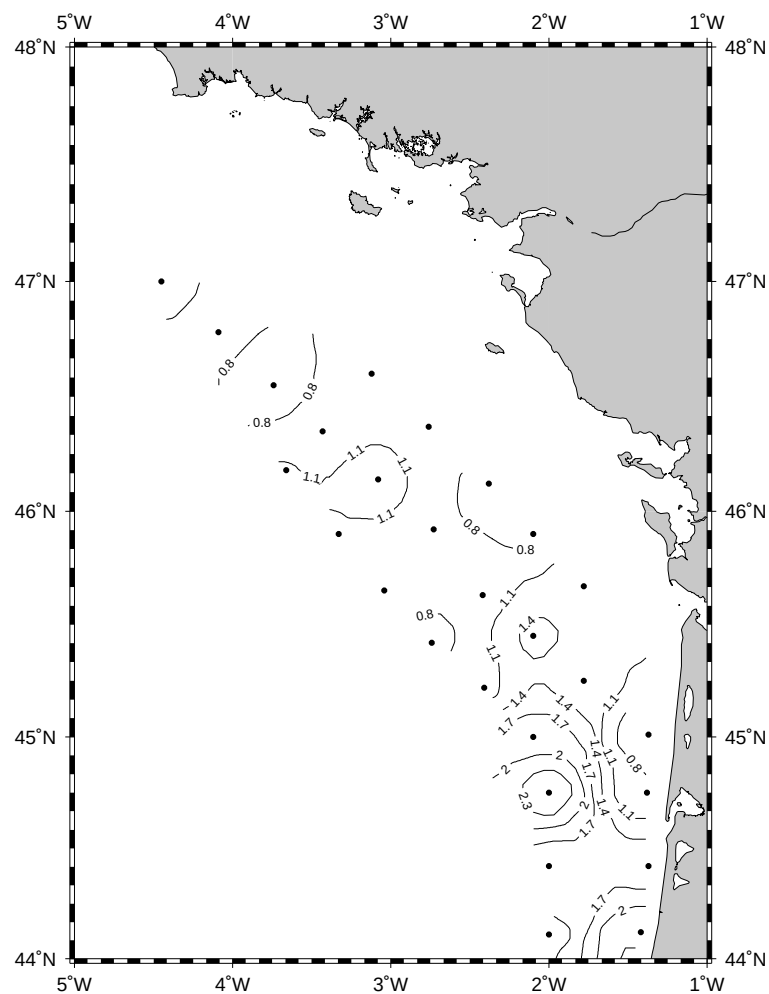


Figure 12 : Spatial distribution of chlorophyll *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) in surface waters (5 m).

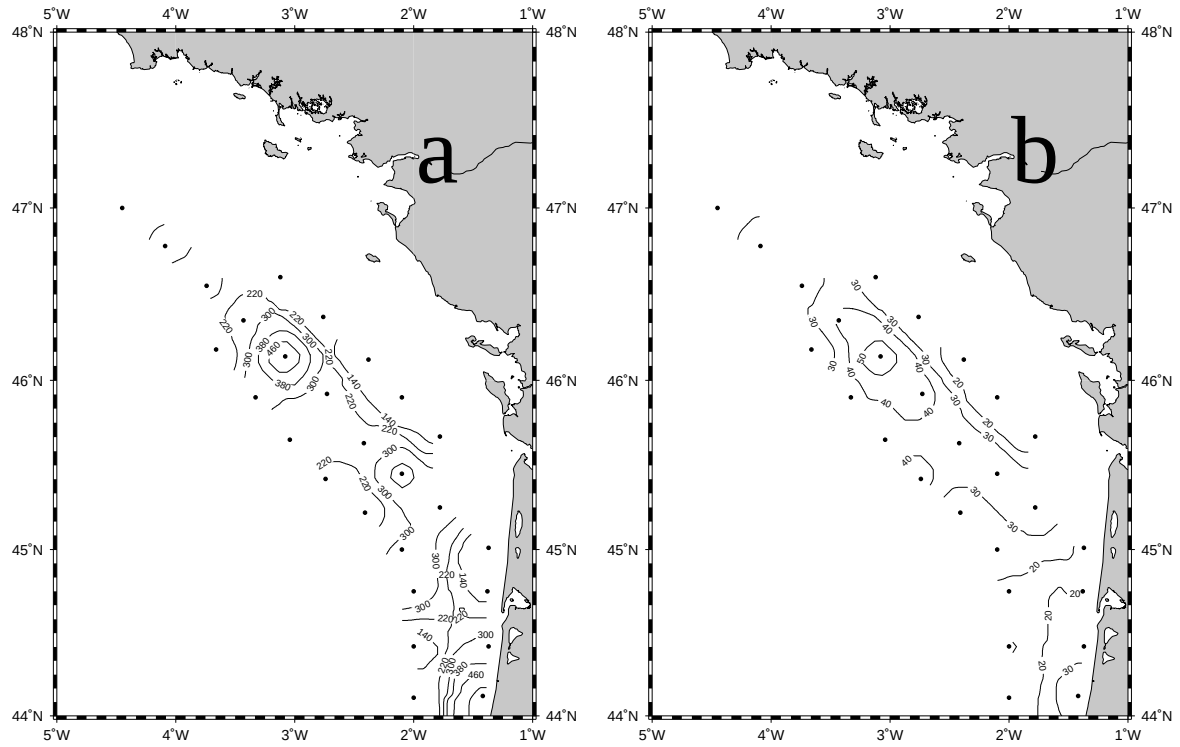


Figure 13 : Spatial distribution of (a) 19'-hexanoyloxyfucoxanthin ($\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$), and (b) chlorophyll *a* contribution of prymnesiophytes (% total chlorophyll *a*) as derived from multiple regression analysis, in surface waters (5 m).

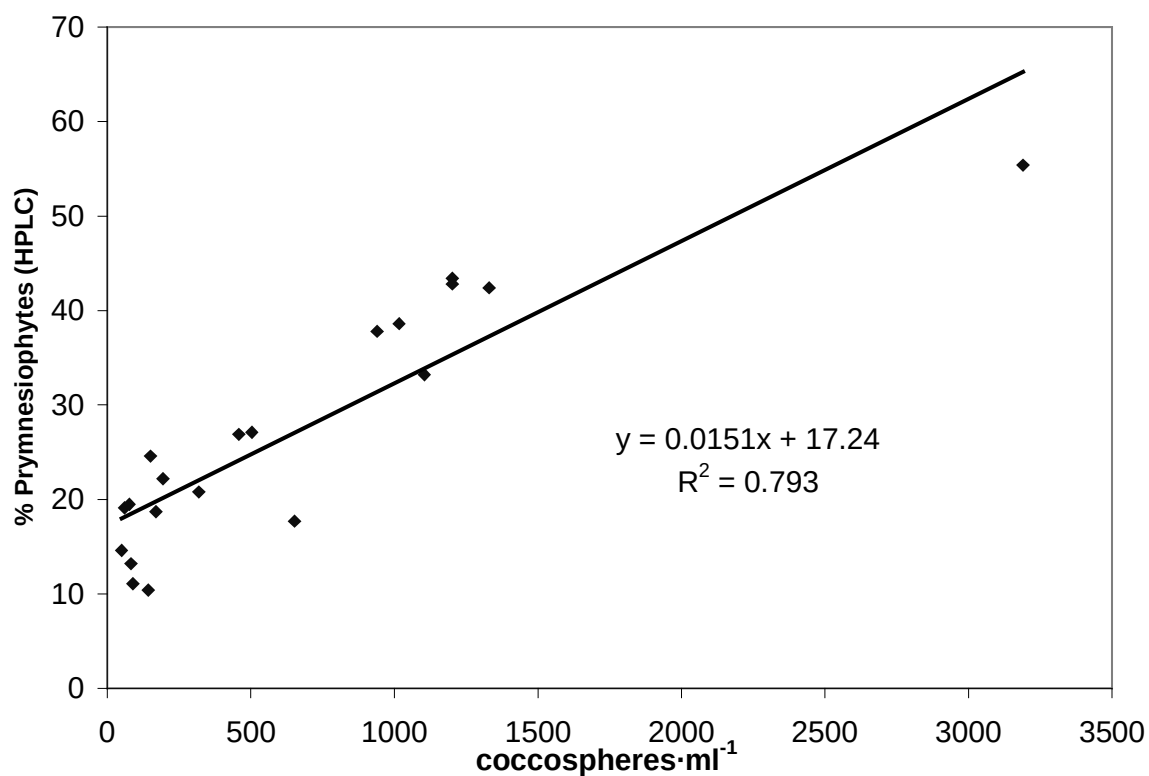


Figure 14 : The measured relationship between coccosphere concentration ($\text{Log}_{10} \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$) and the chlorophyll *a* contribution of prymnesiophytes (% total chlorophyll *a*) as derived from multiple regression analysis.

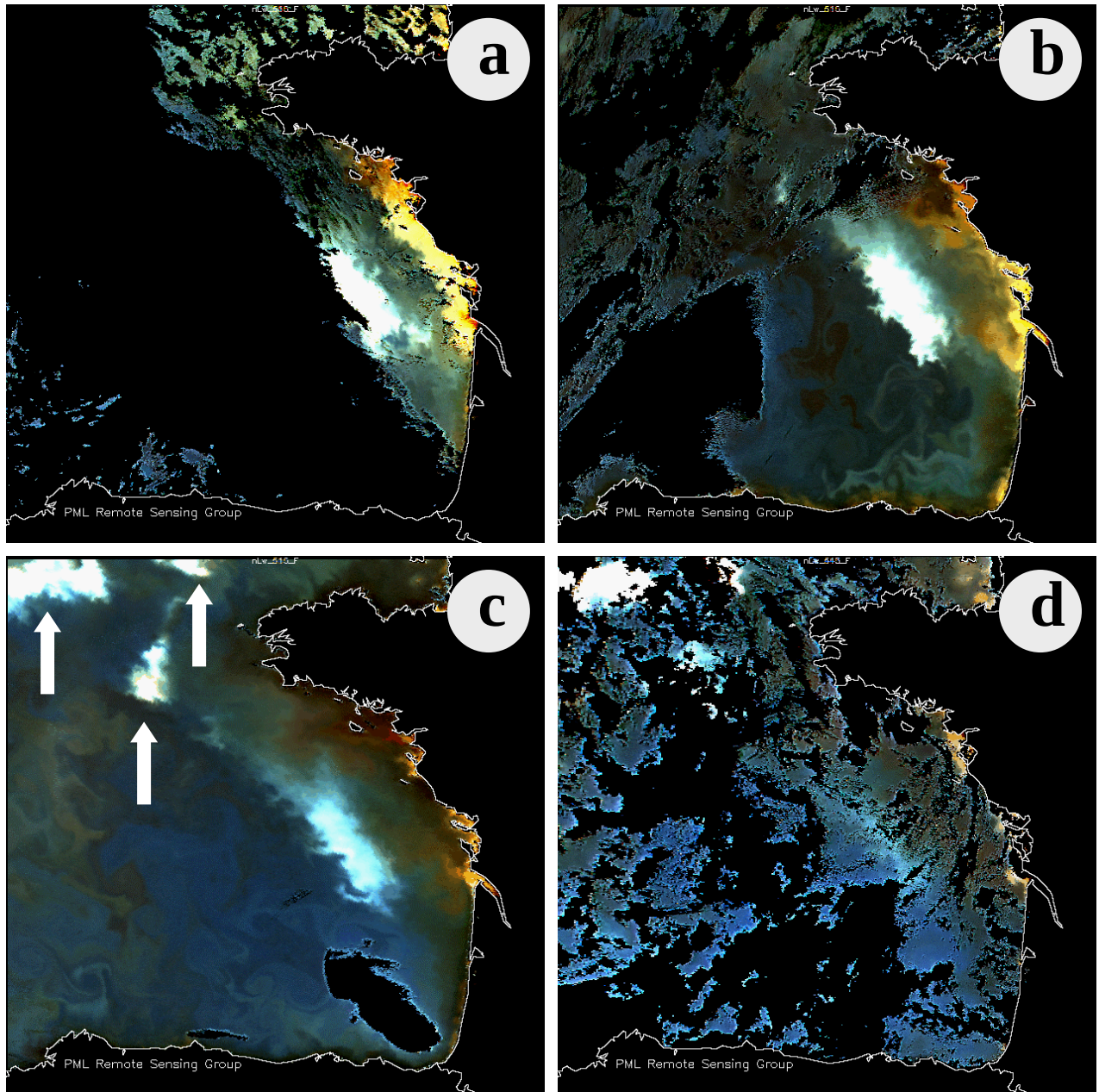


Figure 15 : Selected SeaWiFS images showing the temporal evolution of the reflective stage of *Emiliana huxleyi* bloom on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay as evidenced by sea-surface reflectance. (a) 28/04/98, (b) 07/05/98, (c) 18/05/98, (d) 28/05/98. The white arrows shown the other blooms of the coccolithophores on the Celtic Sea.

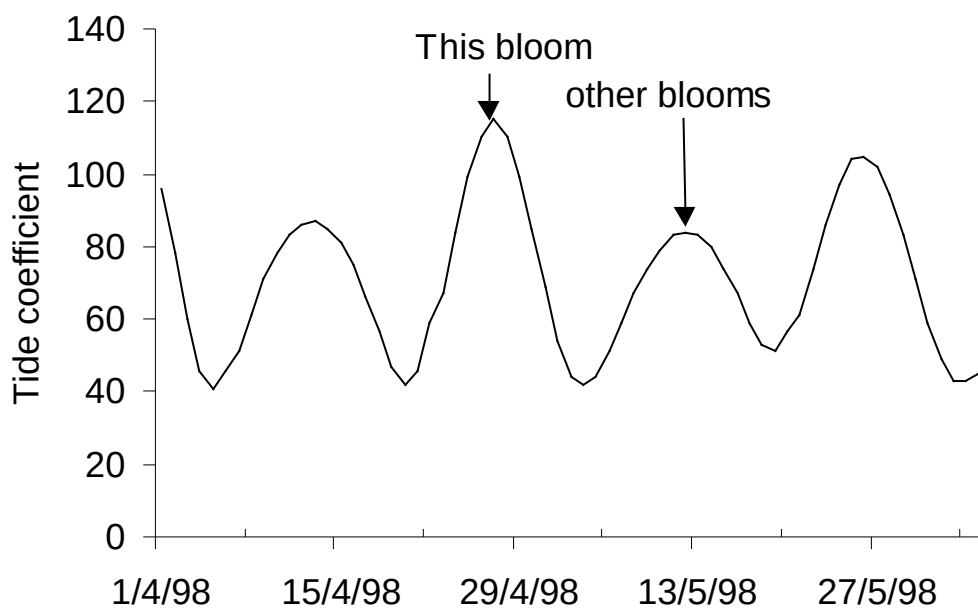


Figure 16 : Start of blooms in the Armorican shelf and Celtic Sea (according to the RGB SeaWiFS pictures) in relation to temporal evolution of the tide coefficient.

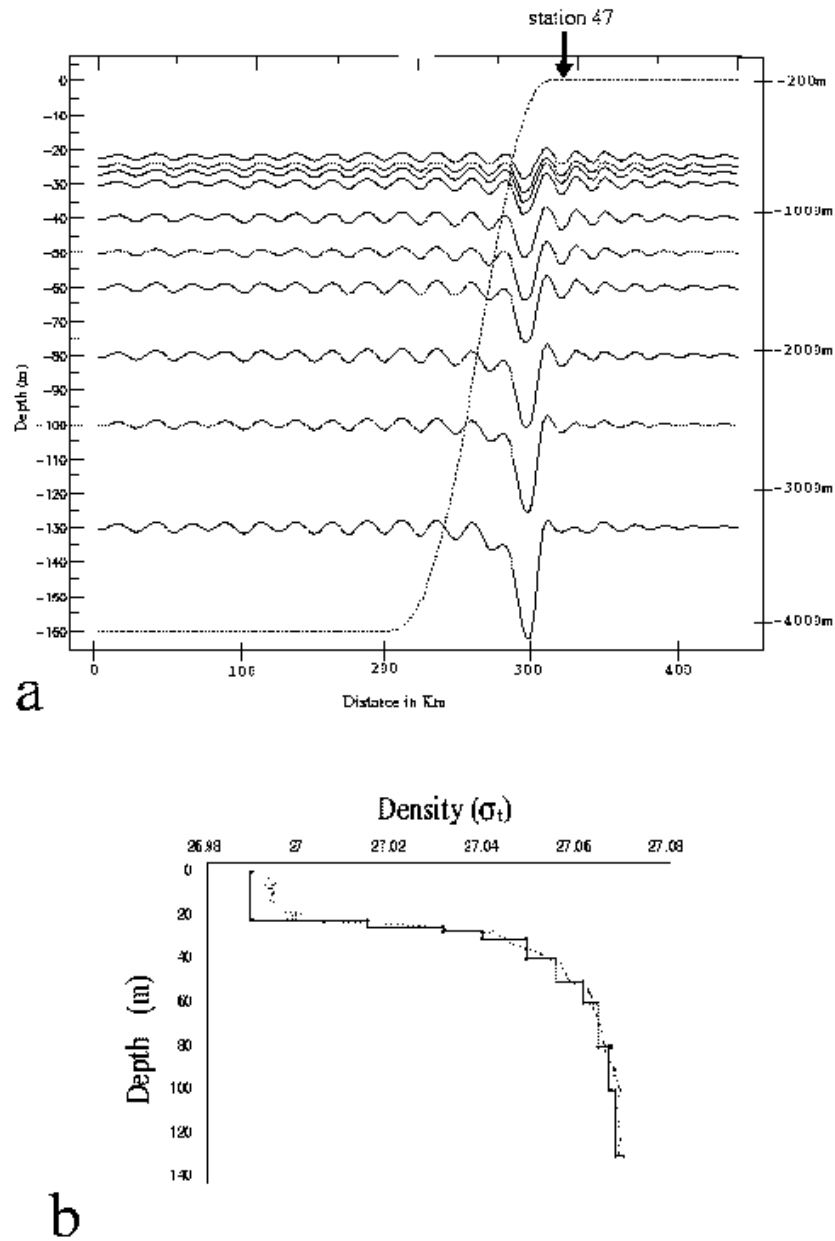


Figure 17 : Results of the 3-D multi-layer Micom numerical model (code shallow water isopycnal): (a) simulation of the internal wave amplitudes in the vicinity of the continental slope (station 47) in April 1998. Connected line: model layers [left scale]; dotted line: bathymetry profile showing the shelf break location [right scale]. (b) Density profiles: connected line: σ_t profile used in the Micom model; dotted line: σ_t profil obtained from the CTD sensors.

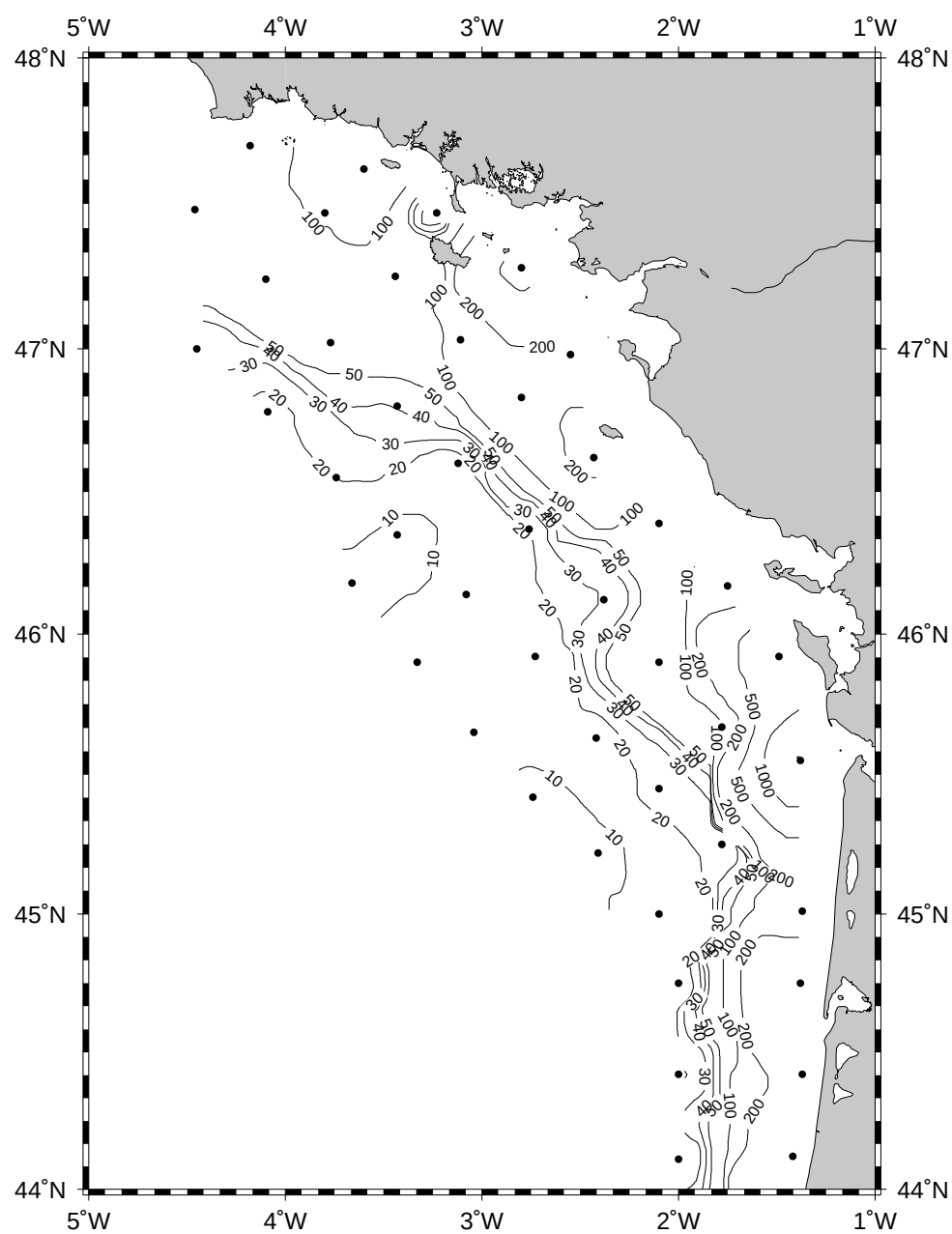


Figure 18 : Spatial distribution of the stratification index (10^4 m^{-1}) during the study period.

5.7. Variabilité saisonnière des « algues vertes »

5.7.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax. Une description de la distribution spatiale des dominances des algues vertes (%_{verte}) par campagne est faite (Figures 58-a à 58-e). Leurs biomasses ([chl_a]_{verte}) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 34.

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	[chl _a] _{vertes}	84 (48 – 305)	76 (1-54)	107 (0-490)	61 (0-397)	93 (12-179)
	% _{vertes}	14% (4%-36%)	9% (0%-28%)	11% (0%-24%)	8% (0%-24%)	14% (1%-22%)
Le	[chl _a] _{vertes}	166 (47 – 284)	121 (43-375)	52 (0-128)	3 (0-11)	82 (59-133)
	% _{vertes}	18% (9%-27%)	13% (5%-31%)	12% (0%-22%)	2% (0%-8%)	22% (7%-32%)
Gi	[chl _a] _{vertes}	312 (110 – 690)	250 (58-546)	34 (0-140)	19 (0-75)	108 (3-233)
	% _{vertes}	28% (12%-42%)	22% (4%-91%)	2% (0%-7%)	3% (0%-7%)	20% (1%-35%)
Ge	[chl _a] _{vertes}	396 (107 – 835)	145 (69-185)	78 (0-263)	18 (0-87)	124 (0-250)
	% _{vertes}	29% (7%-51%)	24% (12%-43)	10% (0%-19%)	6% (0%-28%)	30% (0%-41%)

Tableau 34 : Moyennes par zone de : biomasses des « algues vertes » ([chl_a]_{vertes} en ng chl_a·L⁻¹) et leur dominance (%_{vertes}) pour les eaux de surface des cinq campagnes. Les valeurs en « **gras** » présentent les valeurs moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

Distribution spatiale des dominances en Algues Vertes (%_{verte}) :

Sur le plateau des Landes, les deux campagnes printanières présentent des dominances en algues vertes supérieures à 30%, avec des valeurs de l'ordre de 80% sur la station 28 en avril 1999 (Figures 58-a et 58-b). En avril 1998, une zone avec des valeurs de 30% est observée sur l'isobathe de 100m, entre l'embouchure de la Gironde et l'Île d'Yeu. En juin 1999 les plus fortes dominances sont observées au nord de Belle Île et sur le bord externe du plateau, cependant elles n'ont pas dépassé 20% (Figure 58-c).

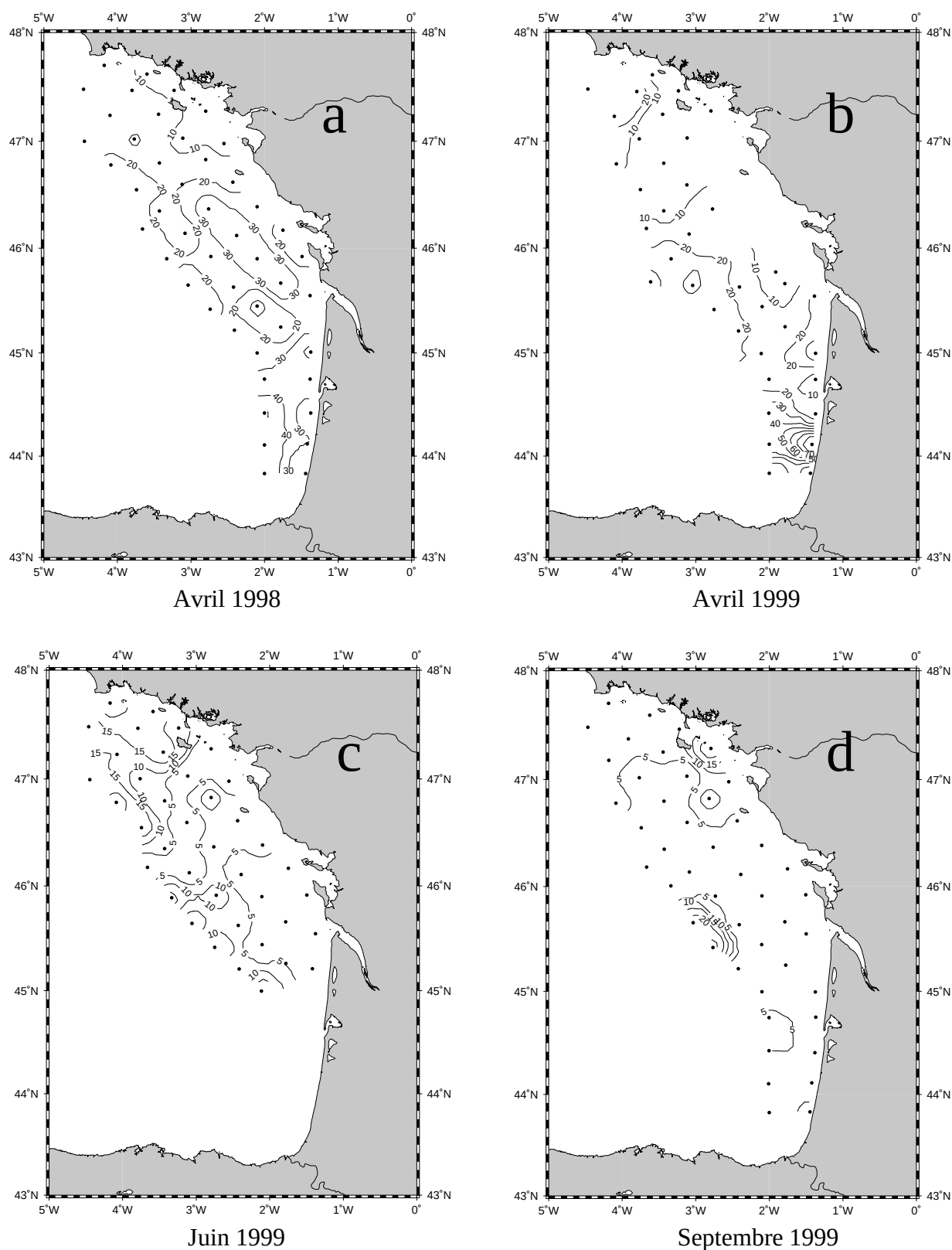


Figure 58 : Distribution de dominances d'algues vertes (%_{verte}) pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999) ; c) Modycot 99.2 (juin 1999) ; d) Modycot 99.3 (septembre 1999).

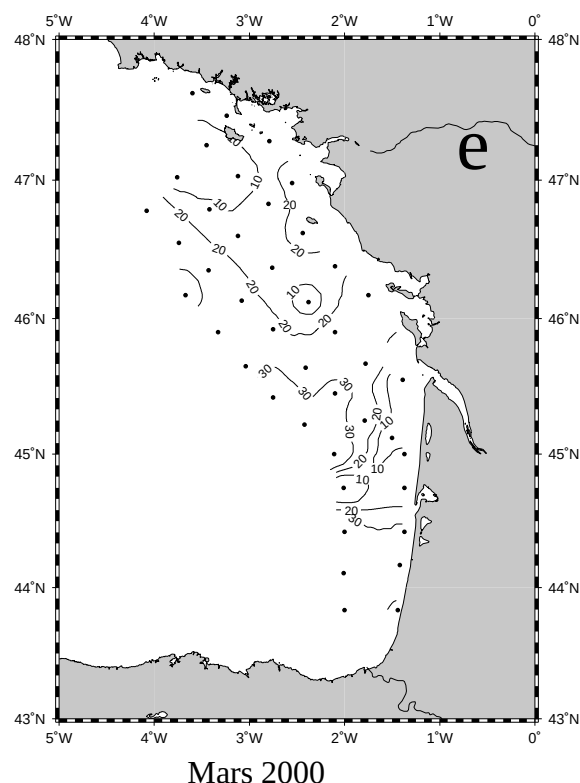


Figure 58-suite : Distribution de dominances d'algues vertes (%_{verte}) pour la campagne e) Modycot 2000 (mars 2000).

La fin de l'été (septembre 1999) connaît deux pics de plus de 20%, situés à l'embouchure de la Loire et sur les stations 46 et 42, au bord du talus (Figure 58-d). L'ensemble du PCAF présente des valeurs de l'ordre de 5% à cette époque. La situation en mars 2000 est très similaire à celle d'avril 1998, avec notamment des dominances supérieures à 30% au sud du 45° parallèle (Figure 58-e). Encore une fois, les conditions printanières de 1998 ressemblent davantage aux conditions hivernales de mars 2000, qu'à celles d'avril 1999.

Distribution des dominances moyennes en Algues Vertes par zone :

L'évolution des dominances moyennes d'algues vertes par zone est assez complexe, montrant en avril 1998 et 1999, une variabilité entre les zones externes et internes plus faible que celle existante entre la Loire et la Gironde (Tableau 34). De leur analyse, trois scénarios émergent. a) Les campagnes printanières d'avril 1998 et 1999 présentent une sectorisation Loire-Gironde, où les valeurs de la Gironde sont supérieures d'environ 10% par rapport à celles de la Loire. b) Dans l'autre extrême, la situation hivernale de mars 2000 montre une

sectorisation « zone externe-zone interne » où les valeurs des zones externes sont supérieures d'environ 10% par rapport à celles des zones internes. c) Les dominances en juin et septembre 1999 sont toutes inférieures à 15%, avec les zones internes relativement plus stables que les zones externes.

5.7.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine :

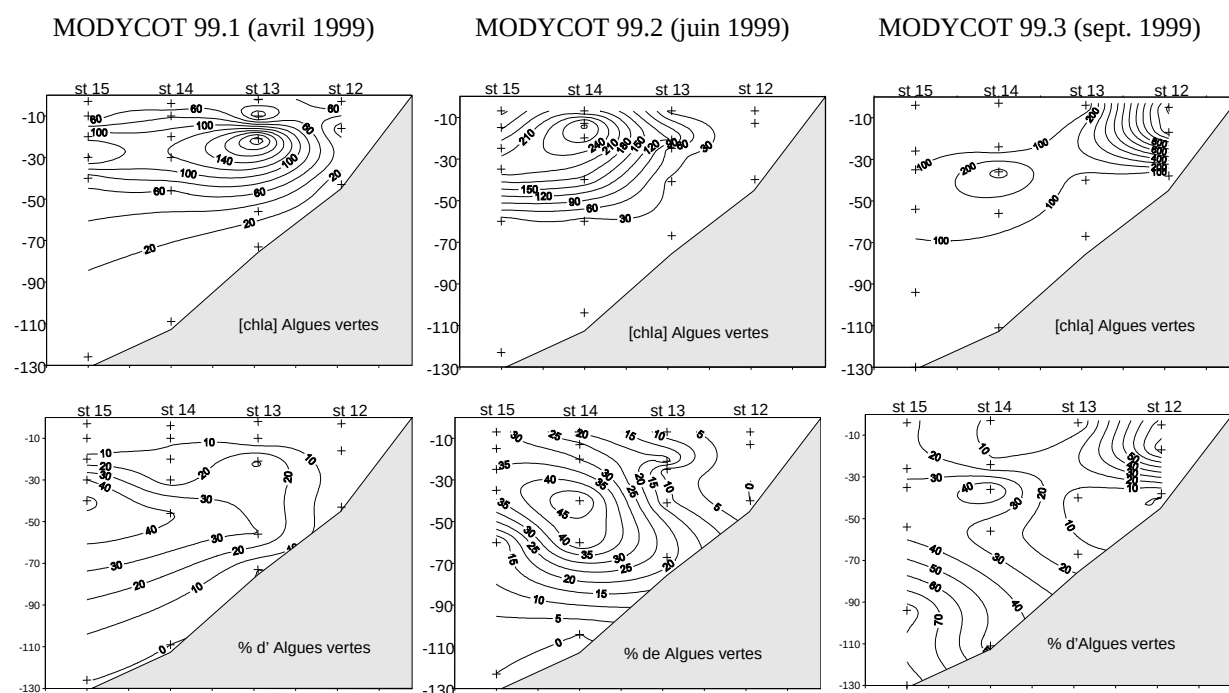


Figure 59 : Biomasse $[chl a]_{\text{verte}}$ en $ng \cdot L^{-1}$ et dominance ($\%_{\text{verte}}$) des algues vertes obtenues par CHEMTAX sur la radiale Loire-Vilaine pour les campagnes Modycot 99.1 (avril 1999), Modycot 99.2 (juin 1999) et Modycot 99.3 (septembre 1999).

Sur les trois coupes verticales de la radiale Loire-Vilaine effectuées en avril, juin et septembre 1999, nous observons des dominances proches de 50% à 40m de profondeur, sur les stations extérieures (Figure 59). Mais leur distribution présente des caractéristiques différentes. En avril 1999, le pic d'une valeur de 50% situé à 40m ne coïncide pas avec le maximum de biomasse de la station 13 ($[chl a]_{\text{verte}} \sim 200 \text{ ng} \cdot L^{-1}$) situé vers 30m de profondeur. En juin 1999 les valeurs de dominance égales à 50% se trouvent aussi vers 40m de profondeur, mais à la verticale de la station 14. Le maximum de biomasse se situe sur cette même station, 20m au-dessus, avec des concentrations atteignant $300 \text{ ng} \cdot L^{-1}$. La situation de la fin de l'été est plus complexe ; la moitié extérieure (stations. 14 et 15) présente un gradient de dominance qui augmente avec la profondeur, allant de 10% jusqu'à 80% près du fond. Au

contraire, dans la zone interne (stations. 12 et 13), le gradient diminue dans le même ordre de grandeur de la surface vers le fond. Un maximum de sub-surface égal à $300 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$ est observé vers 40m de profondeur à la station 14, cependant les plus fortes biomasses sont enregistrées près des côtes, où les valeurs ont été supérieures à $1000 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$.

5.7.3. Analyse pigmentaire :

Etant donnée la petite taille et la fragilité des composantes du groupe d'algues vertes, nous ne disposons pas d'autre moyen d'évaluation de leur abondance ou biomasse que la méthode chémotaxonomique. L'absence de lutéine sur l'ensemble d'échantillons et la présence de prasinoxanthine, suggère que les prasinophycées ont été largement dominantes sur les chlorophycées. L'absence de lutéine et prasinoxanthine sur des échantillons où la chlorophylle *b* est présente peut indiquer la présence des prasinophycées ne contenant pas de prasinoxanthine, ou des dinoflagellés contenant la chlorophylle *b* comme cela a été le cas en juin 1999.

5.8. Variabilité saisonnière des cyanophycées

5.8.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax. Une description de la distribution spatiale des dominances des cyanophycées (%_{cycano}) par campagne est faite (Figures 60-a à 60-d). Leurs biomasses ([chl_a]_{cycano}) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 35.

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	[chl _a] _{cycano}	3 (0 – 22)	---	3 (0-38)	162 (102-254)	6 (0-40)
	% _{cycano}	1% (0%-5%)	---	1% (0%-10%)	45% (16%-91%)	1% (0%-4%)
Le	[chl _a] _{cycano}	7 (0 – 21)	---	8 (0-34)	93 (64-157)	7 (0-34)
	% _{cycano}	1% (0%-4%)	---	1% (0%-5%)	58% (38%-80%)	2% (0%-11%)
Gi	[chl _a] _{cycano}	6 (0 – 29)	---	6 (0-48)	228 (114-405)	8 (0-30)
	% _{cycano}	1% (0%-6%)	---	0% (0%-1%)	54% (21%-73%)	1% (0%-5%)
Ge	[chl _a] _{cycano}	0 (0 – 0)	---	0 (0-0)	150 (50-260)	7 (0-39)
	% _{cycano}	0% (0%-0%)	---	0% (0%-0%)	51% (28%-80%)	1% (0%-6%)

Tableau 35 : Valeurs moyennes par zone de : a) biomasses des cyanophycées ([chl_a]_{cycano} en ng chl_a·L⁻¹) et b) dominances (%_{cycano}) pour les eaux de surface des quatre campagnes. Les valeurs en « gras » présentent les valeurs moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

La campagne d'avril 1999 n'a pas été décrite par la méthode pigmentaire à cause des faibles concentrations en zéaxanthine trouvées. Ces faibles concentrations (6 à 31 ng zeax·L⁻¹) ont été essentiellement observées sur les bords extérieurs de la Loire et de la Gironde.

Distribution spatiale des dominances de cyanophycées (%_{cycano}) :

Les plus fortes dominances de cyanophycées, en dehors de septembre 1999, sont trouvés en mars 2000 sur la zone externe de la Loire avec des valeurs égales à 11% (Figure 60-c). Pour les situations d'avril 1998 et juin 1999, les dominances n'ont qu'exceptionnellement dépassé 5%, avec une distribution spatiale qui situe les maxima au nord, sur la zone externe et dans le panache de la Gironde (Figures 60-a et 60-b).

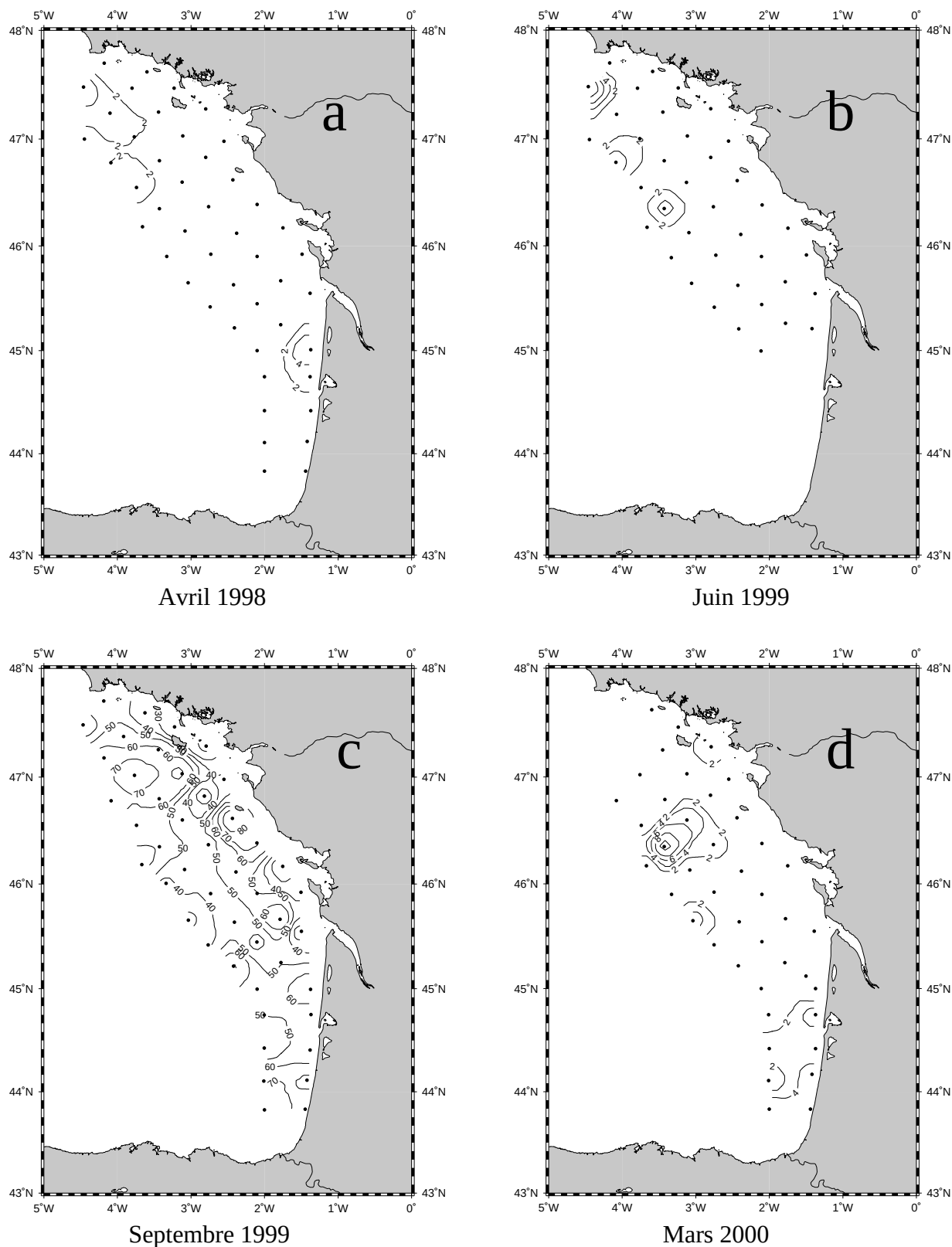


Figure 60 : Distribution de dominance de cyanophycées (%_{cyano}) pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999); c) Modycot 99.3 (septembre 1999); d) Modycot 2000 (mars 2000).

En septembre 1999 des valeurs inférieures à 30% sont observées près des embouchures des fleuves Loire et Gironde et sur le bord du talus, entre les deux fleuves. Le reste du PCAF présente des valeurs supérieures à 40% et même jusqu'à 91% au sud de l'île d'Yeu. Ces derniers chiffres ne laissent pas d'ambiguïté sur le fait que les cyanophycées ont été le groupe dominant dans cette fin d'été 1999 en surface (Figure 60-c).

Distribution des dominances moyennes en cyanophycées par zone :

Sauf pour septembre 1999, toutes les dominances moyennes ne dépassent pas la valeur de 2% (Tableau 35). Septembre 1999 présente une faible variabilité dans la distribution des dominances moyennes de cyanophycées sur le PCAF, avec des valeurs moyennes par zone allant de 45% à 58%. La plus forte valeur moyenne se trouve sur la Loire externe avec une valeur égale à 58%

5.8.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine :

Seules les concentrations en zéaxanthine observées dans la radiale Loire-Vilaine en septembre 1999 ont permis de résoudre la classe des cyanophycées sur toute la colonne d'eau (Figure 61).

Les plus fortes biomasses se trouvent dans les premiers 40 m de la zone externe ($[chl a]_{cyano} = 160 \text{ ng} \cdot \text{L}^{-1}$ à 30 m de profondeur). A partir des 50 m de profondeur, la biomasse de cyanophycées chute rapidement jusqu'à des valeurs nulles, près du fond.

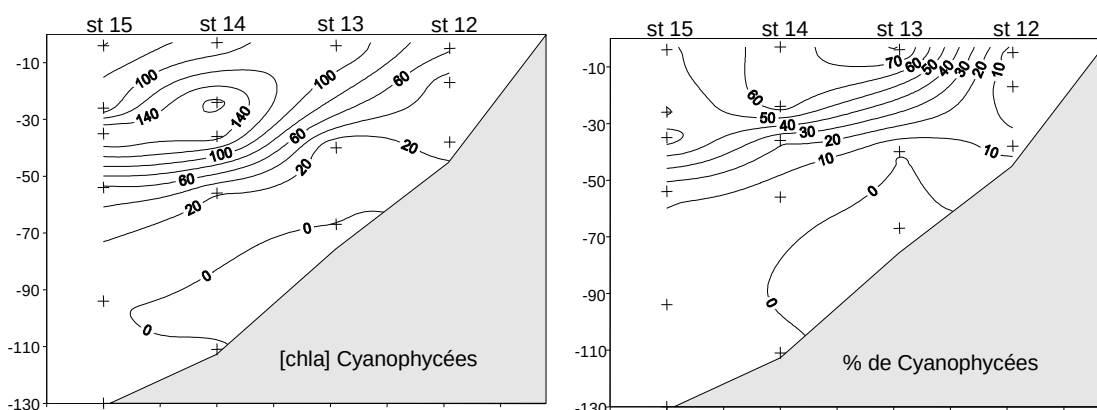


Figure 61: Biomasse ($[chl a]_{cyano}$ en $\text{ng} \cdot \text{L}^{-1}$ et dominance ($\%_{cyano}$) des cyanophycées obtenues par CHEMTAX sur la radiale Loire-Vilaine pour la campagne Modycot 99.3 (septembre 1999).

Dans la distribution de dominances de cyanophycées, nous observons un fort gradient entre 30m et 50m de profondeur. Les plus fortes dominances, situées en surface, ont rapidement diminué vers le fond, où vers 50m environ elles sont inférieures à 20%

5.8.3. Analyse des abondances obtenues par cytométrie de flux :

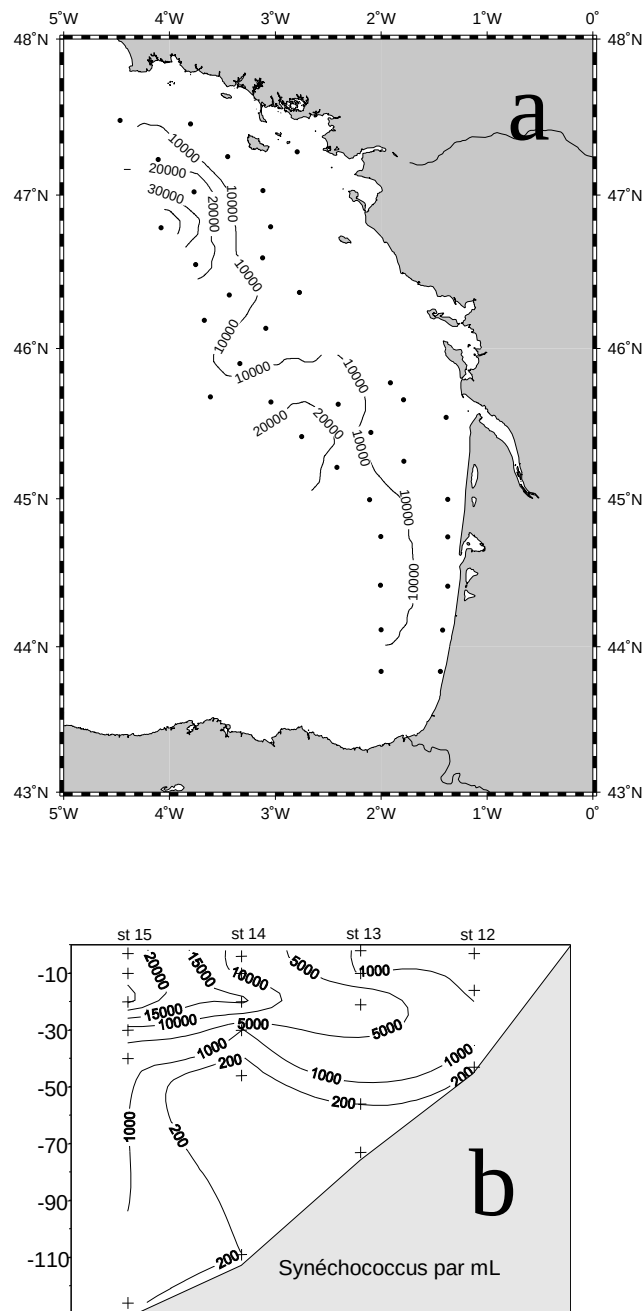


Figure 62 : Abondances de la cyanophycée *Synechococcus* spp. obtenues par cytométrie de flux pour la campagne Modycot 99.1 (avril 1999) en cellules·mL⁻¹ : a) abondances de surface et b) radiale Loire-Vilaine.

Avril 1999 : Les résultats d'identification et de dénombrement picophytoplanctoniques obtenus par cytométrie de flux ont mis en évidence une population de *Synechococcus* spp. avec des valeurs d'abondances maximum de 50 000 cellules·mL⁻¹ (Figure 62). Ces résultats d'abondances dans la radiale Loire-Vilaine présentent une distribution semblable à celle obtenue en septembre par chémotaxonomie, où les plus fortes valeurs se situent sur les premiers 40 m de profondeur dans le bord externe du plateau (> 10 000 cel·mL⁻¹). Un maximum de sub-surface est perceptible à environ 20 m de profondeur. Sur la station 15, la plus proche du talus, est observée une augmentation de l'abondance de *Synechococcus* spp. dans les couches plus profondes. Ce phénomène pourrait être attribué à un plus fort mélange vertical (Figure 27-b).

Le phénomène le plus marquant dans l'évolution saisonnière des cyanophycées a eu lieu en septembre 1999, et il est bien dommage de ne pas avoir des mesures d'abondances cellulaires à ce moment. Cependant, avec les abondances obtenues en avril nous pouvons estimer le contenu en zéaxanthine par cellule de *Synechococcus*. Avec cette dernière valeur nous pouvons envisager une estimation de l'abondance cellulaire de septembre 1999 à partir des concentrations en zéaxanthine mesurés.

La concentration moyenne de zéaxanthine par cellule de *Synechococcus* calculée en avril 1999 est de 0.7 fg zea·cel⁻¹ (Figure 63). Cette valeur est inférieure à celle trouvée par Vidussi, 1998 (avec une moyenne égale à 2.56 fg zea·cel⁻¹ sur trois souches) et Jeffrey et Wright, 1997 (1.6 fg zea·cel⁻¹).

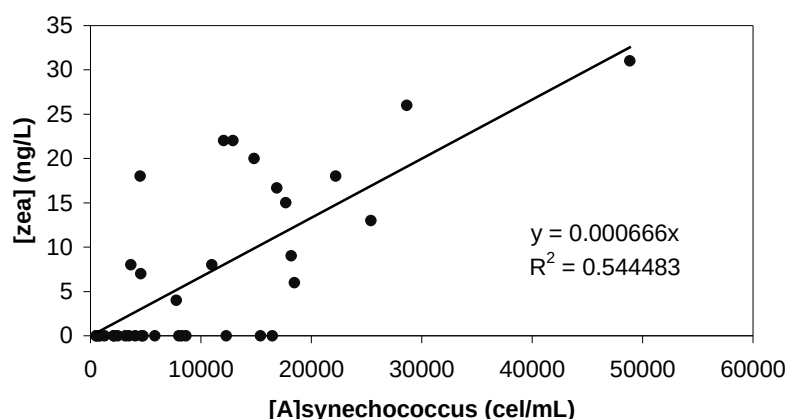


Figure 63 : Régression linéaire existant entre les concentrations en zéaxanthine (ng·L⁻¹) et les abondances en *Synechococcus* spp. (cel·mL⁻¹) obtenues par HPLC et cytométrie de flux respectivement pour la campagne Modycot 99.1 d'avril 1999.

Le calcul des abondances par cette méthode met en évidence un minimum de 40000 cellules de *Synechococcus* par mL à la station 15 ($[zea] = 29 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$) et un maximum de 350000 $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ à la station 27, au sud des Landes ($[zea] = 246 \text{ ng}\cdot\text{L}^{-1}$). Il ne s'agit que d'une estimation sous l'hypothèse que la zéaxanthine se trouve uniquement chez les cyanophycées, représentées elles mêmes par *Synechococcus* spp. et que la valeur de $0.7 \text{ fg zeaxanthin}\cdot\text{cel}^{-1}$ est valable pour septembre. Cependant, cette valeur étant inférieure aux valeurs issues de la littérature scientifique, elle ne peut que sur-estimer l'abondance de *Synechococcus* de septembre.

Zubkov *et al.* (1998) trouvent environ 35 000 $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ de *Synechococcus* en Mer Celtique, 4000 $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ dans les zones oligotrophes de l'Atlantique central, où *Prochlorococcus* est dominant, et des maximums de 100 000 et 200 000 $\text{cel}\cdot\text{mL}^{-1}$ dans la résurgence mauritanienne et sur le front observé à 36°S, respectivement.

5.9. Variabilité saisonnière des cryptophycées

5.9.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax. Une description de la distribution spatiale des dominances des cryptophycées (%_{crypto}) par campagne est faite (Figures 64-a à 64-c). Leurs biomasses ([chl_a]_{crypto}) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 36

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	[chl _a] _{cryptos}	118 (35 – 295)	---	61 (0-261)	---	129 (47-280)
	% _{cryptos}	18% (7%-38%)	---	7% (0%-21%)	---	19% (7%-33%)
Le	[chl _a] _{cryptos}	201 (67 – 584)	---	23 (1-100)	---	69 (0-152)
	% _{cryptos}	23% (11%-44%)	---	3% (0%-13%)	---	12% (0%-27%)
Gi	[chl _a] _{cryptos}	199 (86 – 335)	---	24 (0-68)	---	106 (1-413)
	% _{cryptos}	19% (9%-29%)	---	2% (0%-6%)	---	19% (0%-53%)
Ge	[chl _a] _{cryptos}	252 (74 – 516)	---	8 (0-54)	---	59 (0-178)
	% _{cryptos}	18% (11%-26%)	---	1% (0%-4%)	---	13% (0%-27%)

Tableau 36 : Valeurs moyennes par zone de : a) biomasses des cryptophycées ([chl_a]_{crypto} en ng chl_a·L⁻¹) et b) leur dominance (%_{crypto}) pour les eaux de surface de trois campagnes. Les valeurs en « **gras** » présentent les valeurs moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

Bien que les échantillons pris en avril 1999 présentent des valeurs significatives en alloxanthine, elles n'ont pas permis à CHEMTAX de résoudre correctement le groupe des cryptophycées. En septembre 1999, les concentrations significatives sont éparées et la plupart de stations présentent des valeurs égales à 0 ng allo·L⁻¹. Cette hétérogénéité de valeurs dans la matrice |S| produit des erreurs dans les résultats de CHEMTAX, raison pour laquelle ce groupe a été exclu des matrices.

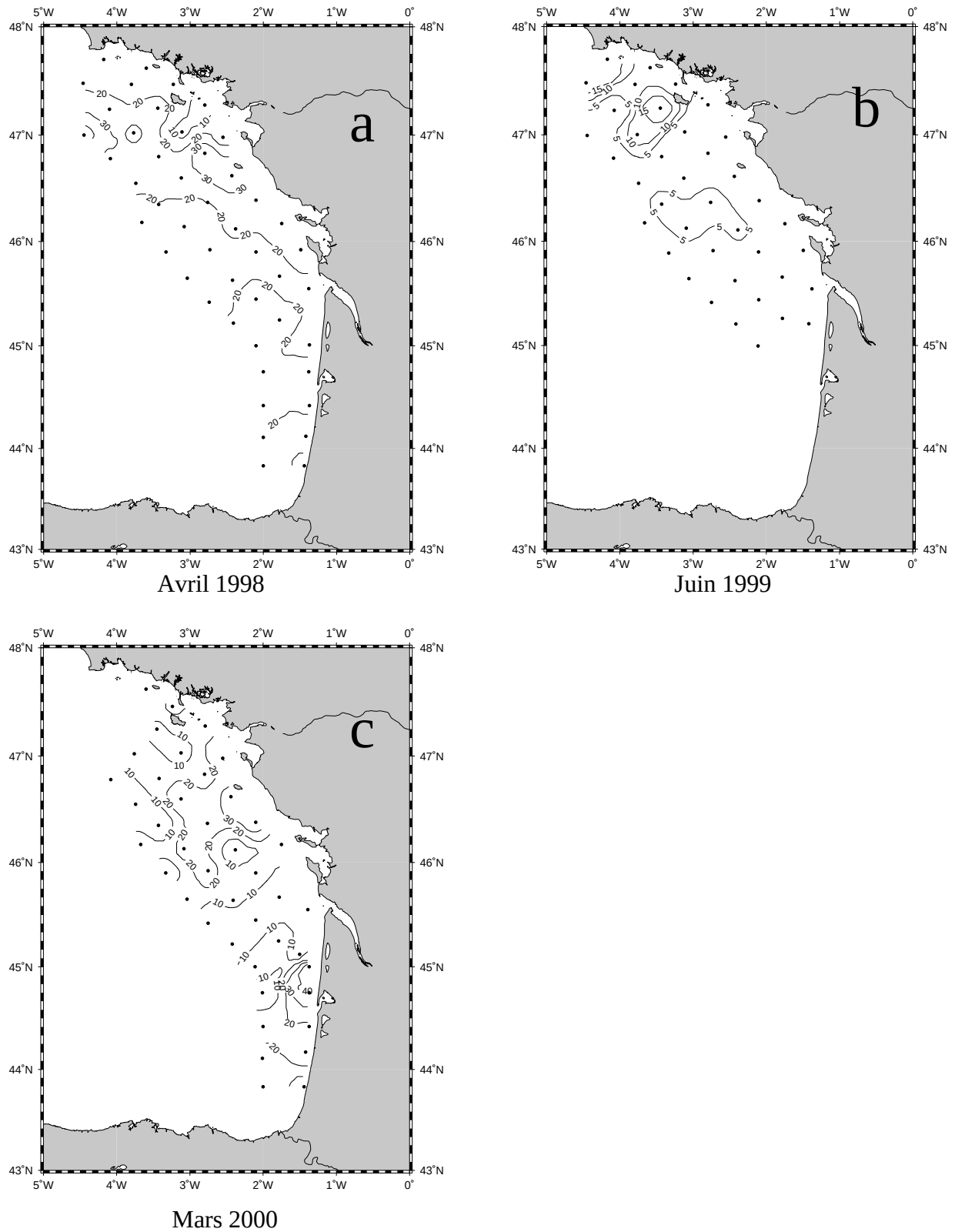


Figure 64 : Distribution de dominances de cryptophycées (%_{crypto}) pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.2 (juin 1999) ; c) Modycot 2000 (mars 2000).

Distribution spatiale des dominances de cryptophycées (%_{crypto}):

Les situations d'avril 1998 et mars 2000 montrent des valeurs supérieures à 20% (Figures 64-a et c). Des valeurs de dominance comprises entre 10% et 20% ont occupé une moitié de la surface du PCAF en avril 1998 et mars 2000, dépassant parfois la valeur de 40% (mars 2000). En juin 1999 sont calculées les plus faibles valeurs de dominance sur le PCAF, avec environ 5% sur une vaste zone. Au nord de Belle-Ile sont observées les plus fortes dominances avec des valeurs proches de 15% (Figure 64-b).

Distribution des dominances moyennes en cryptophycées par zone :

Malgré la faible variabilité des pourcentages moyens, le schéma de distribution est similaire à celui qui a été mis en évidence pour les biomasses moyennes. En mars 2000 nous observons des valeurs presque identiques entre les zones internes et externes de chaque fleuve, avec les plus fortes valeurs situées dans les zones internes (Tableau 36).

5.9.2. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) de la radiale Loire-Vilaine :

Pendant les campagnes d'avril 1998 et mars 2000, seuls les prélèvements en surface ont été effectués. En juin 1999, les très faibles concentrations en alloxanthine trouvées dans les échantillons profonds n'ont pas permis d'établir la distribution verticale des cryptophycées. La seule coupe verticale qu'il a été possible de résoudre, malgré les faibles valeurs de surface, est celle d'avril 1999 (Figure 65).

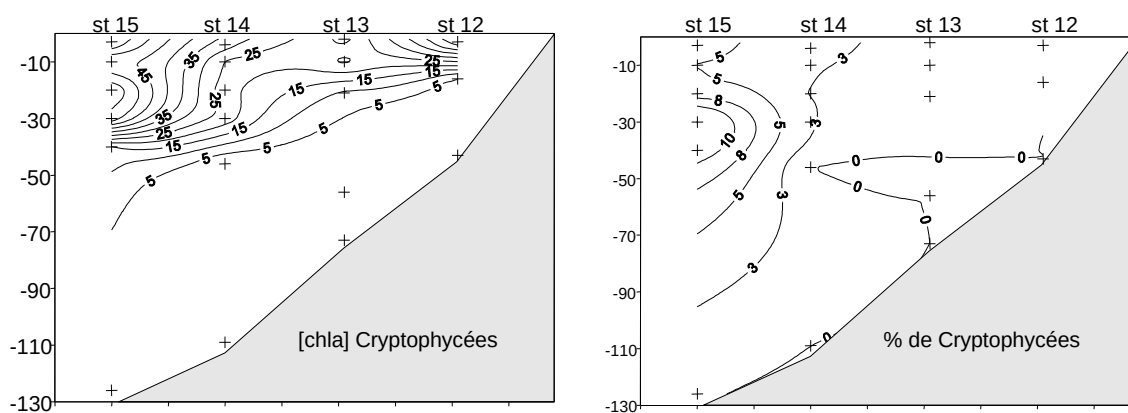


Figure 65 : Biomasse $[\text{chl}a]_{\text{cryp}}$ en $\text{ng}\cdot\text{L}^{-1}$ et dominance ($\%_{\text{cryp}}$) des cryptophycées obtenues par CHEMTAX sur la radiale Loire-Vilaine pour la campagne Modycot 99.1 (avril 1999).

Un maximum de biomasse en sub-surface égal à $55 \text{ ng chl}a \cdot \text{L}^{-1}$ est observé sur la station 15 à environ 20m de profondeur. La station 12 montre un autre maximum égal à $45 \text{ ng chl}a \cdot \text{L}^{-1}$ en surface. Sur toute la radiale, en dessous de 40m à 50m de profondeur, les valeurs de biomasse deviennent très faibles et inférieures à $5 \text{ ng chl}a \cdot \text{L}^{-1}$. Le maximum de dominance se situe vers 30m de profondeur sur la station 15 avec des valeurs de 10 %, légèrement en dessous du maximum de biomasse.

5.9.3. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques :

Distribution des abondances cellulaire de cryptophycées par station :

En avril 1998 des abondances supérieures à $400 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$ sont observées sur la moitié extérieure du plateau, à l'ouest de Belle-Ile et sur le plateau des Landes (Figure 66-a). Cette distribution coïncide avec celle mise en évidence par l'étude pigmentaire de CHEMTAX (Figure 64-a). En avril 1991, leur abondance est divisée par deux, avec des maxima d'environ $150 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$ situés dans la zone interne entre la Loire et la Gironde (Figure 66-b). En juin 1999, les plus fortes abondances sont observées sur la station 14, au sud de Belle-Ile, avec des valeurs supérieures à $200 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$ et au large de l'embouchure de la Gironde, avec des valeurs proches de $150 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$ (Figure 66-c).

L'étude pigmentaire de juin (Figure 64-b) situe le maximum de cryptophycées un peu plus au nord que les abondances (Figure 66-c) et ne ressoudé pas celui de l'embouchure de la Gironde à cause des faibles concentrations en alloxanthine. En septembre 1999, et sur les seules 11 stations échantillonnées entre la Loire et la Gironde, les abondances observées varient de 44 à $190 \text{ cellules} \cdot \text{mL}^{-1}$ (Tableau 37), ces abondances étant comparables à celles observées en avril 1998.

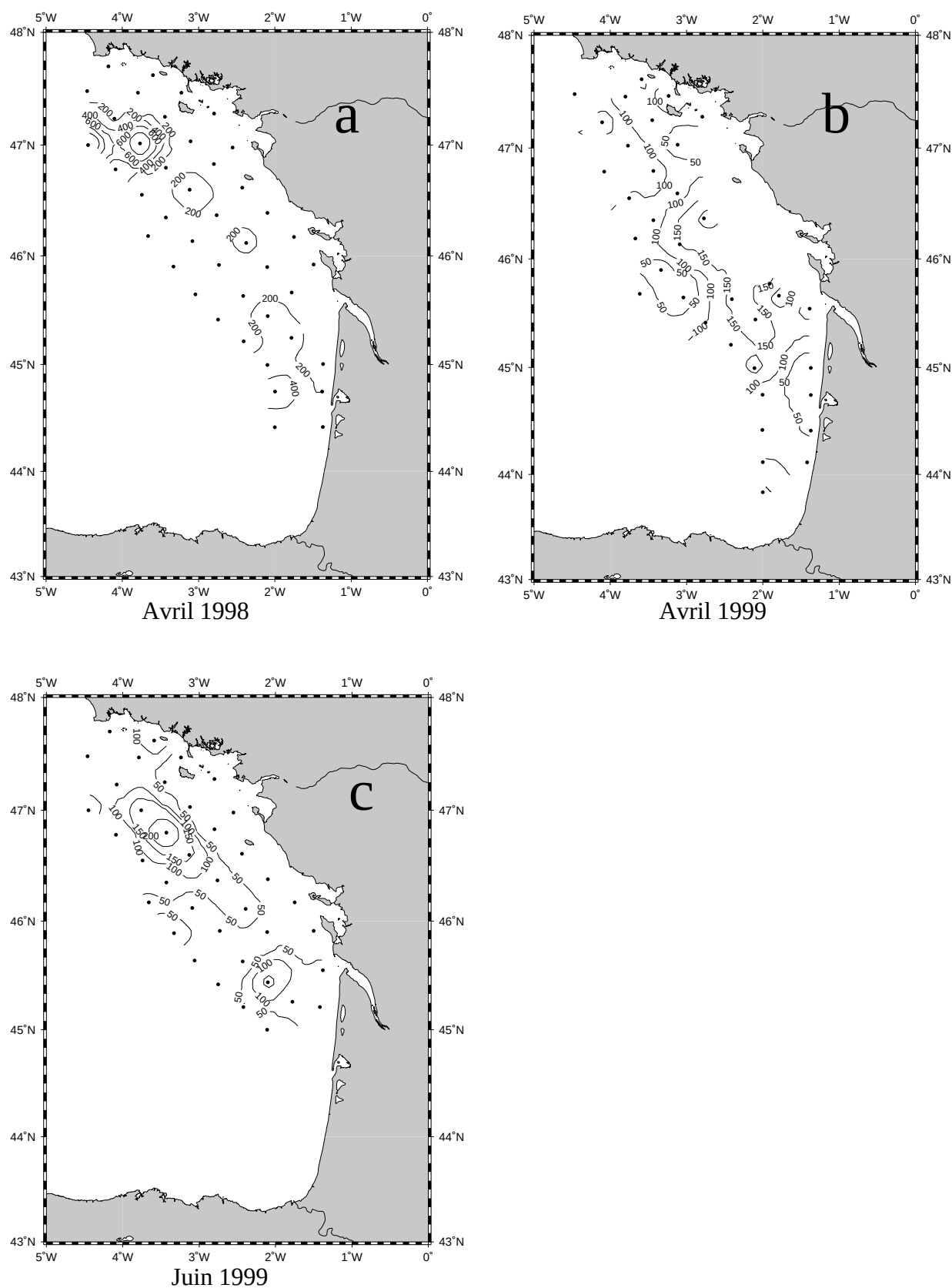


Figure 66 : Distribution des abondances de cryptophycées pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999) et c) Modycot 99.2 (juin 1999).

	MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99
Li	99 (47 - 176)	89 (30-207)	46 (3-143)	117 (72-165) * [n=4]
Le	253 (68-1265)	107 (29-171)	102 (34-248)	80 (59-93) * [n=3]
Gi	149 (54-270)	82 (24-165)	38 (0-71)	147 (103-190) * [n=2]
Ge	190 (33-573)	116 (26-177)	51 (15-162)	89 (44-133) * [n=2]

Tableau 37 : Abondances moyennes de cryptophycées en cellules·mL⁻¹ par zone et par campagne. Les valeurs entre parenthèses sont les valeurs minimum et maximum. Les moyennes de la campagne Modycot 99.3 (septembre 1999) n'ont que très peu de valeurs disponibles (n=11).

Distribution des abondances cellulaires de cryptophycées par zone :

Les zones externes et particulièrement celle de la Loire, présentent les plus fortes abondances moyennes (Tableau 37). En avril 1998 la variabilité inter-zone est maximale avec les plus fortes valeurs moyennes enregistrées. Une nette tendance à la diminution des abondances moyennes est mise en évidence du printemps vers l'été. Cette même tendance est aussi observée (dans les mêmes proportions) sur l'étude pigmentaire (Tableau 36).

5.9.4. Analyse écologique :

Bien que les cryptophycées soient très abondantes en nombre de cellules (jusqu'à 1265 cel·mL⁻¹), mettant en évidence un phénomène de bloom, leur petite taille ne leur permet pas d'atteindre de fortes biomasses. Cependant, en avril 1998 (Loire externe), elles ont atteint sur certaines stations, des valeurs de dominance égales à 44%, et en mars 2000 (Gironde interne) de 53%. Sur l'ensemble des trois campagnes échantillonnées, elles semblent mieux se développer sur les zones externes de la Loire et de la Gironde.

Les 11 stations échantillonnées de la campagne Modycot 99.3 (septembre 1999) montrent des abondances en cryptophycées supérieures à celles observées en avril et en juin 1999, cependant les concentrations en alloxanthine sont **égales à zéro sur 10 des 11 stations** (station 11, égale à 15 ng allo·L⁻¹). Après avoir éliminé les incertitudes liées à un possible artefact de mesure ou d'identification et comptage, nous allons explorer l'hypothèse pigmentaire.

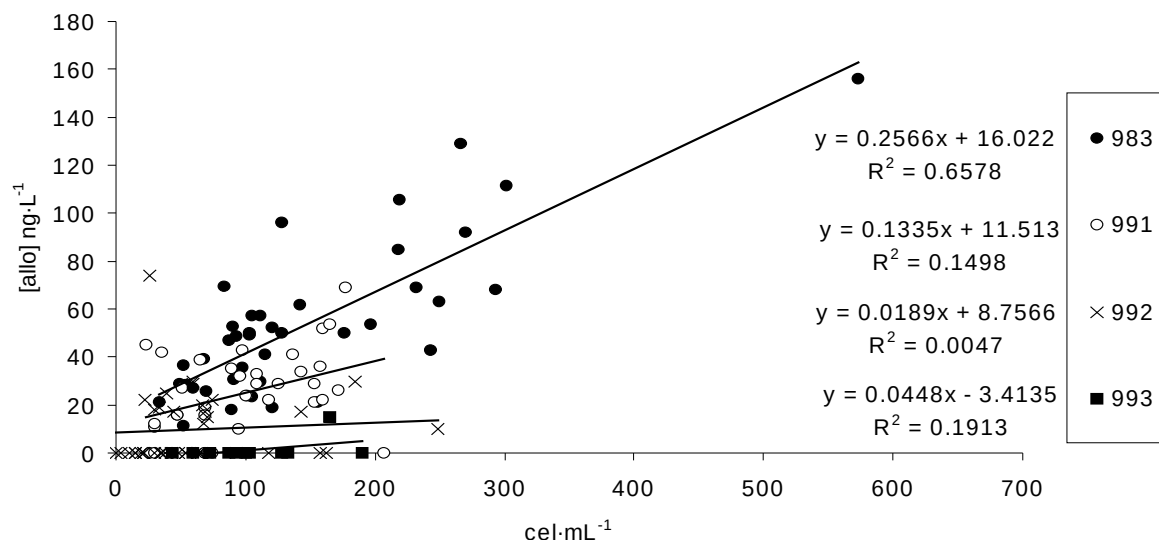


Figure 67 : Droites de régression des comptages de cryptophycées vs. concentrations en alloxanthine en surface, sur les campagnes Modycot 98.3 (avril 1998), Modycot 99.1 (avril 1999), Modycot 99.2 (juin 1999) et Modycot 99.3 (septembre 1999). Les droites de régression sont présentées dans le même ordre que les équations, avec leur coefficient de détermination (R^2) par campagne.

Si nous réalisons une droite de régression pour chaque campagne, avec les valeurs d'abondances cellulaires vs les concentrations en alloxanthine, nous observons une diminution de la pente de la droite de régression au fur et à mesure que l'été avance (Figure 67). Ceci peut être aussi interprété comme une diminution progressive de la concentration cellulaire en alloxanthine, avec l'augmentation de l'ensoleillement (diminution de la pente). Schlüter *et al.* (2000), travaillant avec la cryptophycée *Plagioselmis prolunga* en laboratoire, observent une diminution du rapport pigmentaire [allo:chl*a*] de 0.68 à 0.49 quand les conditions de lumière passent de $230 \mu\text{Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (4π) à $554 \mu\text{Ein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (4π). Cette diminution de la quantité d'alloxanthine en fonction du niveau d'irradiance peut expliquer ce phénomène. Sur la figure 67, nous observons en septembre, une légère augmentation de la pente de la droite de régression, au moment où le niveau d'irradiance est inférieur à celui enregistré en juin 1999 (Figure 14), ce qui consolide notre hypothèse.

5.10. Variabilité saisonnière des chrysophycées

5.10.1. Analyse pigmentaire (CHEMTAX) en surface :

Cette analyse est effectuée sur la base de valeurs de dominance obtenues par Chemtax. Une description de la distribution spatiale des dominances des chrysophycées (%_{chryso}) par campagne est faite (Figures 68-a et 68-b). Leurs biomasses ([chl_a]_{chryso}) peuvent être déduites à partir des concentrations de chlorophylle *a* et de dominances respectives. Cependant, les cartes de ces dernières peuvent être consultées sur le cédérom annexe à cette thèse. Une nouvelle description tenant compte des valeurs moyennes des dominances par zone est ensuite réalisé. Les valeurs moyennes de dominance et de biomasse sont indiquées dans le tableau 38

		MOD98.3 Avril 98	MOD99.1 Avril 99	MOD99.2 Juin 99	MOD99.3 Sept. 99	MOD2000 Mars 2000
Li	[chl _a] _{chryso}	2 (0 – 16)	12 (0-51)	---	---	---
	% _{chryso}	0% (0%-2%)	1% (0%-5%)	---	---	---
Le	[chl _a] _{chryso}	13 (0 – 21)	51 (0-94)	---	---	---
	% _{chryso}	1% (0%-2%)	5% (0%-7%)	---	---	---
Gi	[chl _a] _{chryso}	18 (0 – 126)	27 (0-126)	---	---	---
	% _{chryso}	1% (0%-8%)	1% (0%-2%)	---	---	---
Ge	[chl _a] _{chryso}	9 (0 – 30)	32 (1-107)	---	---	---
	% _{chryso}	1% (0%-1%)	4% (0%-8%)	---	---	---

Tableau 38 : Valeurs moyennes par zone de : a) biomasses des chrysophycées ([chl_a]_{chryso} en ng chl_a·L⁻¹) et b) dominances (%_{chryso}) pour les eaux de surface des deux campagnes. Les valeurs en « **gras** » présentent les valeurs moyennes et entre parenthèses sont indiquées les valeurs minimum et maximum observées.

Les seuls résultats significatifs obtenus par CHEMTAX en concentration de chrysophycées, ont été ceux des situations printanières d'avril 1998 et 1999.

Distribution spatiale des dominances de chrysophycées (%_{chryso}) :

Des valeurs de dominance proches de 5% ont été observées en avril 1998 sur le bord interne des côtes landaises (Figure 68-a) et avril 1999 des valeurs du même ordre de grandeur sont perceptibles au large de l'embouchure de la Gironde (Figure 68-b).

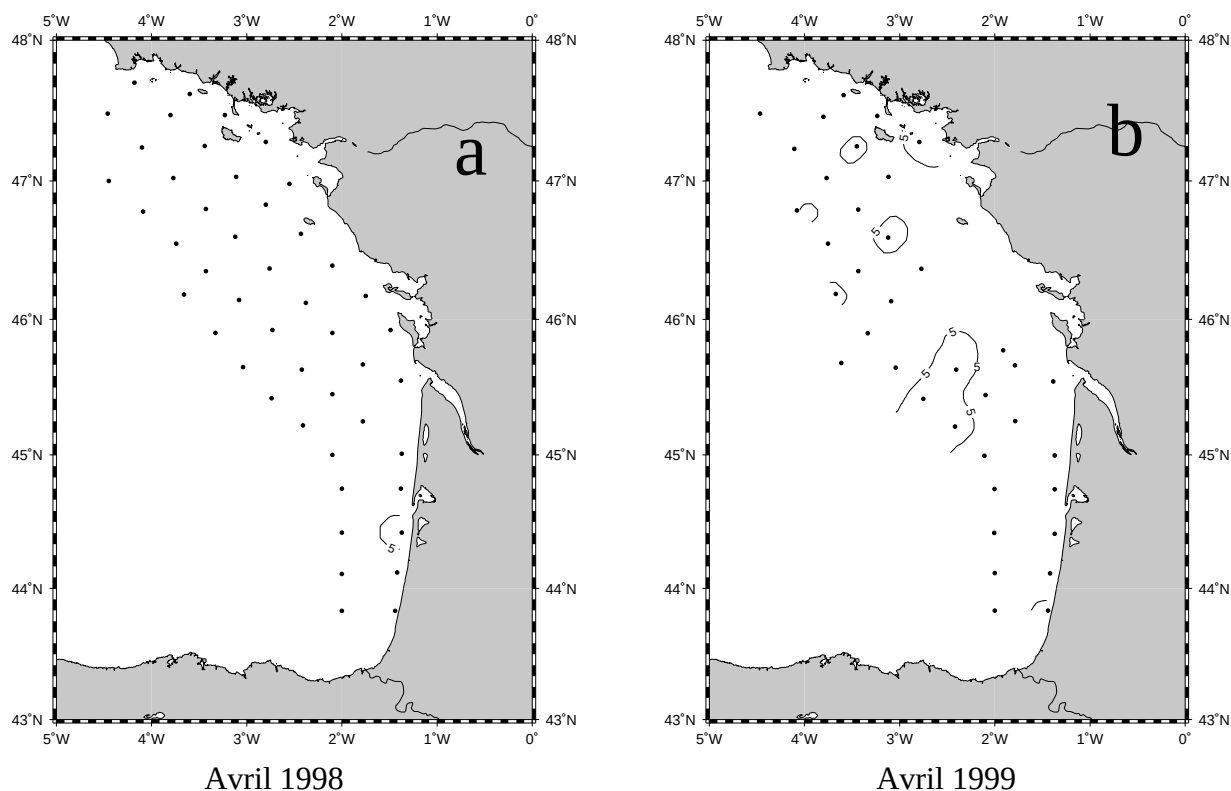


Figure 91 : Distribution du pourcentage de chrysophycées $\%_{\text{chryso}}$ pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999).

Distribution des dominances moyennes en chrysophycées par zone :

Tout comme pour la distribution de la biomasse, les dominances étaient plus importantes en avril 1999 sur les zones externes (Tableau 38). Cependant les valeurs moyennes n'ont pas dépassé 5%, et la plus forte valeur absolue en dominance a été égale à 8% sur la Gironde externe.

5.10.2. Analyse des abondances obtenues par comptages microscopiques :

Le comptage des silicoflagellés a été restreint au genre *Dictyocha*, facilement repérable au microscope optique. Leur abondance doit être prise comme un indice qualitatif, car le faible nombre de cellules comptées (entre 1 et 10 cellules maximum par échantillon) ne permet pas d'obtenir de précision statistique satisfaisante.

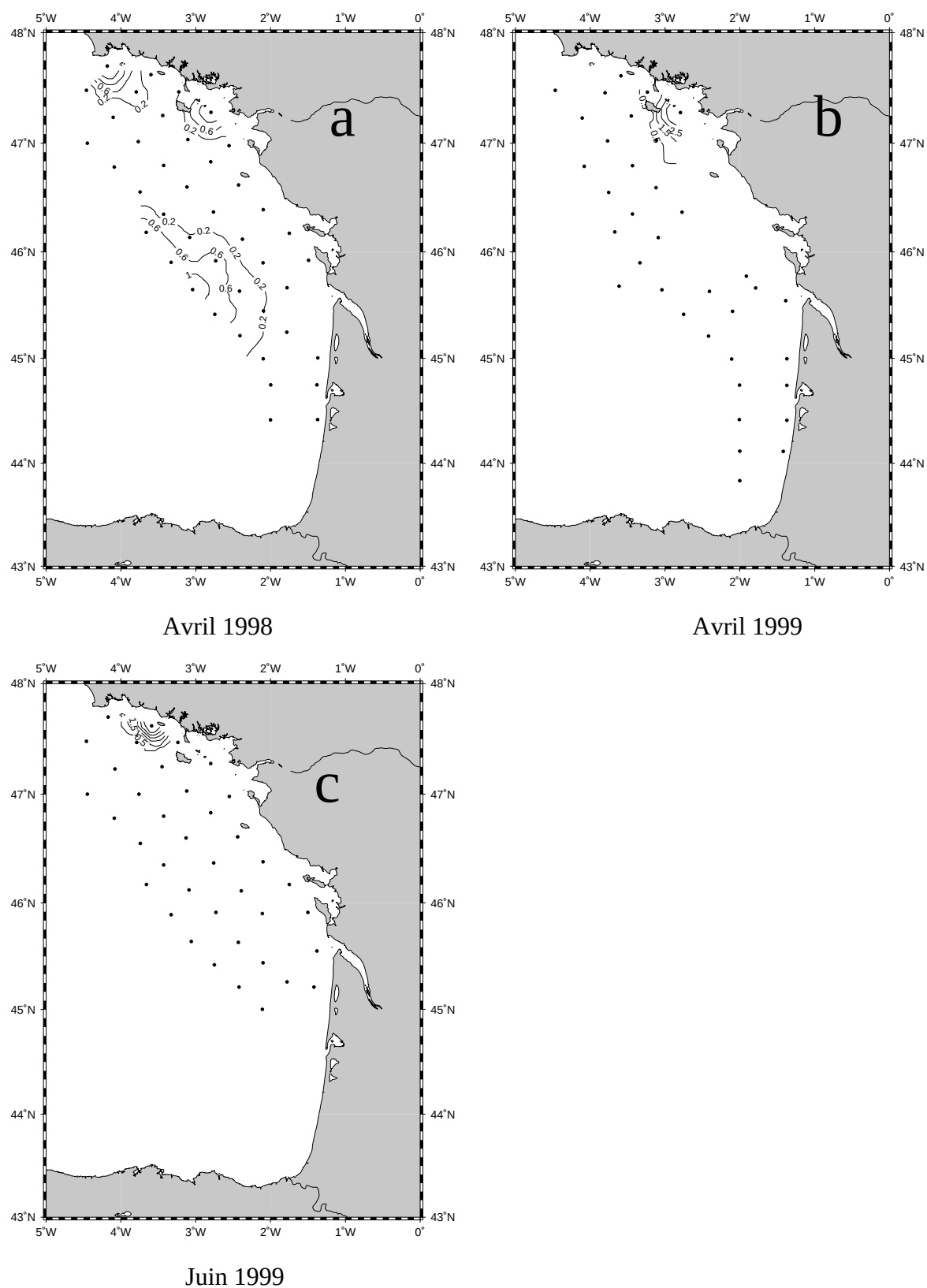


Figure 69 : Distribution spatiale des abondances du silicoflagellé *Dictyocha* sp. en cel·mL⁻¹ pour les campagnes a) Modycot 98.3 (avril 1998) ; b) Modycot 99.1 (avril 1999) et Modycot 99.2 (juin 1999).

Les abondances maximales de *Dictyocha* sp. en avril 1998 ($\sim 1000 \text{ cel} \cdot \text{L}^{-1}$) sont situées dans le même secteur que le maximum de prymnésiophycées (bloom d'*Emiliana huxleyi* observé sur le bord externe du plateau) et dans le sud Bretagne (Figure 69-a). Cependant, la faible corrélation observée entre 19'hexanoyloxyfucoxanthine et 19'butanoyloxyfucoxanthine pour la campagne d'avril 1998 ($r=0.48$), suggère qu'ils ne proviennent pas de la même source phytoplanctonique et que la totalité de la 19'butanoyloxyfucoxanthine pourrait être attribuée à la présence de *Dictyocha*.

En avril 1999 les abondances maximales ont été quatre fois supérieures à celles d'avril 1998 et restreintes à la zone de la Baie de la Vilaine (Figure 69-b). En juin 1999, les valeurs d'abondances maximales ont été observées entre Penmarc'h et Belle-Ile (Figure 69-c).

CHAPITRE 6 : LES CYCLES PHYTOPLANCTONIQUES DU PCAF

6.1. Les biomasses chlorophylliennes trouvées sur le PCAF, sont-elles du même ordre de grandeur que celles rencontrées sur d'autres structures productives ?

Les niveaux de biomasse chlorophyllienne instantanée mesurés lors des quatre campagnes avec le fluorimètre, montrent une forte variabilité (16 à 118 mg chl $a \cdot m^{-2}$). Leurs moyennes pour l'ensemble du PCAF se trouvent entre 32 mg chl $a \cdot m^{-2}$ en mars 2000 et 50 mg chl $a \cdot m^{-2}$ en juin 1999 (voir chapitre 5.2.3.).

PUBLICATION	LIEU	PERIODE	Z intégration (m)	Chl a intégrée (mg chl $a \cdot m^{-2}$)
Gibb <i>et al.</i> (2001)	ANE - Transect 60°N à 35°N	7 (96)	0 – 300 m	24 (à 37 °N) 80 (à 50°N)
Bidigarre <i>et al.</i> (1990)	ANW	4 (85)	0 – 200 m	38.6 (pre-bloom) 85 (bloom) 41.3 (post-bloom)
Peeken (1997)	OA	10, 11 (92)	0 – 60 m	10 (hors front) 90 (dans le front)
Claustre <i>et al.</i> (1994)	M.Alb.	5 (91)		20 (hors front) 100 (front d'Alboran)
Head et Horne (1993)	ANW 37°N – 40°W	4 (90)	0 – 200 m	17 - 46
Letelier <i>et al.</i> (1993)	PNE Trop. St ALOHA	2 – 10 (91)	0 – 200 m	17 – 41
Cette étude	PCAF	4 (99) à 3 (2000)	0 – 40 m à 0- 140 m	46 (avril 99) 50 (juin 99) 38 (septembre 99) 32 (mars 2000)

Tableau 39 : Valeurs de chl a intégrées pour différentes zones océaniques.

Il faut noter que les profondeurs d'intégration sont variables sur le PCAF et que la combinaison d'une forte concentration en chlorophylle a avec une faible profondeur, peut donner des résultats comparables à ceux d'une zone où nous trouverons des faibles concentrations avec des plus fortes profondeurs. Les valeurs de biomasse totale obtenues sur le PCAF sont du même ordre que celles enregistrées sur les zones frontales de grande productivité (Tableau 39). Nous devons maintenant étudier quelle est la distribution spatio-temporelle des différents groupes phytoplanctoniques à l'intérieur de cette biomasse.

6.2. Quelles sont les groupes phytoplanctoniques dominants sur l'ensemble du PCAF ? Y a-t-il une succession des classes algales ?

Les **diatomées** sont présentes toute l'année sur le PCAF avec des pourcentages variant entre 20% et 51% de la biomasse totale (Figure 70). Leurs plus fortes valeurs sont celles enregistrées au printemps 1999 et en mars 2000. Les **prymnésiohycées**, à l'exception de la situation de mars 2000 (5% de la biomasse), présentent une faible variabilité saisonnière (entre 22% et 30%). La situation de juin 1999 est caractérisée par un plus fort développement de **dinoflagellés** (37%), dont le bloom côtier de *Gymnodinium chlorophorum*. En dehors de cette période, les dinoflagellés présentent des valeurs stables variant entre 4% et 6% de la biomasse autotrophe totale. Avec la forte stratification thermique de septembre 1999, associée à l'augmentation des températures de surface, le développement des **cyanophycées** atteint son maximum avec 43% de la biomasse autotrophe du PCAF. Leur apparition en dehors de cette période n'est pas été significative. Les **algues vertes** sont observées sur les cinq campagnes à des taux variant entre 5% et 23%, avec des valeurs supérieures à 20% en avril 1998 et mars 2000. Les **cryptophycées** présentent aussi des valeurs significatives en avril 1998 et mars 2000, mettant en évidence la similarité des situations d'avril 1998 et mars 2000.

En résumé : en hiver et au printemps, la biomasse autotrophe moyenne sur le PCAF est dominée par les diatomées, en été ce sont les dinoflagellés qui dominent, et à la fin de l'été, au moment où les sels nutritifs sont épuisés et que la stratification et les températures sont maximales, les cyanophycées peuvent représenter jusqu'à la moitié de la biomasse phytoplanctonique sur le plateau continental. Les prymnésiohycées et algues vertes sont présentes en toute saisons à de pourcentages variant entre 5% et 30% et les cryptophycées sont observées dans les conditions hivernales (avril 1998 et mars 2000).

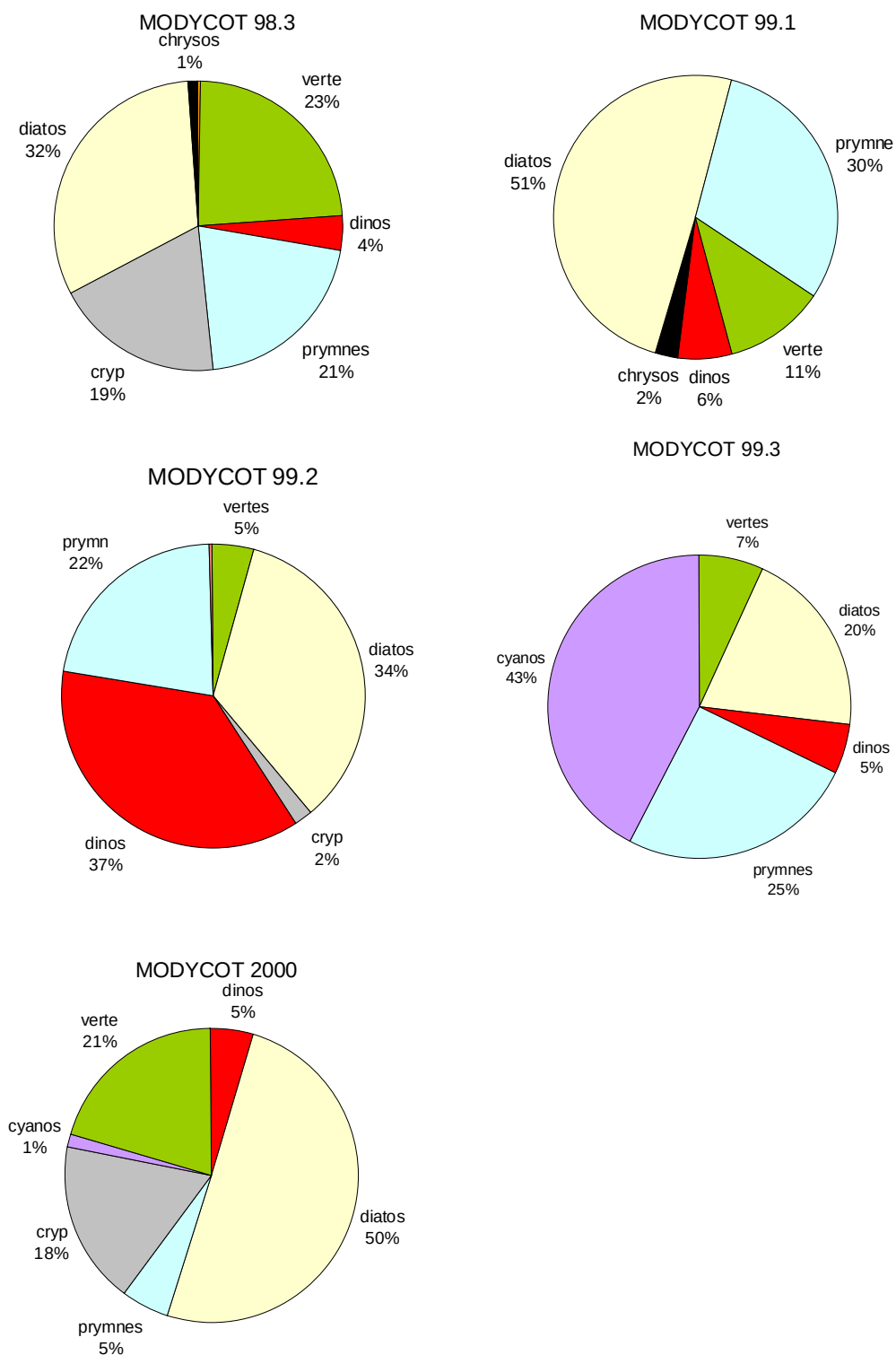


Figure 70 : Evolution saisonnière sur l'ensemble du PCAF des biomasses phytoplanctoniques par classe algale en surface. **jaune** : diatomées ; **noir** : chrysophycées ; **bleu** : prymnésiophycées ; **rouge** : dinoflagellés ; **vert** : algues vertes ; **gris** : cryptophycées ; **mauve** : cyanophycées.

6.3. Y a-t-il une sectorisation spatio-temporelle des groupes phytoplanctoniques sur le PCAF ?

La zone étudiée, couvrant environ 60 000 km², est suffisamment étendue pour présenter des variations spatiales significatives dans le développement des groupes phytoplanctoniques. Afin d'avoir une meilleure image de la variabilité spatio-temporelle des classes algales, nous schématiserons la distribution des classes dominantes (%_{classe}) pour les valeurs de surface (ensemble du PCAF, Figure 71) et sur la radiale Loire-Vilaine (Figure 72).

Dans la couche de surface, la sectorisation : "diatomées près des côtes et prymnésiophycées au large", est bien mise en évidence sur l'ensemble des campagnes où une stratification de la couche d'eau est présente (thermique ou haline). Cette sectorisation est plus marquée dans les situations printanières et estivales d'avril 1998, avril 1999 et juin 1999 que pour celle de septembre 1999, où les cyanophycées dominaient tout le plateau avec des dominances égales à 43%.

La situation hivernale de mars 2000 est caractérisée par un fort mélange de la colonne d'eau, alors le gradient dans la distribution de classes algales est nord-sud. Les diatomées, bien que présentes partout, se trouvent particulièrement dominantes dans les zones d'influence de la Loire et de la Gironde. Ailleurs, elles se partagent la biomasse phytoplanctonique avec des algues vertes et des cryptophycées.

Sur la radiale Loire-Vilaine l'étagement des classes algales a été bien marqué (Figure 72). La moitié extérieure du plateau est caractérisée par une couche de surface, où des prymnésiophycées dominent en avril et juin 1999 et des cyanophycées en septembre 1999. Cette couche de surface est délimitée par la pycnocline située vers 30-40 m de profondeur. En dessous de la pycnocline, ce sont des diatomées qui dominent en avril 1999 et des algues vertes en septembre 1999. Entre la couche de surface et celle de fond, un gradient souvent composé de diatomées, d'algues vertes et de prymnésiophycées a été observé (zone de mélange ?). La zone côtière est homogène depuis la surface et jusqu'au fond en avril et juin 1999, où les diatomées sont dominantes (avec des dinoflagellés en juin). En septembre la stratification thermique atteint la zone côtière et des algues vertes se trouvent dans la couche de surface et des diatomées dans la couche profonde.

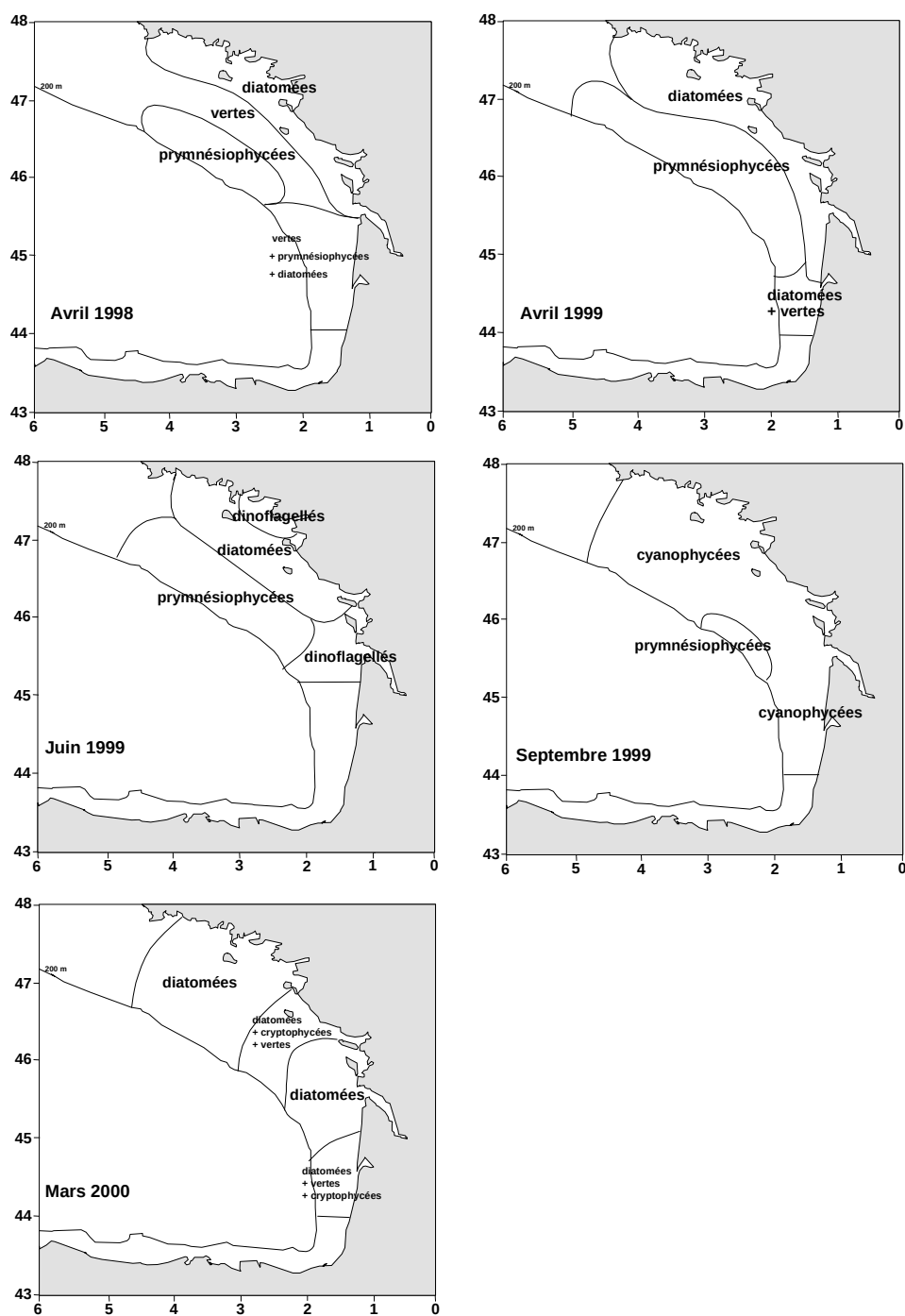


Figure 71 : Schéma de la distribution spatio-temporelle des classes algales sur le PCAF (%_{classe}), obtenus à partir de l'étude pigmentaire effectuée avec CHEMTAX.

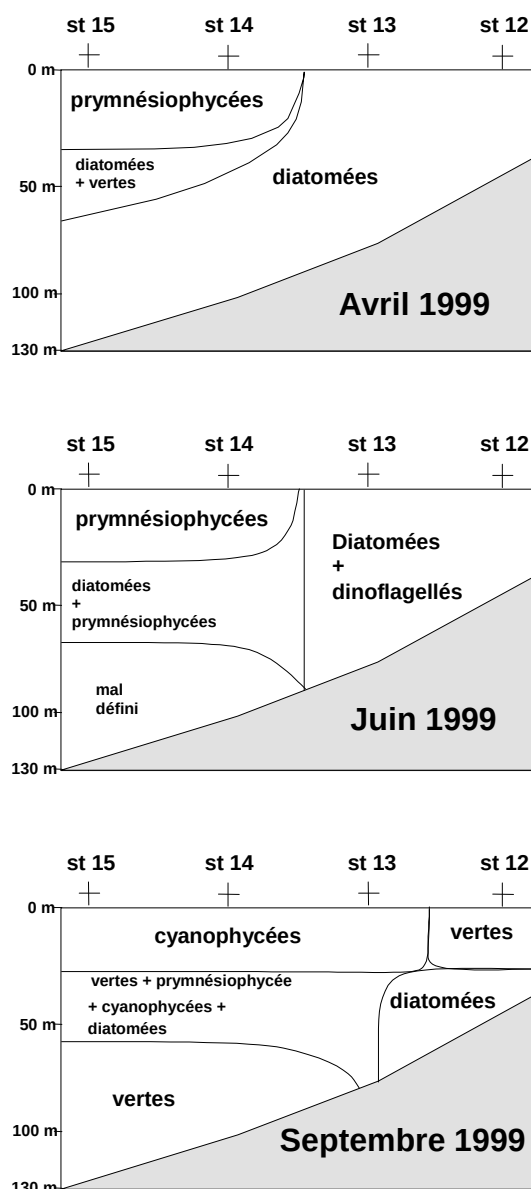


Figure 72 : Distribution schématique des principales classes dominantes (%_{classe}) sur la radiale Loire-Vilaine obtenues à partir de l'étude pigmentaire effectuée avec CHEMTAX pour les campagnes d'avril, juin et septembre 1999.

Sur les panaches fluviaux et les zones côtières, les grandes cellules de diatomées et de dinoflagellés semblent dominer par rapport aux petits flagellés. La sectorisation diatomées près des côtes et prymnésiofycées au large met en évidence deux zones avec un comportement trophique différent : une zone côtière plus dominée par la production nouvelle et une zone extérieur vivant davantage sur la production régénérée. Cette sectorisation diatomées-prymnésiofycées qui a déjà été observée par Marshall et Cohn (1983) sur la côte nord-est américaine, est cohérente avec la plus forte disponibilité en nutriments dans les zones

des panaches et côtières. Cette situation, assez claire dans la couche de surface, l'est moins sur la structure verticale de la masse d'eau. Des processus advectifs, de sédimentation ou de bio-accumulation dans la pycnocline, peuvent masquer les phénomènes de dynamique phytoplanctonique. Dans le secteur externe (pour les trois campagnes étudiées) nous avons remarqué l'existence d'une zone de transition d'environ 20m à 30m d'épaisseur entre la couche de surface et celle de fond où plusieurs groupes phytoplanctoniques cohabitent.

D'un point de vu plus global, nous avons observé que l'augmentation des concentrations en fucoxanthine (diatomées) a été fortement liée à l'augmentation de la biomasse chlorophyllienne (Figure 73-a). Inversement, les plus faibles biomasses se trouvent en étroite relation (inverse) avec les concentrations en zéaxanthine, biomarqueur des cyanophycées (Figure 73-b).

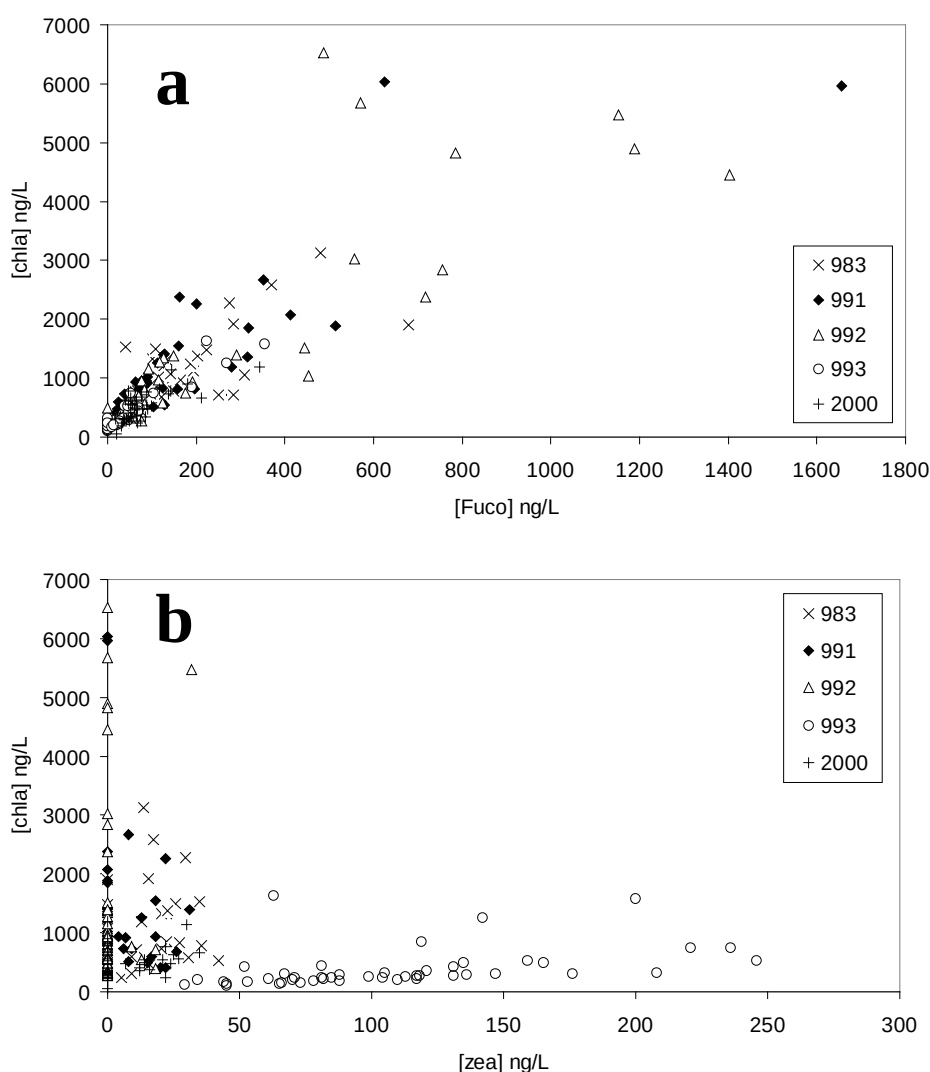


Figure 73 : **a)** Relation entre la biomasse autotrophe totale (chl a) et la fucoxanthine (biomarqueur des diatomées) pour les cinq campagnes de référence ; **b)** relation entre la biomasse autotrophe totale (chl a) et la zéaxanthine (biomarqueur des cyanophycées) pour les cinq campagnes de référence .

6.4. *Peut-on utiliser la sectorisation par zones dans l'étude des groupes phytoplanctoniques sur le PCAF ?*

Nous avons déjà analysé la distribution des principaux groupes phytoplanctoniques sur le PCAF sur la base de leur moyenne générale (chapitre 6.2.) et à partir des données individuelles par station (chapitre 6.3.). Pour les besoins actuels des modèles bio-physiques, nous ne sommes peut être pas à la bonne échelle spatiale dans aucune de deux études. Une solution qui semble plus adaptée, est l'utilisation des quatre secteurs décrits dans les chapitres précédents, mais : les résultats obtenus par secteur restent-ils cohérents avec ceux déjà obtenus ?

	Li	Le	Gi	Ge
HIVER	Diato : 57%	Diato : 54%	Diato : 53%	Diato : 47%
	Crypto : 19%	Verte : 22%	Verte : 20%	Verte : 30%
	Verte : 14%	Crypto : 12%	Crypto : 19%	Crypto : 13%
PRINTEMPS	Diato : 63%	Pym : 45%	Diato : 48%	Pym : 38%
	Pym : 19%	Diato : 31%	Pym : 23%	Diato : 32%
	Verte : 9%	Verte : 13%	Verte : 22%	Verte : 24%
ETE	Diato : 43%	Pym : 58%	Diato : 40%	Pym : 57%
	Pym : 23%	Diato : 22%	Dino : 37%	Diato : 21%
	Dino : 15%	Verte : 12%	Pym : 19%	Dino : 12%
FIN D'ETE	Cyano : 45%	Cyano : 58%	Cyano : 54%	Cyano : 51%
	Pym : 24%	Pym : 35%	Pym : 26%	Pym : 32%
	Diato : 19%	Diato : 5%	Diato : 15%	Diato : 11%

Tableau 40 : Dominances par secteur et par saison des principaux composants de la biomasse phytoplanctonique. Li : Loire interne ; Le : Loire externe ; Gi : Gironde interne ; Ge : Gironde externe.

Dans le tableau 40 nous avons regroupé les résultats des dominances issus de l'étude par secteur :

L'hiver est dominé par les diatomées, où elles sont présentes avec des dominances de 47% à 57%, suivies des algues vertes (14% à 30%) et des cryptophycées (12% à 19%). Ces dernières semblent mieux représentées sur les zones internes. La sectorisation est essentiellement nord-sud.

Pour l'étude du printemps nous avons choisi les valeurs d'avril 1999 par rapport à ceux d'avril 1998, car ils sont plus représentatifs des conditions printanières. Nous observons déjà

une sectorisation dans le sens côte-large diatomées-prymnésiofycées bien présente, où diatomées, prymnésiofycées et algues vertes se partagent l'essentiel de la biomasse.

En été, la sectorisation côte-large des diatomées et prymnésiofycées est encore plus marquée. Les algues vertes ont été remplacées par les dinoflagellés, qui sont présentes avec des dominances de 12% à 37%.

La fin de l'été pourrait être décrite comme une nouvelle saison, car n'a pas de point en commun avec les conditions des saisons qui l'encadrent. Nous observons une nette dominance des cyanophycées (45% à 58%) sur tous les secteurs, dominance qui est partagée avec les prymnésiofycées en premier lieu (24% à 35%) et avec les diatomées (5% à 19%).

Les résultats obtenus restent cohérents avec ceux que nous avons présentés dans le chapitre 6.3., tout en quantifiant les dominances des principaux groupes par secteur. Le découpage du PCAF en quatre secteurs est donc une approche utilisable dans une étude à méso-échelle.

6.5. *Y a-t-il sur l'ensemble du PCAF, un schéma de la variabilité spatio-temporelle des classes de taille ?*

Sur la base de la distribution pigmentaire, nous observons un schéma évolutif dans la distribution des classes de taille pour l'ensemble du PCAF. Le **microphytoplancton** est maximum et représente 53% de la biomasse totale dans les conditions eutrophes hivernales de mars 2000 et il est minimum dans les conditions oligotrophes de septembre 1999 (14%). Ailleurs il se trouve dans une plage comprise entre 29% et 37% (Figure 74).

Le **nanophytoplancton** représente environ 50% de la biomasse en avril et juin 1999 (50% et 53% respectivement). Dans les situations restantes, il est compris entre 32% et 38% (Figure 74).

Le **picophytoplancton** représente 53% de la biomasse en septembre 1999, où les cyanophycées trouvent leurs conditions optimales. En dehors de cette période, leur pourcentage varie de 8% pour juin 1999 à 30% en avril 1998 (Figure 74).

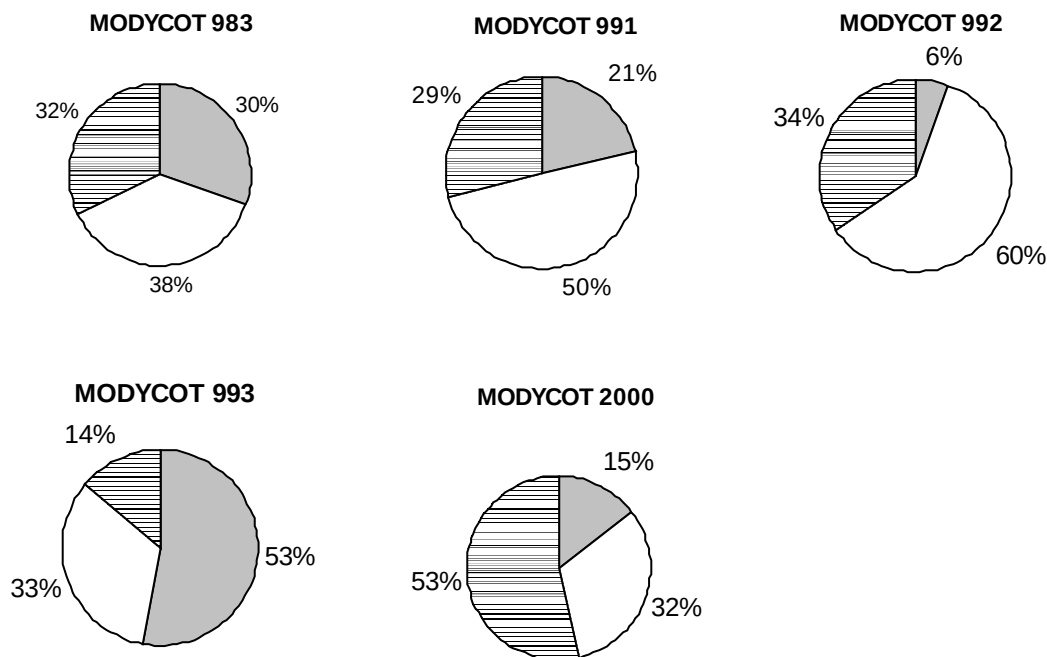


Figure 74 : Répartition de la biomasse phytoplanctonique totale (méthode pigmentaire) par classe de taille sur tout l'ensemble du PCAF et pour les cinq campagnes Modycot. Secteur **gris foncé** : pourcentage du microphytoplancton ; **blanc** : nanophytoplancton ; **gris clair** : picophytoplancton.

Quelques remarques intéressantes ressortent d'une analyse par secteur de la distribution de classes des taille. Durant les mois d'avril 1998 et avril 1999, la biomasse picophytoplanctonique dans les eaux de la Gironde est environ 15% supérieure à celle de la Loire ; les différences devenant par la suite moins importantes (Figure 75-a). La distribution d'avril 1998, avril 1999 et juin 1999, montre un plus fort pourcentage du nanophytoplancton sur les zones externes des deux fleuves (Figure 75-b). Le microphytoplancton suit le schéma inverse, avec une plus forte proportion de cette classe de taille sur les secteurs internes des fleuves et essentiellement celui de la Loire (Figure 75-c). Les eaux de la Gironde semblent plus propices aux développements du picophytoplancton et celles de la Loire au microphytoplancton. Les conditions hydrologiques extrêmes telles que celles de septembre 1999, avec une forte stratification des eaux et celle de mars 2000 avec un fort taux de mélange, montrent une plus faible variabilité inter-secteur.

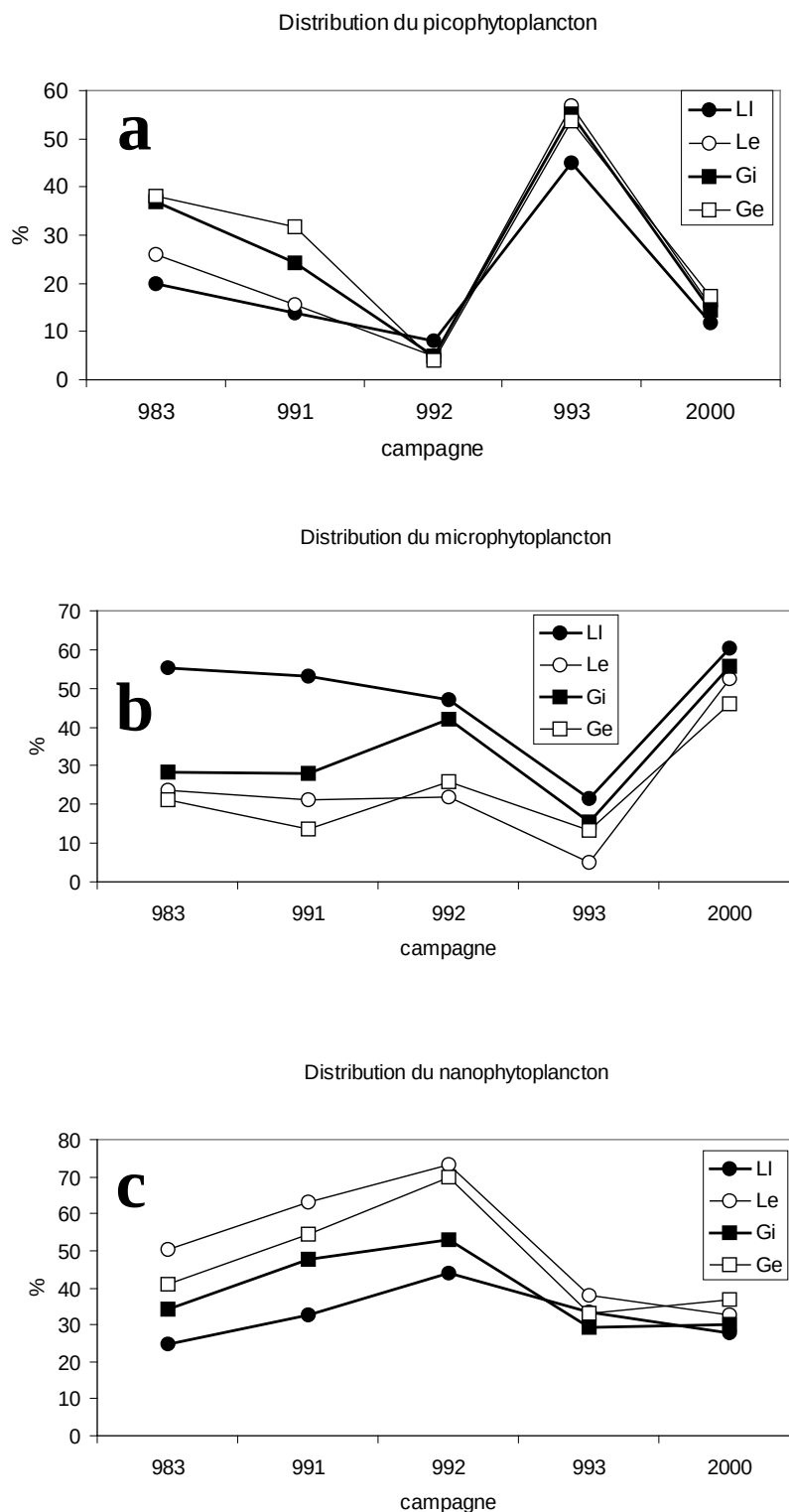


Figure 75 : Evolution par secteur et par campagne de la biomasse par classe de taille. **a)** Picophytoplancton, **b)** Nanophytoplancton et **c)** Microphytoplancton.

Dans la figure 76, nous pouvons apprécier l'évolution des pourcentages de classes de taille en fonction de la structure hydrodynamique de la masse d'eau. Quand la masse d'eau est bien mélangée, comme cela été le cas en mars 2000, le pourcentage de microphytoplancton

est maximum et le picophytoplancton minimum. Cette situation s'inverse en condition de forte stratification thermique (septembre 1999). Dans ces deux situations, le nanophytoplancton reste relativement stable, autour de 35%. L'évolution depuis le bloom printanier vers les conditions oligotrophes et stratifiées de l'été, montre une augmentation de la fraction nanophytoplanctonique et une diminution du picophytoplancton. Le changement brutal observé entre juin 1999 et septembre 1999, où le picophytoplancton passe de 10% à 50% peut être expliqué par l'augmentation de la température de surface, favorisant le développement des cyanophycées.

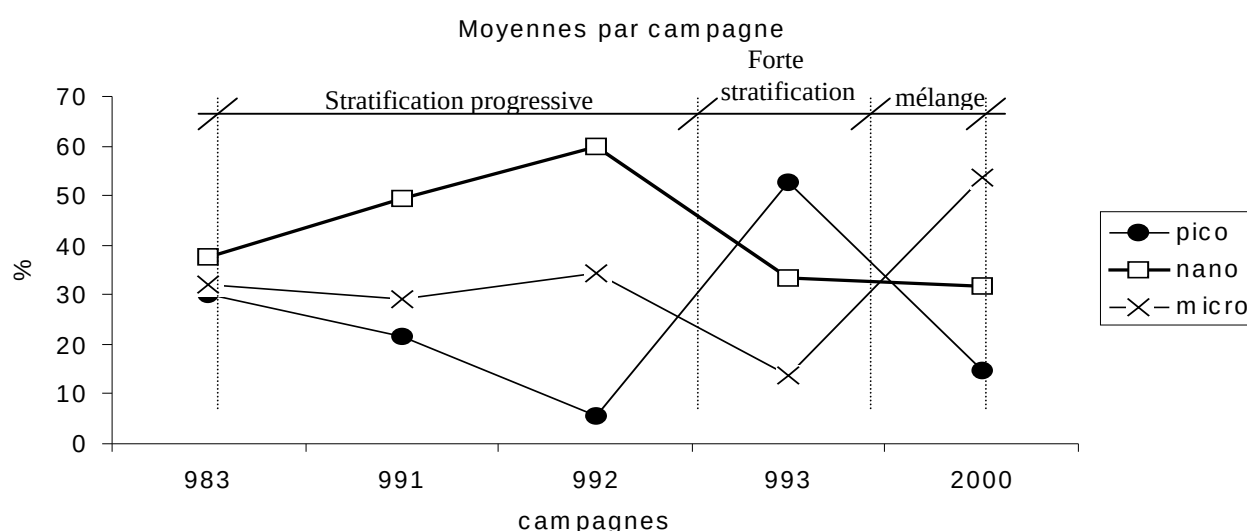


Figure 76 : Evolution temporelle des pourcentages par classe de taille de la biomasse totale en relation avec la stratification de la masse d'eau.

6.6. Les cyanophycées sont-elles capables de se développer quand il n'y a plus de nitrates ?

Le développement spectaculaire des cyanophycées en septembre 1999 sur toute la couche de surface du PCAF, pose le problème de la disponibilité des nitrates. En effet, les concentrations moyennes en azote nitrique sont d'environ $0.11 \mu\text{M}$, ce qui est couramment considéré comme insuffisant pour entretenir une activité phytoplanctonique. Trois possibilités sont envisageables : a) Les faibles apports en nutriments des fleuves suffisent à entretenir cette biomasse qui les consomme au fur et à mesure qu'ils arrivent ; b) Des populations de cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique sont en place ; c) Une importante régénération de nutriments est mise en place par l'activité hétérotrophe.

En septembre 1999, les concentrations en azote nitrique ne présentent pas un gradient côte-large et la distribution spatiale des cyanophycées est uniforme sur le PCAF, donc la première hypothèse mettant en jeux les apports fluviaux ne semble pas cohérente avec les observations.

La deuxième hypothèse a été confirmée dans certaines régions océaniques, mais aucune référence ne fait état de leur présence sur le PCAF. Les résultats obtenus par cytométrie de flux en avril 1999 suggèrent une population de cyanobactéries du genre *Synechococcus* spp. plutôt que *Trichodesmium* ou *Anabaena*, capables d'utiliser directement l'azote atmosphérique. Cependant dans des endroits aussi différents que la Mer d'Arabie ou la Mer Baltique, des blooms de *Synechococcus* spp. ont lieu au moment où les nutriments sont épuisés. Actuellement, de nombreux travaux en biologie moléculaire cherchent à déterminer les processus physiologiques capables d'utiliser des faibles concentrations en azote par *Synechococcus* spp. et d'autres genres de cyanophycées. L'augmentation des composés azotés volatils due à l'activité humaine des pays industrialisés a été avancée comme facteur favorisant des blooms phytoplanctoniques, mais sans pouvoir pour le moment expliquer par quel mécanisme (Paerl et Whitall, 1999).

L'augmentation de la température de l'eau de surface favorise l'apparition des bactéries autotrophes et hétérotrophes, ce qui suggère qu'une plus forte activité de dégradation et donc de régénération des formes azotées, peut prendre place à cette période. Mais nous ne pouvons pas affirmer que la seule activité de reminéralisation des formes azotées suffit à entretenir la biomasse phytoplanctonique dans la couche de surface. La réponse pourrait aussi se trouver dans la combinaison des apports d'azote atmosphérique, la reminéralisation et la contribution de la diffusion des nutriments du réservoir profond vers la couche de surface.

6.7. Les successions phytoplanctoniques sont-elles une réponse aux changements du milieu (sels nutritifs, ensoleillement, stratification) ?

Une synthèse possible aux évolutions décrites peut être faite par une adaptation du « Mandala » de Margalef (Figure 77), mais avant de répondre à cette question, nous allons tenter d'ébaucher un scénario probable dans l'évolution d'un cycle saisonnier sur le PCAF en fonction des résultats obtenus.

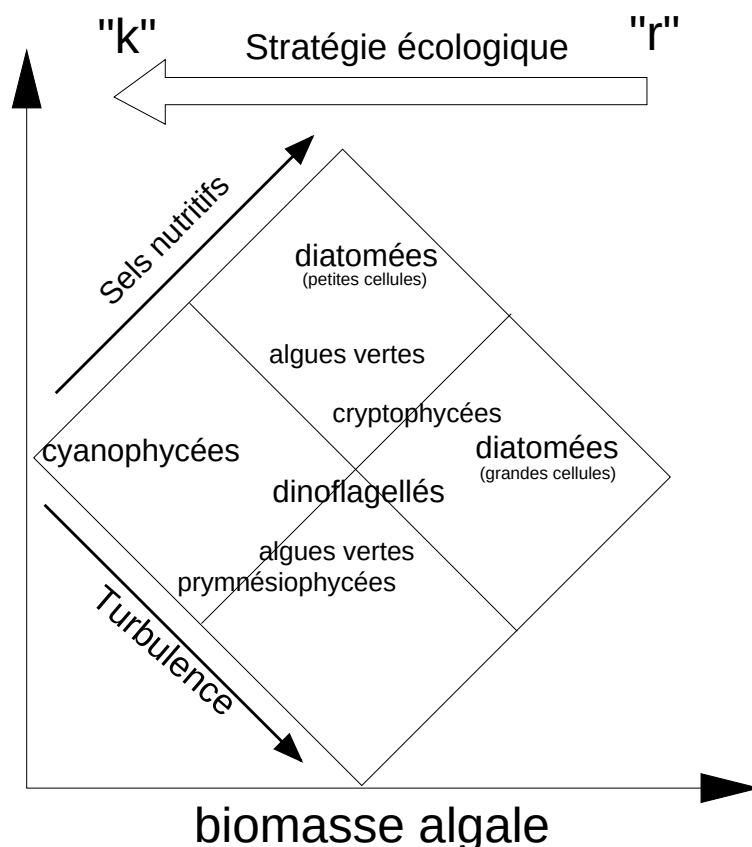


Figure 77 : Adaptation du « Mandala » de Margalef focalisé sur l'influence des facteurs du milieu sur les successions phytoplanctoniques dans le PCAF.

Hiver : La colonne d'eau est bien mélangée, le stock en sels nutritifs est au maximum et l'ensoleillement au minimum. Malgré la disponibilité en nutriments, les cellules phytoplanctoniques ne disposent pas de la quantité suffisante de lumière pour se développer. Les pluies d'hiver apportent une stratification haline de la colonne d'eau, réduisant le taux de mélange ; alors malgré les faibles éclairages existants, la quantité moyenne d'énergie reçue par les cellules est supérieure et les blooms hivernaux peuvent avoir lieu. L'azote minéral étant en excès par rapport au phosphore minéral et à l'acide silicique, aura comme effet la limitation de la production phytoplanctonique par le phosphore d'abord et par le silicium ensuite. A la fin de l'été, toute la production sera limitée par l'azote.

Ces blooms précoces sont généralement composés de cellules de diatomées de grande taille, capables d'utiliser plus efficacement que les flagellés les nutriments disponibles en excès, ceux-ci étant plus adaptés à la vie des milieux oligotrophes. Les diatomées sont représentatives des groupes écologiques ayant une stratégie du type « r », avec des taux de croissance élevés et un comportement écologique "opportuniste" (Kilham et Kilham, 1980).

Printemps : Avec l'augmentation de l'ensoleillement et la diminution du régime de vents, les conditions deviennent plus favorables aux développements phytoplanctoniques sur tout l'ensemble du PCAF. Peu à peu la stratification haline fait place à une stratification thermique. Les blooms printaniers (principalement composés de diatomées) se développent sur tout le PCAF et consomment le reste du phosphate et de l'acide silicique disponibles. Les grandes cellules de diatomées (des genres *Cerataulina*, *Rhizosolenia*) font place aux petites cellules (du genre *Leptocylindrus*), les flagellés deviennent de plus en plus nombreux. La transition vers l'été est marquée par une augmentation régulière du pourcentage de la fraction nanophytoplanctonique et une diminution du microphytoplancton.

Été : Les sels nutritifs sont épuisés en surface et les espèces présentes sur le PCAF sont celles capables de bien utiliser les faibles concentrations en nutriments provenant des fleuves (en étiage) et issues du recyclage bactérien dans la couche de surface. Les dinoflagellés sont à leur développement maximum, produisant des forts blooms dans les panaches fluviaux. Les dinoflagellés sont caractéristiques d'une stratégie écologique du type « k », avec des bas taux de croissance et une meilleure adaptation à l'utilisation de faibles concentrations en nutriments (Kilham et Kilham, 1980).

La fin de l'été est caractérisée par une très forte stratification thermique et un fort appauvrissement en nutriments dans la couche de surface. La régénération de l'acide silicique est sensible, mais ne suffit pas à produire des fortes biomasses de diatomées. De juin à septembre la température de surface passe de 15°-18°C à 20°-23°C, favorisant le développement de cyanobactéries autotrophes. Elles peuvent représenter la moitié de la biomasse autotrophe de surface sur tout l'ensemble du PCAF. Cependant nous trouvons à cette époque les plus bas niveaux de concentrations en chlorophylle *a*, avec des valeurs à peine supérieures à 0,4 µg chl*a*·L⁻¹ dans les embouchures des fleuves. Le manque de nutriments conjugué à l'augmentation des températures de surface crée des conditions plus favorables au développement de la fraction picophytoplanctonique. Près du fond, dans la zone externe du plateau où les eaux du réservoir profond sont plus fraîches et riches en nutriments, nous observons une flore composée des petits flagellés (algues vertes dans notre exemple). Près des côtes, où le niveau en nutriments est maximum, ce sont les diatomées qui restent dominantes.

Automne-Hiver : La stabilité de la colonne d'eau est peu à peu détruite par l'arrivée des coups de vent favorisant le mélange, et donc, l'apport des nutriments du réservoir profond vers le réservoir de surface. Cette situation favorise les blooms automnaux, moins intenses que ceux du printemps et qui se poursuivront jusqu'à ce que le mélange devienne trop intense

et/ou l'ensoleillement ne soit plus suffisant. Nous abordons les conditions hivernales où les cellules restent avec une activité très réduite ou en phase de latence en attendant les conditions favorables à leur développement. Le manque d'activité biologique hivernale permet alors le renouvellement du stock en sels nutritifs en provenance des fleuves et du réservoir profond.

Sur le PCAF, la variabilité inter-annuelle dans la distribution des classes phytoplanctoniques est forte. Les forçages physiques, essentiellement le vent, la pluie et l'ensoleillement, vont déterminer l'extension des panaches et leur importance. Nous avons pu constater que les populations algales présentes en avril 1998 étaient plus proches de celles rencontrées en mars 2000 que de celles d'avril 1999.

La réponse à la question initiale est faite de nuances car dans un premier temps, en hiver, la réponse du phytoplancton est directement liée aux conditions environnementales, mais par la suite c'est cette biomasse algale qui va conditionner le milieu et les successions par la diminution des nutriments et par la production de composées organiques (vitamines, glucides, produits toxiques). Mais ni les phénomènes physico-chimiques ni les phénomènes biologiques ne sont stables ; ils s'inscrivent dans une dynamique complexe où les rétroactions sont continues. Les classes algales et les espèces se succèdent selon les conditions météorologiques et l'histoire biologique qui les précède.

L'adaptation de certaines espèces à des conditions du milieu données fait ressortir le « paradoxe du phytoplancton » (Hutchinson, 1961), qui pose la question de comment différents groupes algaux peuvent en même temps utiliser les caractéristiques de la même masse d'eau, car bien qu'il y ait toujours des espèces dominantes, la presque totalité des espèces est toujours présente au même moment. Les explications possibles passent par leur affinité avec les nutriments (K_s), la possibilité de se faire brouter préférentiellement par le zooplancton, leur capacité de stocker des réserves ou de changer leur mode alimentaire (passage d'autotrophes à mixotrophes, osmotrophes et phagotrophes) et la production de toxines qui empêchent le développement d'autres groupes.

CONCLUSION

L'étude du rôle des océans dans le flux du carbone demande de nouveaux outils permettant de mieux caractériser les cycles phytoplanctoniques dans les eaux océaniques et côtières. Les successions phytoplanctoniques, dépendantes des phénomènes physico-chimiques, sont de plus affectées par leur propre dynamique et les effets anthropiques. Leur compréhension préalable à l'échelle globale est nécessaire pour avoir une vue d'ensemble dans le domaine de l'écologie et la modélisation.

L'utilisation des pigments chlorophylliens n'est pas nouvelle en écologie et biogéochimie, mais depuis l'utilisation en routine de l'HPLC pour la séparation et la quantification des pigments phytoplanctoniques, de nouvelles disciplines telles que la chémotaxonomie ont vu le jour. Pour la première fois, cinq campagnes océanographiques menées par le SHOM ont permis d'avoir une vision saisonnière des conditions physico-chimiques et de la distribution des groupes phytoplanctoniques sur le PCAF par la méthode pigmentaire.

Nous avons justifié l'utilisation des méthodes chémotaxonomiques, car elles nous permettent d'obtenir des interprétations écologiques du même ordre de signification que celles qui peuvent nous apporter des méthodes telles que les comptages microscopiques et la cytométrie de flux. Sur les différentes méthodes chémotaxonomiques comparées, CHEMTAX a présenté des avantages de souplesse évidentes.

La quantification de la biomasse phytoplanctonique à partir des images satellitales (par la concentration en chlorophylle *a*) issues des capteurs « couleur de l'eau » donne aujourd'hui des résultats satisfaisants dans les eaux du Cas I. L'identification des principales classes algales par leurs pigments biomarqueurs à partir des images satellitales n'est pas actuellement possible, sauf pour des cas exceptionnels tels que les efflorescences de certains coccolithophoridés (*Emiliana huxleyi*) et cyanophycées (*Trichodesmium*). Une nouvelles génération de capteurs multispéctraux à bande passante plus étroite est en préparation et des nouveaux travaux dans le domaine de la bio-optique et le traitement du signal permettent d'espérer des résultats concrets dans les prochains dix années à venir.

Les effets de vents, pluviosité et ensoleillement déterminent la position des panaches fluviaux et leur capacité à exporter loin des côtes leurs propriétés physiques (température) et chimiques (sels nutritifs et salinité). Le stock de nutriments hivernal est rapidement épuisé dès l'hiver si les conditions sont favorables, et une succession d'espèces se met en place. La variabilité intra-annuelle dans leur distribution suit celle des phénomènes physiques et peut avoir une forte amplitude. En dehors de la période hivernale, le phosphore minéral dissous est probablement limitant de la production primaire sur le PCAF. L'acide silicique est utilisé lors du bloom printanier par les diatomées et sa concentration est potentiellement limitante dès la fin du printemps, avec un phénomène de régénération vers la fin de l'été. L'azote minéral dissous est en excès par rapport aux autres nutriments, étant le dernier à être limitant.

Les diatomées sont présentes toute l'année dans les eaux du PCAF, mais leur dominance est maximale en hiver et printemps. La sectorisation diatomées-prymnésiofycées dans le sens côte-large a été mise en évidence en hiver, printemps et en début d'été. La fin de l'été est caractérisée par une forte dominance de cyanophycées (*Synechococcus* spp. probablement) qui se développent à de très basses concentrations en nutriments. Ces éléments pourront permettre de mieux cibler la structure et dynamique phytoplanctonique dans le but de faire ressortir les processus essentiels qui serviront à leur modélisation.

Perspectives :

La chémotaxonomie est intimement liée aux développements technologiques d'une part et à l'accumulation des connaissances sur les structures pigmentaire des assemblages dominants sur les océans, d'autre part. Dans ces domaines les avancées essentielles que nous attendons dans les années à venir sont les suivantes :

Amélioration de la résolution pigmentaire par HPLC : Les appareils deviennent de plus en plus performants, pouvant ainsi résoudre les très faibles concentrations observées dans les eaux oligotrophe. Une amélioration de ces techniques, combinée à l'utilisation de biomarqueurs plus spécifiques, permettra de mettre en évidence de faibles quantités d'une espèce dans un assemblage complexe. Ceci pourra être particulièrement utile dans la recherche des espèces toxiques.

Mise en évidence de nouveaux pigments : La découverte de nouveaux pigments surnuméraires et leur quantification par HPLC pourrait être à la source d'une nouvelle chimotaxonomie, plus proche des espèces que des classes algales actuelles. Mais dans un premier temps une meilleure caractérisation pigmentaire des classes phytoplanctoniques est essentielle.

Augmentation des connaissances des rapports pigmentaires : Toutes les méthodes chimotaxonomiques se basent sur les rapports pigmentaires par classes algales. Cependant ces rapports peuvent varier avec les conditions environnementales et le type d'assemblage phytoplanctonique régional. Les travaux initiés par Mackey *et al.* (1996) où les haptophycées, chrysophycées, cyanophycées et prasinophycées ont été divisées en plusieurs « types » pigmentaires, devront se poursuivre pour chaque zone ou région océanique. Ceci constitue la condition nécessaire pour une utilisation méthodique et en routine des techniques chimotaxonomiques dans l'avenir.

Augmentation des canaux et réduction de la bande passante des caméras satellitales : Bien qu'actuellement seule la biomasse autotrophe totale soit cartographiée par satellite, les travaux de recherche permettant d'obtenir une distribution spatiale des pigments biomarqueurs nécessiteront des améliorations dans le domaine technologique. De nouvelles caméras satellitales et de nouvelles méthodes mathématiques pour le traitement du signal, permettront de repérer les efflorescences et de caractériser leur composition phytoplanctonique. Ainsi la détection d'un bloom de diatomées au large de côtes, n'aura pas le même impact que s'il s'agit de dinoflagellés pouvant être toxiques.

Références Bibliographiques

- Abaychi, J.K., Riley, J.P. (1979). The determination of phytoplankton pigments by high performance liquid chromatography. *Anal. Chim. Acta*, 107: 1-11.
- Andersen, R.A., Saunders, G.W., Paskind, M.P., Sexton, J.P. (1993). Ultrastructure and 18S RNA gene sequence for *Pelagomonas calceolata* gen. et sp. nov. and the description of new algal class, the *Pelagophyceae* classis nov. *J. Phycol.* 29 : 701-715.
- Andersen, R.A., Bidigare, R.R., Keller, M.D., Latasa, M. (1996). A comparison of HPLC pigment signatures and electron microscopic observations for oligotrophic waters of the North Atlantic and Pacific Oceans. *Deep-Sea Res. II*, 43(2/3) : 517-537.
- Andersson, A., Haecky, P., Hagstrom, A. (1994). Effect of temperature and light on the growth of micro- nano- and pico-plankton : Impact on algal succession. *Mar. Biol.* 120 : 511-520.
- Arrigo, K.R., Di Tullio, G.R., Dunbar, R.B., Robinson, D.H., Van Woert, M., Worthen, D.L., Lizotte, M.P. (2000). Phytoplanktonic taxonomic variability in nutrient utilization and primary production in the Ross Sea. *Journal of Geophysical Research*, 105(C4) : 8827-8846
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 10: 257-263.
- Babin, M., Morel, A., Gentili, B. (1996). Remote sensing of surface Sun-induced chlorophyll fluorescence : consequences of natural variations in the optical characteristics of phytoplankton and the quantum yield of chlorophyll *a* fluorescence. *Int. J. Remote Sensing* 17 : 2417-2448.
- Barlow, R.G., Burkill, P.H., Mantoura, R.F.C. (1988). Grazing and degradation of algal pigments by marine protozoan *Oxyrrhis marina*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119: 119-129.
- Barlow, R.G., Mantoura, R.F.C., Gough, M.A., Fileman, T.W. (1993). Pigment signatures of the phytoplankton composition in the northeastern Atlantic during the 1990 spring bloom. *Deep-Sea Res.* 40 (1/2) : 459-477.
- Barlow, R.G., Mantoura, R.F.C., Cummings, D.G., Pond, D.W., Harris, R.P. (1998-a). Evolution of phytoplankton pigments in mesocosm experiments. *Estuarine, coastal and Shelf Sciences*. 46(A) : 15-22.
- Barlow, R.G., Mantoura, R.F.C., Cummings D.G. (1998-b). Phytoplankton pigment distributions and associated fluxes in the Bellingshausen Sea during the austral spring 1992. *J. Mar. Sys.* 17 : 97-113.
- Barlow, R.G., Mantoura, R.F.C., Cummings, D.G. (1999). Monsoonal influence on the distribution of phytoplankton pigments in the Arabian Sea. *Deep Sea Res. II*. 46 : 677-699.
- Beaufort, L. et Heussner, S. (1999). Coccolithophorids on the continental slope of the Bay of Biscay - production, transport and contribution to mass fluxes. *Deep Sea Res. II* 46 : 2147-2174.
- Bendschneider, K. et Robinson, R.J. (1952). A new spectrophotometric method for the determination of nitrate in sea water. *J. Mar. Res.* 11 : 87-96.
- Bidigare, R.R., Franck, T.J., Zastrow, C., Brooks, J.M. (1986). The distribution of algal chlorophylls and their degradation products in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res.* 33 : 923-937.
- Bidigare, R.R., Smith, R.C., Baker, K.S., Marra J. (1987). Oceanic primary production estimates for measurement of spectral irradiance and pigment concentrations. *Global Biogeochem. Cycles*. 1 : 171-186.

- Bidigare, R.R., Morrow, J.H., Kiefer, D.A. (1989). Derivative analysis of spectral absorption by photosynthetic pigments in the western Sargasso Sea. *J. Mar. Res.* 47 : 323-341.
- Bidigare, R.R., Marra, J., Dickey, T.D., Iturriaga, R., Baker, K.S., Smith, R.C., Pak, H. (1990). Evidence for phytoplankton succession and chromatic adaptation in the Sargasso Sea during spring 1985. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60 : 113-122.
- Bidigare, R.R., Ondrusek, M.E., Kang, S.-H. (1992). Measurements of photosynthetic and UVB blocker pigments during the Icecolor'90 expedition. *Antarctic Journal of the United States*, 28: 119-120.
- Bird, D.F. et Karl, D.M. (1991). Massive prasinophyte bloom in the northern Gerlache Strait. *Antarctic Journal of the United States* 26 : 152-154.
- Birrien, J.-L., Le Corre, P., Videau, C., (1985). Development of *Gyrodinium aureolum* [Hulburt] in the Bay of Douarnenez and the Iroise Sea in summer 1983. *Coll. fr.-japon. Oceanogr.*, Marseille 16-21 Sept. 85, 2:51-64.
- Boddy, L., Morris, C.W., Wilkins, M.F., Al-Haddad, L., Tarran, G.A., Jonker, R.R., Burkill, P.H. (2000). Identification of 72 phytoplankton species by radial basis function neural network analysis of flow cytometric data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 195 : 47-59.
- Børnland, T., Liaaen-Jensen, S. (1989). Distribution patterns of carotenoids in relation to chromophyte phylogeny and systematics. In: Green, J.C., Leadbeater, B.S.C., Diver, W.L. (eds.), *The Chromophyte Algae: Problems and perspectives*. Clarendon Press, Oxford, pp. 37-61.
- Braarud, T., Gaarder, K.R., Markali, J., Nordli, E. (1952). Coccolithophorids studied in the electron microscope. Observations on *Coccolithus huxleyi* and *Syracosphaera carterae*. *Nytt. Mag. Bot.* 1:129-134.
- Braarud, T. (1963). Reproduction in the marine coccolithophorid *Coccolithus huxleyi* in culture. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* 33:110-116.
- Brand, L.E., (1991). Minimum iron requirements of marine phytoplankton and the implications for the biogeochemical control of new production. *Limnol. Oceanogr.* 36:1756-1771.
- Breton, E., Brunet, C., Sautour, B., Brylinski, J.-M. (2000). Annual variations of phytoplankton biomass in the Eastern English Channel: comparison by pigment signatures and microscopic counts. *J. of Plank. Res.*, 22(8) : 1423-1440.
- Brown, S.B., Houghton, J.D., Hendry G.A.F. (1991). Chlorophyll breakdown. In: Scheer, H. (ed.), *Chlorophylls*, CRC Press, Boca Raton, USA, p.465-489.
- Brown, C.W., Yoder, J.A. (1994) Coccolithophorid blooms in the global ocean. *J. Geophys. Res.* 99 (C4):7467-7482.
- Brunel, J. (1962). Le phytoplancton de la Baie des Chaleurs, Presses de l'université de Montréal, 365 pp.
- Brzezinski, M.A. (1985). The Si:C:N ratio of marine diatoms : interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.*, 21 : 347-357.
- Buck, K.R. et Garrison, D.L. (1983). Protists from the ice-edge region of the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* 30 : 1261-1277.
- Buleon, L., Hassani, A. (1995). Salinite de surface dans le Golfe de Gascogne. Rapport N°106 EPHOM/CMO/CM/NP, 31 pp.
- Buma, A.G.J., Tréguer, P., Kraay, G.W., Morvan, J. (1990). Algal pigment patterns in different watermasses of the Atlantic sector of the Southern Ocean during fall 1987. *Polar Biology*, 11 : 55-62.

- Buma, A.G.J., Gieskes, W.W.C., Thomsen, H.A. (1992). Abundance of cryptophyceae and chlorophyll b containing organisms in the Weddell Scotia Confluence area in the spring 1988. *Polar Biology*, 12 : 43-52.
- Burkill, P.H., Mantoura, R.F.C., Llewellyn, C.A., Owens, N.J.P. (1987). Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. *Marine Biology* 93 : 581-590.
- Buskey, E. J., Strom, S., Coulter, C. (1992). Bioluminescence of heterotrophic dinoflagellates from Texas coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159 : 37-49.
- Buskey, E. J., Coulter, C. J., Brown, S. L. (1994). Feeding, growth and bioluminescence of the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidium huberi*. *Marine Biology*, 121 : 373-380.
- Bustillos-Guzman, J., Claustre, H., Marty, J.-C. (1995). Specific phytoplankton signatures and their relationship to hydrographic conditions in the coastal northwestern Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 124:247-258.
- Bustillos-Guzman, J.J. (1996). Hydrographie et broutage dans la dynamique des communautés phytoplanctoniques : Approches par les marqueurs pigmentaires. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). 183 pp.
- Cadée, G.C. (1985). Macroaggregates of *Emiliana huxleyi* in sediment traps. *Marine Ecology* 24:193-196.
- Cadée, G.C. (1990). Increase of Phaeocystis blooms in the westernmost inlet of the Wadden Sea, The Netherlands, since 1973. In Lancelot C., Billen G. and Barth H. (Ed). : Eutrophication and algal blooms in North Sea coastal zones, The Baltic and adjacent areas. *Water Pollution Research Report* 12.
- Cailliau, C., Claustre, J.-C., Vidussi, F., Marie, D., Vaulot, D. (1996). Carbon biomass and gross growth rates as estimated from ¹⁴C pigment labelling, during photoacclimation in *Prochlorococcus* CCMP 1378. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 145: 209-221.
- Cailliau, C. (1996). Les pigments comme biomarqueurs spécifiques des stocks et flux de matière autotrophes en milieu marin. Application à l'Océan Austral et à l'Océan Pacifique équatorial. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). 209 pp.
- Cailliau, C., Belviso, S., Goutx, M., Bedo, A., Park, Y., Charriaud, E. (1999). Sedimentation pathways in the Indian sector of the Southern Ocean during a production regime dominated by regeneration. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 190 : 53-67.
- Castro, C.G., Perez, F.F., Alvarez-Salgado, X.A., Fraga, F. (2000). Coupling between the thermohaline, chemical and biological fields during two contrasting upwelling events off the NW Iberian Peninsula. *Continental Shelf Research* 20 : 189-210.
- Chisholm, S.W., Olson, R.J., Zettler, E.R., Goericke, R., Waterbury, J.B., Welschmeyer, N.A. (1988). A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334: 340-343.
- Chisholm, S.W. (1992). Phytoplankton size. In : Falkowski, P.G. et A.D. Woodhead (eds.) *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*. Pp. 213-237. Plenum Press, New York.
- Claustre, H., Kerhervé, P., Marty, J.-C., Prieur, L., Videau, C., Hecq, J.-H. (1994). Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: ecological and biogeochemical implications. *J. Mar. Res.* 52: 711-742.
- Claustre, H. (1994b). Le cycle biogéochimique du carbone en milieu marin étudié par les traceurs organiques : acides gras, chlorophylles et caroténoïdes. Mémoire Habilitation à diriger des recherches. Université P. et M. Curie, Paris VI, 23pp.
- Claustre, H., Marty, J.-C. (1995). Specific phytoplankton biomasses and their relation to primary production in the tropical North Atlantic. *Deep-Sea Res.* I 42(8) : 1475-1493.

- Chretiennot-Dinet, M.-J. (1990). Atlas du phytoplancton marin, vol. 3, CNRS (ed.), Paris, 219 pp.
- Conkright, M.E., Gregg, W.W., Levitus, S. (2000). Seasonal cycle of phosphate in the open ocean. *Deep Sea Res. I.* 47 : 159-175.
- Cushing, D.H. (1989). A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plankton Res.* 11: 1-13.
- Del Amo (1996). Dynamique et structure des communautés phytoplanctoniques en écosystème côtier perturbé ; cinétiques de l'incorporation de silicium par les diatomées. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Université de Bretagne occidentale (UBO). 236 pp.
- Del Amo Y., Queguiner, B., Treguer, P., Breton, H., Lampert, L. (1997). Impacts of light-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. II. Specific role of the silicic acid pump in the year-round dominance of diatoms in the Bay of Brest (France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161: 225-237.
- Demers, S., Roy, S., Gagnon, R., Vignault, C. (1991). Rapid light-induced changes in cell fluorescence and in xanthophyll-cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) : a photon-protection mechanism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76 : 185-193.
- Dortch, Q., et Whittedge, T.E. (1992). Does nitrogen and silicon limit phytoplankton production in the Mississippi River plume and nearby regions . *Cont. Shelf Res.* 12 : 1293-1309.
- Drebes, G. (1974). Marine phytoplankton. Eine auswahl der Helgoländer planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). Georg. Thieme Verlag (ed.), Stuttgart, 186 pp.
- Egge, J.K., Aksnes, D.L. (1992). Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83:281-289.
- Egge, J.K., Heimdal, B.R. (1994). Blooms of phytoplankton including *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). Effects of nutrient supply in different N:P ratios. *Sarsia* 79:333-348.
- Elbrächter, M., Schnepf, E. (1996). *Gymnodinium chlorophorum*, a new, green, bloom-forming dinoflagellate (Gymnodiniales, Dinophyceae) with a vestigial prasinophyte endosymbiont. *Phycologia* 35(5) : 381-393.
- Eppley, R.W., Rogers, J.N., McCarthy, J.J. (1969). Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 14:912-920.
- Eppley, R.W., Peterson, B.J. (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282: 677-680.
- Everitt, D.A., Wright, S.W., Volkman, J.K., Thomas, D.P. and Lilndstrom, E.J. (1990). Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep-Sea Research*, 37, 975-997.
- Fahnenstiel, G., Lohrenz, S., Schofield, O., Millie, D., Goad, L., Julius, M. (2000). Impact of episodic transport and resuspension on coastal phytoplankton processes : A case study of the lake Michigan recurrent coastal plume. <http://www.glerl.noaa.gov/eagle/projects/p10/results.9.2000.html>
- Fanning, K. A. et Pilson, M.E.Q. (1973). On the spectrophotometric determination of dissolved silica in natural waters. *Analytical Chemistry* 45(1) : 136-140.
- Fernandez, E., Boyd, P., Holligan, P.M., Harbour, D.S. (1993). Production of organic and inorganic carbon within a large-scale coccolithophore bloom in the northeast Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97 : 271-285.
- Fiala, M., Sournia, A., Claustre, H., Marty, J.-C., Prieur, L., Vétion, G. (1994). Gradients of phytoplankton abundance, composition and photosynthetic pigments across the Almeria-Oran front (SW Mediterranean Sea). *J. of Mar. Sys.* 5 : 223-233.

- Fisher, T.R., Harding, L.W. Jr., Stanley, D.W., Ward, L.G. (1988). Phytoplankton nutrients, and turbidity in the Chesapeake, Delaware, and Hudson Estuaries. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 27 : 61-93.
- Foss, P., Guillard, R.R.L., Liaaen-Jensen, S. (1984). Prasinolanthin – a chemosystematic marker for algae. *Phytochemistry*, 23 : 1629-1633.
- Foss, P., Guillard, R.R.L., Liaaen-Jensen, S. (1986). Carotenoids from eucaryotic ultraplankton clones (Prasinophyceae). *Phytochemistry*. 25 : 116-124.
- Garcia-Soto, C., Fernandez, E., Pingree, R.D., Harbour, D.S. (1995) Evolution and structure of a shelf coccolithophore bloom in the Western English Channel. *J. of Phyto. Res.* 17(11):2011-2036.
- Gayral, P. (1975). Caractères biologiques des différents groupes d'algues. in : Doin (ed.) *Les Algues*. Paris.
- Gibb, S.W., Cummings, D.G., Irigoien, X., Barlow, R.G., Fauzi, R., Mantoura, C. (2001). Phytoplankton pigment chemotaxonomy of the northeastern Atlantic. *Deep-Sea Res. II.* 48 : 795-823.
- Gieskes, W.W.C., Elbrachter, M. (1986). Abundance of nanoplankton-size chlorophyll-containing particles caused by diatom disruption in surface waters of the Southern Ocean (Antarctic Peninsula region). *Netherlands Journal of Sea Research*, 20 : 2-3.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W. (1983-a). Unknown chlorophylla derivatives in the North Sea and the tropical Atlantic Ocean revealed by HPLC analysis. *Limnol. Oceanogr.* 28: 757-766.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W. (1983-b). Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. *Mar. Biol.* 75: 179-185.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W. (1984). Phytoplankton, its pigments, and primary production at a central North Sea station in May, July and September 1981. *Neth. J. Sea. Res.* 18 : 51-70.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W. (1986-a). Analysis of phytoplankton pigments by HPLC before, during and after mass occurrence of the microflagellate *Corymbellus aureus* during the spring bloom in the open northern North Sea in 1983. *Mar. Biol.* 92: 45-52.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W. (1986-b). Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. *Mar. Biol.* 91: 567-576.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W., Nontji, A., Setiapermana, D., Sutomo. (1988). Monsoonal alternation of a mixed and a layered structure in the phytoplankton of the euphotic zone of the Banda Sea (Indonesia) : A mathematical analysis of algal pigment fingerprints. *Nether. J. of Sea Res.* 22(2) : 123-137.
- Gieskes, W.W.C. (1991). Algal pigment fingerprints : clue to taxon-specific abundance, productivity and degradation of phytoplankton in seas and oceans. In : demers, S. (ed.). *Particle Analysis in Oceanography*, NATO ASI ser. Vol. G27. p. 61-99.
- Goericke, R. (1990). Pigments as ecological tracers for the study of the abundance and growth of marine phytoplankton. Ph.D. thesis. Harvard Univ.
- Goericke, R., Welschmeyer, N.A. (1992a). Pigment turnover in the marine diatom *Thalassiosira weissflogii*. I. The $^{14}\text{CO}_2$ -labeling kinetics of chlorophyll *a*. *J. Phycol.* 28: 498-507.
- Goericke, R., Welschmeyer, N.A. (1992b). Pigment turnover in the marine diatom *Thalassiosira weissflogii*. II. The $^{14}\text{CO}_2$ -labeling kinetics of carotenoids. *J. Phycol.* 28: 507-517.
- Goericke, R., Repeta, D.J. (1993). Chlorophylls *a* and *b* and divinyl chlorophylls *a* and *b* in the open sub-tropical North Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 101: 307-313.

- Goericke, R., Montoya, J.P. (1998). Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll *a* in the field - variations of pigments ratios under nutrient- and light-limited growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 169 : 97-112.
- Goffart, A., Catalano, G., Hecq, J.H. (2000). Factors controlling the distribution of diatoms and Phaeocystis in the Ross Sea. *Journal of Marine Systems*, 27 : 161-175.
- Gower, J.F.R., Borstad, G.A. (1990). Mapping of phytoplankton by solar-stimulated fluorescence using an imaging spectrometer. *Int. J. Remote Sensing* 11 : 313-320.
- Grall, J.-R.. (1972). Développement "printanier" de la diatomée *Rhizosolenia delicatula* près de Roscoff, *Marine Biology*, 16 : 41-48.
- GREPMA Group (1988). Satellite (AVHRR/NOAA-9) and ship studies of a coccolithophorid bloom in the western english channel. *Marine Nature* 1(1):1-14.
- Hallegraef, G.M., Jeffrey, S.W. (1984). Tropical phytoplankton species and pigments in continental shelf waters of north and north-west Australia. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 20 : 59-74.
- Head, E.J.H., Harris, L.R. (1992). Chlorophyll and carotenoid transformation and destruction by *Calanus* spp. grazing on diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 229-238.
- Head, E.J.H. et Horne, E.P.W. (1993). Pigment transformation and vertical flux in a area of convergence in the North Atlantic. *Deep Sea Res. II.* 40(1-2) : 329-346.
- Heimdal, B.R. (1993). Chapitre 6 : modern coccolithophorids, in : Identifying marine phytoplankton. Carmelo R. Tomas (ed.) Academic Press.
- Hendey, N.I. (1964). An Introductory Account of the smaller Algae of British Coastal Waters, Part V : Bacillariophyceae (Diatoms). Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London, 317 pp.
- Hendry, G.A.F. (1993). Plant Pigments. In: Lea, P.J., Leegood, R.C. (ed.), *Plant Biochemistry and Molecular Biology*, John Wiley & Sons, New York, p. 181-196.
- Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Sautour, B., Artigas, F. (1998). Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay: early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanologica Acta* 21(2):279-291.
- Hermida, J., Lazure, P., Froidefond, J.-M., Jegou, A.-M., Castaing, P. (1998). La dispersion des apports de la Gironde sur le plateau continental. Données in situ, satellitaires et numériques. *Oceanologica Acta* 21(2):209-221.
- Hilton, J., Rigg, E., Jaworski, G. (1989). Algal identification using *in vivo* fluorescence spectra. *J. of Plank. Res.* 11(1) : 65-74.
- Holligan, P.M., Viollier, M., Harbour, D.S., Camus, P., Champagne-Philippe, M. (1983) Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature* 304: 339-342.
- Holligan, P.M., Groom, S.B. (1986). Phytoplankton distributions along the shelf break. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 88B:239-263.
- Holligan, P.M. (1987). The physical environment of exceptional phytoplankton blooms in the Northeast Atlantic. *Rapp. P-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 1987 : 9-18.
- Holligan, P.M., Groom, S.B., Harbour, D.S. (1993-a). What controls the distribution of the coccolithophore *Emiliania huxleyi*, in the North Sea? *Fish. Oceanogr.* 2(3/4):175-183.
- Holligan, P.M., Fernandez, E., Aiken, J. et al. (1993-b) A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliania huxleyi*, in the North Atlantic. *Global Biogeo. Cycles* 7(4):879-900.

- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W., Strickland, J.D.H. (1965). Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Conseil.* 301 : 3-15.
- Honjo, S. (1976). Coccoliths: production, transportation and sedimentation. *Mar. Micropaleont.* 1:65-79.
- Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the phytoplankton. *Am. Natural.* 95 : 137-145.
- Ingenhoutsz, I. (1779). Experiments upon Vegetables, Discovering Their great Power of purifying the Common Air in the Sun-shine, and of Injuring it in the Shade and at Night. To Which is Joined, A new Method of examining the accurate Degree of Salubrity of the Atmosphere. Dans Henry Marshall Leicester and Herbert S. Klickstein, *A Source Book in Chemistry 1400-1900* (New York: McGraw Hill, 1952).
- Iturriaga, R., Mitchell, B.G. (1986). Chroococcoid cyanobacteria : a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28 : 291-297.
- Jacques, G., Tréguer, P. (1986). Ecosystèmes pélagiques marins. Masson (ed.), Paris, 244pp.
- Jeffrey, S.W. (1961). Paper-chromatographic separation of chlorophylls and carotenoids from marine algae. *Biochem. J.* 80 : 336-342.
- Jeffrey, S.W. (1968). Quantitative thin-layer chromatography of chlorophylls and carotenoids from marine algae. *Biochim. Biophys. Acta*, 162: 271-285.
- Jeffrey, S.W. (1974). Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography. *Mar. Biol.* 26 : 101-110.
- Jeffrey, S.W., Humphrey, G.F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 167: 191-194.
- Jeffrey, S.W. (1976). A report of green algal pigments in the central North Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 37: 33-37.
- Jeffrey, S.W., Hallegraeff, G.M. (1980). Studies of phytoplankton species and photosynthetic pigments in a warm-core eddy of the East Australian Current. I. Summer populations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 3 : 285-294.
- Jeffrey, S.W., Wright, S.W. (1994). Photosynthetic pigments in Haptophyta, In : Green, J.C., Leadbeater, B.S.C. (eds), *The Haptophyte Algae*, Clarendon Press, Oxford, p. 111-132.
- Jeffrey, S.W., Veski, M. (1997). Chapter 2 : Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. In : Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography*. UNESCO, Paris. 661pp.
- Jeffrey, S.W., Wright, S.W. (1997). Chapter 13 : Qualitative and quantitative HPLC analysis of SCOR reference algal cultures. In : Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography*. UNESCO, Paris. 661pp.
- Jeffrey, S.W. (1997). Chapter 4 : Application of pigment methods to oceanography. In : Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (eds). *Phytoplankton pigments in oceanography*. UNESCO, Paris. 661pp.
- Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Børnland, T. (1997). Part IV: Data for identification of 47 key phytoplankton pigments. In : Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography*. UNESCO, Paris. 661pp.
- Jochem, F., Babenerd, B. (1989). Naked *Dictyocha speculum* – a new type of phytoplankton bloom in the western Baltic. *Marine Biology* 103 : 373-379.
- Johansson, N. and Granéli, E. (1999). Cell density, Chemical composition and toxicity of *Chrysochromulina polylepis* (Haptophyta) in relation to different N:P supply ratios. *Marine Biology*, 135: 209-217.

- Johnsen, G., Samset, O., Granskog, L., Sakshaug, E. (1994). *In vivo* absorption characteristics in 10 classes of bloom-forming phytoplankton : taxonomic characteristics and responses to photoadaptation by means of discriminant and HPLC analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105 : 149-157.
- Jupin, H., Lamant, A. (1997). Chapitre 1. *La Photosynthèse*. Ed. Masson. Paris, 268pp.
- Kana, T.M., Glibert, P.M. (1987). Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on marine *Synechococcus* WH7803 – II. Photosynthetic responses and mechanisms. *Deep-Sea Res.* 34(4) : 497-516.
- K  rouel, R. et Aminot, A. (1997). Fluorometric determination of ammonia in sea and estuarine waters by direct segmented flow analysis. *Mar. Chem.* 57(3/4) : 265-275.
- Kilham, P., Kilham, S.S. (1980). The evolutionary ecology of phytoplankton. In : Morris I. (ed.). *The physiological ecology of phytoplankton*. Pp. 571-597. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- King, L.L. (1993). Chlorophyll diagenesis in the water column and sediments of the Black Sea. Ph.D. Thesis MIT/WHOI, WHOI-93-04. USA 249pp.
- Klein, B., Gieskes, W.W.C., Kraay, G.G. (1986). Digestion of chlorophylls and carotenoids by the marine protozoan *Oxyrrhis marina* studied by HPLC analysis of algal pigments. *J. Plankton Res.* 8: 827-836.
- Klein, B. et Sournia, A. (1987). A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. II. Phytoplankton pigment composition studied by HPLC analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37 : 265-275.
- Kruse, H. (1998). Environmental factors affecting phytoplankton assemblages on the lower Snake impoundment series, Washington. M.S. Thesis. Environmental Science and Regional Planning. Washington State University. Pullman, Washington, USA.
- Labasque, T., Le Saint, S., Le Gall, D., Jestin, J., Madigou, E., Bodilis, G., Cudennec, B., Vuez, B., (1999). Dosage de pigments phytoplanctoniques par chromatographie liquide haute pression (CLHP). Pr  sentation et validation de la m  thode d  velopp  e au laboratoire de chimie oc  anographique de l'EPSHOM. *Rapport Technique N  11 EPSHOM/CMO/LCO*, 42pp.
- Lancelot, C. (1990). Phaeocystis blooms in the continental area of the channel and the North Sea. In Lancelot C., Billen G. and Barth H. (Ed). : *Eutrophication and algal blooms in North Sea coastal zones, The Baltic and adjacent areas. Water Pollution Research Report 12*.
- Langlois, G., Gohin, F., Serpette, A. (1990). Refroidissements locaux aux abords du talus continental Armorica  n. *Oceanologica Acta* 13(2):159-169.
- Latasa, M. (1995). Pigment composition of *Heterocapsa* sp. and *Thalassiosira weissflogii* growing in batch cultures under different irradiances. *Sci. Mar.*, 59(1) : 25-37.
- Latasa, M. et Bidigare, R.R. (1998). A comparison of phytoplankton populations of the Arabian Sea during the Spring Intermonsoon and Southwest Monsoon of 1995 as described by HPLC-analysed pigments. *Deep Sea Res. II.* 45 : 2133-2170.
- Laws, E.A. (1984). Improved estimates of phytoplankton carbon based on ^{14}C incorporation into chlorophyll *a*. *J. Theor. Biol.* 110: 425-434.
- Lawson, C. L. and Hanson, R. J. (1974). *Solving Least Squares Problems*, Prentice-Hall (ed.), Chapter 23.
- Lazure, P., Jegou, A.-M. (1998). 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica Acta* 21(2):165-177.
- Lee, J.J., McEnery, M.E., Shilo, M., Reiss, Z. (1979). Isolation and cultivation of diatom symbionts from larger Foraminifera (Protozoa). *Nature*, 280 : 57-58.

- Le Fèvre, J., Viollier, M., Le Corre, P., Dupouy, C., Grall, J.R. (1983) Remote sensing observations of biological material by Landsat along a tidal thermal front and their relevancy to the available field date. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 16:37-50.
- Letelier, R.M., Bidigare, R.R., Hebel, D.V., Ondrusek, M., Winn, C.D., Karl, D.M. (1993). Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigment analysis. *Limnol. Oceanogr.* 38(7) : 1420-1437.
- Letelier, R.M., Abbot, R.M. (1996). An analysis of chlorophyll fluorescence algorithms for the Moderate Resolution Imaging Spectrometer (MODIS). *Remote Sens. Environ.* 58 : 215-223.
- Li, W.K.W., Subba-Rao, D.V., Harrison, W.G., Smith, J.C., Cullen, J.J., Irwin, B., Platt, T. (1983). Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science* 219 : 292-295.
- Liaaen-Jensen, S., Jensen, A. (1971). Quantitative determination of carotenoids in photosynthetic tissues. *Meth. Enzymol.* 23 : 586-602.
- Liaaen-Jensen, S. (1979). Carotenoids –a chemosystematic approach. *Pure Appl. Chem.* 51 : 661-675.
- Limon, G. (1999). Préparation et extraction de dérivés de chlorophylles a et b pour leur traitement en HPLC. Stage de formation de Maîtrise de Chimie, IUEM-UBO Brest. Rapport EPSHOM/CMO/LCO.
- Lipps, J.H. (1970). Plankton evolution. *Evolution*, 24 : 1-22.
- Lochte, K., Ducklow, H.W., Fasham, M.J.R., Stienen, C. (1993). Plankton succession and carbon cycling at 47°N 20°W during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. *Deep Sea Res. II* 40(1/2):91-114.
- Lorenzen, C.J. (1966). A method for the continuous measurements of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Res.* 13: 223-227.
- Lorenzen, C.J. (1981). Chlorophyll *b* in the eastern North Pacific Ocean. *Deep Sea Res.* 28A : 1049-1056.
- Loyer, S. (2001). Modélisation de la production phytoplanctonique dans la zone côtière atlantique enrichie par les apports fluviaux. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). 231 pp.
- Lund, J.W.G., Kipling, C., Le Cren, E.D. (1958). The inverted microscop method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11 : 143-178
- Lutz, V.A., Sathyendranath, S., Head, E.J.H. (1996). Absorption coefficient of phytoplankton : regional variations in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135 : 197-213.
- Mackey, M.D., Mackey, D.J., Higgins, Wright, S.W. (1996). CHEMTAX – a program for estimating class abundances from chemical markers : application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 144 : 265-283.
- Mackey, M.D., Higgins, H.W., Mackey, D.J., Wright, S.W. (1997). CHEMTAX User's manual : a program for estimating class abundances from chemical markers-application to HPLC measurements of phytoplankton pigments. *CSIRO MARINE LABORATORIES Report* 229, 41pp.
- Mackey, D.J., Higgins, H.W., Mackey, M.D., Holdsworth, D. (1998). Algal class abundances in the western equatorial Pacific : Estimation from HPLC measurements of chloroplast pigments using CHEMTAX. *Deep-Sea Res. I*, 45 : 1441-1468.
- Mantoura, R.F.C., Llewellyn, C.A. (1983). The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoids pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Anal. Chim. Acta*, 151: 297-314.

- Mantoura, R.F.C., Repeta, D.J. (1997). Chapitre 16 : Calibration methods for HPLC. In : Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography*. UNESCO, Paris. 661pp.
- Marie, D., Partensky, F., Jacquet, S., Vaulot, D. (1997). Enumeration and cell-cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic-acid stain SYBR Green I. *Appl. Environ. Microbiol.* 63 : 186-193.
- Marie, D., Brussaard, C.P.D., Thyrhaug, R., Bratbak, G., Vaulot, D. (1999). Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by Flow Cytometry. *Appl. and Envir. Microb.* Jan. 1999, 45-52.
- Marshall, H.G., Cohn, M.S. (1983). Distribution and composition of phytoplankton in northeastern coastal waters of the United States. *Estuar Coast. Shelf Sci.* 17 : 119-131.
- Maze, R. (1987). Generation and propagation of non-linear internal waves induced by the tide over a continental slope. *Cont. Shelf Res.* 7(9):1079-1104.
- McClain, C.R. (1997). SeaWiFS Bio-optical Mini-workshop (SeaBAM) Overview.
- Méjanelle, L., Laureillard, J., Fillaux, J., Saliot, A., Lambert, C. (1995). Winter distribution of algal pigments in small- and large-size particles in the northeastern Atlantic. *Deep Sea Res. I* 4(1) : 117-133.
- Meyer-Harms, B., Pollehe, F. (1998). Alloxanthin and *Dinophysis norvegica* (Dinophysiales, Dinophyceae) from the Baltic Sea. *J. Phycol.*, 34 : 280-285.
- Millie, D. F., Kirkpatrick, G. J., Vinyard, B. T. (1995). Relating photosynthetic pigments and in vivo optical density spectra to irradiance for the Florida red-tide dinoflagellate *Gymnodinium breve* . *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 120: 65-75.
- Moline, M. A. et Prezelin, B. B. (1996). Palmer LTER 1991-1994: Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal Antarctic phytoplankton biomass, in situ productivity and taxonomic composition over subseasonal, seasonal and interannual time scales phytoplankton dynamics, *Marine Ecology Progress Series*, 145(1/3), 143-160.
- Moon-van der Staay, S.Y., van der Staay, G.W.M., Guillou, L., Vaulot, D. (2000). Abundance and diversity of prymnesiophytes in the picoplankton community from the equatorial Pacific Ocean inferred from 18S rDNA sequences. *Limnol. Oceanogr.* 45(1) : 98-109.
- Moore, L.R., Goericke, R., Chisholm, S.W. (1995). The comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* : influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116 : 259-275.
- Mos, L. (2001). Domoic acid : a fascinating marine toxin. *Environ. Toxicol. Pharmacol.*, 9(3) : 79-85.
- Mostajir, B., Bustillos-Guzman, J., Clautre, H., Rassoulzadegan, F. (1998). Pigment dynamics associated with the grazing of a ciliate and a flagellate feeding on a cyanobacterium. *Oceanologica Acta.* 21(4) : 581-588.
- Mullin, J.B., et Riley, J.P. (1955). The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Anal. Chim. Acta* 12 : 162-170.
- Murphy, J. et Riley, J.P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27 : 31-36.
- Nanninga, H.J., Tyrrell, T. (1996). Importance of light for the formation of algal blooms by *Emiliania huxleyi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136:195-203.
- Neveux, J., Panouse, M. (1987). Spectrofluorometric determination of chlorophylls and pheophytins. *Arch. Hydrobiol.* 109 : 567-581.

- Neveux, J., Delmas, D., Romano, J.C., Algarra, P., Ignatiades, L., Herbland, A., Morand, P., Neori, A., Bonin, D., Barbe, J., Sukenik, A., Berman, T. (1990). Comparison of chlorophyll and phaeopigment determinations by spectrophotometric, fluorometric, spectrofluorometric and HPLC methods. *Marine Microbial Food Webs*, 4(2) : 217-238.
- Nezan, E., Piclet, G. (1996). Guide pratique à l'usage des analystes du phytoplancton. IFREMER (ed.).
- Ning, X., Cloern, J.E., Cole, B.E. (2000). Notes : Spatial and temporal variability of picocyanobacteria *Synechococcus* sp. in San Francisco Bay. *Limnol. Oceanogr.* 45(3) : 695-702.
- Olson, R.J., Chisholm, S.W., Zettler, E.R., Altabet, M.A., Dusenberry, J.A. (1990). Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* 37(6) : 1033-1051.
- O'Reilly, J.E., Maritorena, S. ; Mitchell, B.G., Siegel, D.A., Carder, K.L., Garver, S.A., Kahru, M., McClain, C. (1998). Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. *J. of Geophys. Res.* 103(C11) : 24937-24953.
- Paasche, E. (1964). A tracer study of the inorganic carbon uptake during coccolith formation and photosynthesis in the coccolithophore *Coccolithus huxleyi*. *Physiologia Plantarum Supplementum III*, Editor Lund, 82 pp.
- Paerl, H.W., Whitall, D.R. (1999). Anthropogenically-derived atmospheric nitrogen deposition, marine eutrophication and harmful algal bloom expansion : Is there a link ? *Ambio* vol 28, N°4.
- Parsons, T.R., Strickland, J.D.H. (1963). Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.* 21: 155-163.
- Peeken, I. (1997). Photosynthetic pigment fingerprints as indicator of phytoplankton biomass and development in different water masses of the Southern Ocean during austral spring. *Deep-Sea Res.* 44(1/2) : 261-282.
- Penry, D.L., Frost, B.W. (1991). Chlorophyll *a* degradation by *Calanus pacificus*: dependence on ingestion rate and digestive acclimation to food resources. *Limnol. Oceanogr.* 36: 147-159.
- Perris, S.J., Laybourne-Parry, J., Marchant, H.J. (1995). Widespread occurrence of population of the unique autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* (Ciliophora : Haptorida) in brackish and saline lakes of the Vestfold Hills (Eastern Antarctica). *Polar Biol.* 15 : 423-428.
- Pfander, H. (1992). Carotenoids: an overview. *Methods Enzymol.* 231: 3-13.
- Platt, T., Subba-Rao, D.V., Irwin, B. (1983). Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature* 301 : 702-704.
- Pollehne, F., Klein, B., Zeitzschel, B. (1993). Low light adaptation and export production in the deep chlorophyll maximum layer in the northern Indian Ocean. *Deep-Sea Res. II*, 40 : 737-752.
- Quéguiner, B. (1982). Variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis aux effets des marées : la rade de Brest. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, 123 pp.
- Quiblier, C., Feuillade, M., Bourdier, G., Amblard, C., Pepin, D. (1994-a). Phytoplankton distribution as determined by HPLC pigment analysis. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 41 : 113-124.
- Quiblier, C., Bourdier, G., Amblard, C., Pepin, D. (1994-b). Separation of phytoplanktonic pigments by HPLC for the study of phyto-zooplankton trophic relationships. *Aquatic Sciences* 56(1) : 30-39.

- Ragueneau, O., De Blas Varela, E., Tréguer, P., Quéguiner, B., Del Amo, Y. (1994). Phytoplankton dynamics in relation to the biogeochemical cycle of silicon in a coastal ecosystem of western Europe. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72 : 106-157.
- Ragueneau, O., Quéguiner, B., Tréguer, P. (1996). Contrast in biological responses to tidally-induced vertical mixing for two macrotidal ecosystems of western Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42 : 645-665.
- Redalje, D.G., Laws, E.A. (1981). A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. *Mar. Biol.* 62: 73-79.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A. (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. In : Hill, M.N. (Eds.) *The Sea Vol. 2* Wiley Interscience, New York, pp. 26-77.
- Reid, P.C. (1990). The dynamics of algal blooms in the North Sea. In : *Eutrophication and algal blooms in North Sea coastal zones, The Baltic and adjacent areas. Water Pollution Research Report 12*. Ed. : Lancelot C., Billen G. and Barth H.
- Repeta, D.J., Gagosian, R.B. (1982). Carotenoid transformations in coastal marine waters. *Nature*, 295: 51-54.
- Richards, F.A., Thompson, T.G. (1952). The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.* 11: 156-172.
- Ricketts, T.R. (1967). Further investigations into the pigment composition of green flagellates possessing scaly flagella. *Phytochemistry*. 6 : 1375-1386.
- Ricketts, T.R. (1970). The pigments of the Prymnesiophyceae and related organisms. *Phytochem.* 9 : 1835-1842.
- Riegman, R., Kuipers, B.R., Noordeloos, A.A.N., Witte, H.J. (1993). Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. *Neth. J. Sea Res.* 31(3):255-265.
- Rothschild, L.J., Squire, B. (1996). Does the collapse of diatom trigger coccolithophore blooms? *J. Phycol.* 32:41.
- Satoh, H., Watanabe, K. (1991). A red water-bloom caused by the ciliate *Mesodinium rubrum* in the Austral summer in the fast ice area near Syowa station Antarctica with notes on their photosynthetic rate. *J. Tokyo Univ. Fish.* 78 : 11-18.
- Schaumann, K., Hesse, K.-J. (1990). Frontal accumulation, and autochthonous eutrophication effect of the red tide in the German Bight/North Sea. In : *Eutrophication and algal blooms in North Sea coastal zones, The Baltic and adjacent areas. Water Pollution Research Report 12*. Ed. : Lancelot C., Billen G. and Barth H.
- Scherrer, B. (1984). *Biostatistique*. Gaëtan Morin (ed.) Québec. 850 pp.
- Schlüter, L., Møhlengerg, F., Havskum, H., Larsen, S. (2000). The use of phytoplankton pigments for identifying and quantifying phytoplankton groups in coastal areas : testing the influence of light and nutrients on pigment/chlorophyll *a* ratios. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192 : 49-63.
- Sieburth, J., Smetacek, V., Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure : heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1256-1263.
- Sieracki, M.E., Verity, P.G., Stoecker, D.K. (1993). Plankton community response to sequential silicate and nitrate depletion during the 1989 North Atlantic spring bloom. *Deep Sea Res. II* 40(1/2):213-225.
- Simon, N., Barlow, R. G., Marie, D., Partensky, F., Vaulot, D. (1994). Flow cytometry analysis of oceanic photosynthetic picoeucaryotes. *Journal of Phycology* 30: 922-935.

- Smayda, T. (1990). Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic, in Toxic Marine Phytoplankton, edited by E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler, and D. M. Anderson, Elsevier, New York.
- Smayda, T. (1997a). Wath is bloom ? A commentary. *Limnol. Oceanogr.* 42(2) : 1132-1136.
- SooHoo, J.B., Kiefer, D.A., Collins, D.J., McDermid, I.S. (1986). *In vivo* fluorescence excitation and absorption spectra of marine phytoplankton : I. Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation. *J. of Plank. Res.* 8(1) : 197-214.
- Sournia, A. (1986). Atlas du phytoplancton marin, Vol. 1, CNRS (ed.), Paris, 219 pp.
- Sournia, A., Belin, C., Billard, C., Catherine, M., Erard-LeDenn, E., Fresnel, J., Lassus, P., Pastoureaud, A., Soulard, R. (1992). The repetitive and expanding occurrence of a green, blom-forming dinoflagellate (Donophyceae) on the coast of France. *Cryptogamie, Algal.* 13(1) : 1-13.
- Stauber, J.L., Jeffrey, S.W. (1988). Photosynthetic pigments in fifty-one species of marine diatoms. *J. Phycol.* 24 : 158-172.
- Stoecker, D.K., Buck, K.R., Putt, M. (1993). Changes in the sea-ice brine community during the spring-summer transition, McMurdo sound, Antarctica. II. Phagotrophic protists. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95 : 103-113.
- Subramaniam, A., Carpenter, E.J. (1994). An empirically derived protocol for the detection of blooms of the marine cyanobacterium *Trichodesmium* using CZCS imagery. *Int. J. Remote Sensing*, 15 : 1559-1569.
- Subramaniam, A., Carpenter, E.J., Falkowski, P.J. (1999a). Bio-optical properties of the marine diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium* spp. II. A reflectance model for remote sensing. *Limnol. Oceanogr.* 44 : 618 :627.
- Subramaniam, A., Carpenter, E.J., Karentz, D., Falkowski, P.J. (1999b). Bio-optical properties of the marine diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium* spp. I. Absorption and photosynthetic action spectra. *Limnol. Oceanogr.* 44 : 608 :617.
- Sukhanova, I.N., Flint, M.V. (1998) Anomalous Blooming of Coccolithophorids over the Eastern Bering Sea Shelf. *Oceanology* 38 (4) : 502-505.
- Taylor, D.L. et Lee, C.C. (1971). A new cryptomonad from Antarctica : *Cryptomonas cryophila* sp. nov. *Arch. Mikrobiol.* 75 : 269-280.
- Thingstad, T.F., Sakshaug, E. (1990). Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 63:261-272.
- Thronsdon, J. (1993). Chapitre 5 : The planktonic marine flagellates, in : Identifying marine phytoplankton. Carmelo R. Tomas (ed.) Academic Press.
- Townsend, D.W., Keller, M.D., Holligan, P.M., Ackleson, S.G., Balch, W. (1994) Blooms of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* with respect to hydrography in the Gulf of Maine. *Cont. Shelf Res.* 14 (9):979-1000.
- Trees, C.C., Bidigare, R.R., Brooks, J.M., (1986). Distribution of chlorophylls and phaeopigments in the Northwestern Atlantic Ocean. *J. Plankton Res.* 8 : 447-458.
- Tréguer, P., Le Corre, P. (1975). Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. LOC-UBO, Avenue Le Gorgeu, 29283 Brest Cédex. 110 pp.
- Tréguer, P., Le Corre, P., Grall, J.-R. (1979). The seasonal variations of nutrients in the upper waters of the Bay of Biscay region and their relation to phytoplankton growth. *Deep Sea Res.* 26A : 1121-1152.

- Tyrrell, T., Taylor, A.H. (1995). Latitudinal and seasonal variations in carbon dioxide and oxygen in the northeast Atlantic and the effects on *Emiliania huxleyi* and other phytoplankton. *Global Biogeochemical Cycles* 9(4):585-604.
- Tyrrell, T., Taylor, A.H. (1996). A modelling study of *Emiliania huxleyi* in the NE Atlantic. *J. of Mar. Syst.* 9:83-112.
- Urbach, E., Robertson, D.L., Chisholm, S.W. (1992). Multiple evolutionary origins of prochlorophytes within the cyanobacterial radiation. *Nature*, 355 : 267-269.
- Utermöhl, M. (1931). Über das umgekehrte Mikroskop. *Archiv für Hydrobiologie Beihefte Ergebnisse Plankton*, 22, 643-645.
- Van Bleijswijk, J.D.L., Van der Wal, P., Kempers, R., Veldhuis, M., Young, J.R., Muyzer, G., de Vrind-de Jong E., Westbroek, P. (1991). Distribution of two types of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) in the Northeast Atlantic region as determined by immunofluorescence and coccolith morphology. *Journal of Phycology* 27:566-570.
- Van Emburg, P.E. (1989). Coccolith formation in *Emiliania huxleyi*. Ph.D. thesis, University of Leiden, The Netherlands, pp. 145.
- Vernet, M., Lorenzen, C.J. (1987). The presence of chlorophyll *b* and the estimation of phaeopigments in marine phytoplankton. *J. Plankton Res.* 9: 255-265.
- Vernet, M. (1992). Predominance of cryptomonads and diatoms in the Gerlache Strait. *Antarctic Journal of the United States*, 27 : 157-158.
- Vesk, M., Jeffrey, S.W., (1987). Ultrastructure and pigments of two strains of the picoplanktonic alga *Pelagococcus subviridis* (Chrysophyceae). *J. Phycol.* 23 : 322-336.
- Vidussi, F., Claustre, H., Bustillos-Guzman, J., Cailliau, C., Marty, J-C. (1996). Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: separation of chlorophylla from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. *J. Plank. Res.* 18: 2377-2382.
- Vidussi, F. (1998). Variabilité spatiale et temporelle des marqueurs pigmentaires des communautés autotrophes en Méditerranée : implications biogéochimiques. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). 181 pp.
- Viollier, M., Sournia, A., Birrien, J.L., Morin, P. (1987). Observations satellitaires du phytoplancton dans les zones de discontinuité hydrologique au large de la Bretagne. *Oceanologica Acta* N°SP 1987, 51-56.
- Waterbury, J.B., Watson, S.W., Guillard, R.R., Brand, L.E. (1979). Widespread occurrence of a unicellular marine plankton cyanobacteria. *Nature*, 277 : 293-294.
- Welschmeyer, N.A., Lorenzen, C.J. (1984). Carbon-14 labeling of phytoplankton carbon and chlorophyll *a* carbon: Determination of specific growth rates. *Limnol. Oceanogr.* 29: 135-145.
- Welschmeyer, N.A., Lorenzen, C.J. (1985). Chlorophyll budgets: zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the central Pacific gyres. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1-21.
- Welschmeyer, N.A. (1994). Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.* 39: 1985-1992.
- Westbroek, P., Brown, C.W., Van Bleijswijk, J.D.L., Brownlee, C., Brummer, G.J., Conte, M., Egge, J., Fernandez, E., Jordan, R., Knappertsbusch, M., Stefels, J., Veldhuis, M.J.W., Van der Wal, P., Young, J. (1993). A model system approach to biological climate forcing: the exemple of *Emiliania huxleyi*. *Global Planet Change* 8:27-46.

- Williams, R., Claustre, H. (1991). Photosynthetic pigments as biomarkers of phytoplankton populations and processes involved in the transformation of particulate organic matter at the Biotrans site (47°N, 20°W). *Deep Sea Res.* 38 : 347-355.
- Winter, A., Elbrächter, M., Krause, G. (1999). Subtropical coccolitophores in the Weddell Sea. *Deep Sea Res. I* 46:439-449.
- Wood, E.D., Armstrong, F.A., Richards, F.A. (1967). Determination of nitrate in sea water by cadmium copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 47 : 23-31.
- Wood, A.M. (1979). Chlorophyll *a:b* ratios in marine planktonic algae. *J. Phycol.* 15 : 330-332.
- Wright, S.W., Shearer, J.D. (1984). Rapid extraction and high-performance liquid chromatography of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *J. Chromatog.* 294: 281-295.
- Wright, S.W. et Jeffrey, S.W. (1987). Fucoxanthin pigment markers of marine phytoplankton analysed by HPLC and HPTLC. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 38 : 259-266.
- Wright, S.W., Jeffrey, S.W., Mantoura R.F.C., Lewellyn C.A., Bjornland T., Repeta D., Welschmeyer N.A. (1991). Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 77: 183-196.
- Wright, S.W., Thomas, D.P., Marchant, H.J., Higgins, H.W., Mackey, M.D., Mackey, D.J. (1996). Analysis of phytoplankton of the Australian sector of the Southern Ocean : comparison of microscopy and size frequency data with interpretations of pigment HPLC data using 'CHEMTAX' matrix factorisation program. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 144 : 285-298.
- Wright, S.W., Jeffrey, S.W. (1997). High-resolution HPLC system for chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton. In : Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography*. UNESCO, Paris. 661pp.
- Yallop, M.L. (2001). Distribution patterns and biomass estimates of diatoms and autotrophic dinoflagellates in the NE Atlantic during June and July 1996. *Deep-Sea Res. II*, 48 : 825-844.
- Yentsch, C.M., Menzel, D.W. (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10: 221-231.
- Yentsch, C.S., Yentsch, C.M. (1979). Fluorescence spectral signatures : The characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and emission spectra. *J. of Mar. Res.* 37 : 471-483.
- Zapata, M., Ayala, A.M., Franco, J.M., Garrido, J.L. (1987). Separation of chlorophylls and their degradation products in marine phytoplankton by reverse-phase high-performance liquid chromatographie. *Chromatographia*, 23: 26-30.
- Zubkov, M.V., Sleight, M.A., Tarran, G.A., Burkill, P.H., Leakey, J.G. (1998). Picoplanktonic community structure on an Atlantic transect from 50°N to 50°S. *Deep-Sea Res. I* 45 : 1339-1355.

A N N E X E 1

Valeurs d'abondances, pourcentages et concentrations des différentes classes
algales et biomarqueurs obtenus dans la bibliographie de référence

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	DOMAINE ⁽³⁾	PIGMENTS HPLC	PHEOPIGMENTS HPLC	COMPTAGES	CHEMOTAXONOMIE ⁽⁴⁾	BIOOPTIQUES	BROUTAGE	SELS NUTRITIFS	OBSERVATIONS
Andersen et al., 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	M	+	-	+	Letelier	-	-	-	Comparaisons HPLC-microscope
Barlow et al., 1998-a	labo	-	P	+	-	-	Q	-	-	+	mésocosme
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	E	+	-	-	Q	-	-	-	---
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	E	+	-	+	RM	-	-	+	Chla vs NO3
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	E	+	+	-	DP+RD	-	+	-	---
Bidigarre et al., 1989	ANW	4 (85)	M	+	+	-	abs	+	-	-	Campagnes BIOWATT, chemotaxo par spectre d'absorption
Bidigarre et al., 1990	ANW	4 (85)	E	+	+	+	DP	+	-	+	Campagnes BIOWATT
Boddy et al., 2000	labo	-	M	-	-	-	ANN	+	-	-	Chémotaxo. par cytométrie et analyse neuronal
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	E	+	-	+	Q	-	-	-	Comparaisons biomasses - comptages
Burkill et al., 1987	M.Celtique	7 (83), 10 (84)	E	+	+	+	DP	-	+	-	Tech. Dilution
Cailliau et al., 1999	OA	2,3 (94)	E	+	+	+	Q	-	+	+	Fp-ratio, DMSP, Flux, Trappes
Cailliau et al., 1996	OA	2,3 (94)	E	+	+	-	Q	-	+	+	Trappes à sédim.
Claustre, 1994	ANE Tropic M.Alboran	9,10 (91), 5,6 (92) 5,6 (91)	E	+	-	-	-	-	-	-	Fp-ratio P _{prim} optique
Claustre et Marty, 1995	ANE Tropic	9,10 (91); 5,6 (92)	E	+	-	-	DP	+	-	+	EUMELI 4 , P _{prim}
Claustre et al., 1994	MA	5 (91)	E+P	+	+	-	DP	-	-	+	ALMOFRONT 1, [μ], [C:chla]
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	E+M	+	+	-	DP _{Excel}	-	-	+	chémotaxonomie
Fiala et al., 1994	MA	4,5 (91)	E	+	-	+	Q	-	-	-	ALMOFRONT 1, cytométrie
Gibb et al., 2001	ANE	7 (96)	E	+	-	+	CHX	-	-	+	PRIME, biominéraux
Gieskes et Kraay, 1986a	ANE Tropic	9,10(77); 11(78); 3(82)	E	+	-	+	Q	+	-	-	NECTAR, coef K, Secchi
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	E	+	+	+	Q	-	-	-	P _{prim} , <i>Corymbellus</i>
Gieskes et al., 1988	M. Banda	8 (84) ; 2,3 (85)	E	+	-	+	RM	-	-	-	SNELLIUS, fractionnement Compare Pigm. et microscope
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	E	+	-	+	RM	-	-	-	Cryptophycées, biovolumes
Goericke et Montoya, 1998	labo	-	P	+	+	-	DP	+	-	+	Validité rap. Pigment, variation f _(SN, lux)
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	E	+	+	-	Q	-	+	+	<i>Phaeocystis</i> , trappes à séd.
Hilton et al., 1989	labo	-	M	-	-	-	fluo	+	-	-	Chémotaxonomie par fluorescence <i>in vivo</i>
Johnsen et al., 1994	labo	-	M	+	-	-	abs	+	-	-	Chémotaxonomie par spectre d'absorption
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	E	+	+	+	Q	-	-	-	ACP
Latasa, 1995	labo	-	P	+	-	-	DP	+	-	+	<i>Heterocapsa</i> et <i>Thalassiosira</i> , μ
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3'4 (95) ; 8,9 (95)	E	+	+	-	Q	-	-	+	Clusters anlysis
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	E	+	-	-	Letelier	+	-	-	Fractionnement, Prochloro, méthode chémotaxo.
Lutz et al., 1996	ANW	4,5 (91)	E	+	-	-	Q	+	-	-	Chemotaxo par spectre absorp.
Mackey et al., 1996	labo	-	M	+	-	-	CHX	-	-	-	Méthode CHEMTAX
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	E	+	+	+	CHX	-	-	+	---
Méjanelle et al., 1995	ANE	1 (89)	E	+	+	-	Q	-	-	-	MEDATLANTE 1, biochimie, flux
Mostajir et al., 1998	labo	-	E	+	+	-	Q	-	+	-	Broutage <i>Synechococcus</i>
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	E	+	-	-	Letelier	-	-	-	---
Quiblier et al., 1994-b	labo	-	E	+	+	-	Q	-	+	-	Relations phyto-zooplanton
Schlüter et al., 2000	ANE 3 sites	95 - 97	E+P	+	-	+	CHX	-	-	-	CHX Vs. microscope, rapp. pigmentaires f _(SN, lux)
SooHoo et al., 1986	labo	-	M	-	-	-	Fluo+ abs	+	-	-	Chemotaxonomie par fluorescence et spectre d'absorption <i>in vivo</i>
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	E	+	+	-	Q	-	+	-	Fractionnement, coulter counter
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	E	+	-	+	CHX	-	-	-	CHX Vs. Microsc., fractionnement
Yentsch et Yentsch, 1979	labo	-	M	-	-	-	Fluo	+	-	-	Chémotaxonomie par fluorescence <i>in vivo</i>

(1) OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest.

(2) Mois,mois (année).

(3) E : Ecologie ; P : Physiologie ; M : Méthodologie

(4) Q : Qualitatif ; DP : Diagnostic Pigments ; RM : Régressions Multiples ; RD : Rapports Directs ; CHX : CHEMTAX ; Fluo : Fluorimétrie *in vivo* ; Abs : Spectre d'absorption *in vivo* ; Letelier : méthode matricielle (Letelier et al., 1993) ; ANN : Réseau neuronal artificiel

Tableau I : Quelques références bibliographiques d'utilisation des pigments phytoplanctoniques en chémotaxonomie.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	OBSERVATIONS
Andersen et al, 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	Station S : [%] _{diato 0-250m} =0%-3% [Fuco] _{0-250m} = 1.2 – 6.3 ng.L ⁻¹ Station ALOHA : [%] _{diato 0-250m} =0%-8% [Fuco] _{0-250m} = 1.5 – 17 ng.L ⁻¹
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	Mousson (sept) Inter-Mousson (nov-dec) GO : [Fuco] _{0-100m} = 4 – 38 mg.m ⁻² [Fuco] _{0-100m} = 4 – 38 mg.m ⁻² MA : [Fuco] _{0-100m} = 2 – 34 mg.m ⁻² [Fuco] _{0-100m} = 1 – 10 mg.m ⁻² Diatomées dominantes avec prymnésiphyées
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[%] _{diato} =23%-70% [Fuco] = 80-1700 ng.L ⁻¹ Sp. dominante : <i>Nanoneis haslae</i> (5 µm) Diatomées et prymnésiphyées dominent le bloom
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[Fuco] _{0-200m} = 2.5 – 114 mg.m ⁻² [%] _{diat 20m} = 37%-91% (dominante)
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	[Fuco] = 0.14 – 6.42 µg.L ⁻¹ Diatomée dominante en été : <i>Rhizosolenia stoltherforthii</i>
Claustre et al., 1994	MAIb	5 (91)	front : [Fuco] = 21-48 mg.m ⁻² [%] _{diato} = 57%-76% (dominantes) hors front : [Fuco] = 2 -12 mg.m ⁻² [%] _{diato} = 19%-31%
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[%] _{diato} = 0%-15% [Fuco] = <2 – 16 ng.L ⁻¹
Gibb et al., 2001	ANE transect	7 (96)	[Fuco] _{max} = 300 ng.L ⁻¹ [%] _{diato} = 0-30% Diatomées : non dominantes
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	[Fuco] = 100-3000 ng.L ⁻¹ [A] _{diato} = 1500 cel.mL ⁻¹ Sp. dominantes : <i>T. conferta</i> , <i>Chaetoceros</i> , <i>Leptocylindrus</i> . Evidence de succession diatomées - prymnésiphyées
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	%[A] _{diato} = 31%-96% [Fuco] _{surf} = 50-500 ng.L ⁻¹ Sp. dominantes : <i>R. setigera</i> , <i>R. alata</i> , <i>Chaetoceros</i> , <i>N. seriata</i> . Les diatomées ont été dominantes avec les cryptophycées.
Goericke et Montoya,1998	Chesapeake	9 (84)	[%] _{diato} =28-71% [Fuco] = 500-4000 ng.L ⁻¹
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	[Fuco] _{50m} =7-44 mg.m ⁻² - Diatomées dominantes avec prymnésiphyées
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	[A] _{diatos} = 1200 cel.mL ⁻¹ [Fuco] _{juin} = 1200 ng.L ⁻¹ - Sp. dominantes : <i>Rhizosolenia delicatula</i> , <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Chaetoceros</i> sp.
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3,4 (95) ; 8,9 (95)	inter-mousson : [Fuco] _{0-100m} = <25-150 ng.L ⁻¹ Mousson : [Fuco] _{0-100m} = <25-500 ng.L ⁻¹
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	Station ALOHA : [Fuco] _{0CM} = 4 – 17 ng.L ⁻¹ [%] _{diato} = n.s.
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chl a] _{diato 0-150m} = <4-20 ng.L ⁻¹ [%] _{diato} = <2%-12%
Méjanelle et al., 1995	ANE	1 (89)	Fuco _{50m} = 13.4%-14.1% chl a
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[%] _{diato} = 20-40% - Sp. dominantes : <i>Corethron criophilum</i> , <i>Fragilariopsis kerguelensis</i>
Schlüter et al., 2000	Great Belt (Dk)	95 - 97	Méthode pigmentaire : [chl a] _{diato} = 100-1300 ng.L ⁻¹ [%] _{diato} = 3%-70% Méthode comptages : [C] _{diato} = 2-140 µg C.L ⁻¹ [%] _{diato} = <5%-85%
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[Fuco] = 100 ng.L ⁻¹
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	[chl a] _{diato} = 0 -100 ng.L ⁻¹ <i>Fragilariopsis cylindrus</i> , <i>F. pseudonana</i> , <i>F. kerguelensis</i> [A] _{diato} = 3 - 110 cel.mL ⁻¹
Yallop, 2001	ANE	6,7 (96)	Transect 37°-59°N/20°W : [A] _{diato} = 6-10 cel.mL ⁻¹ entre 40°N et 52°N – 29 sp. diatomées dont <i>Leptocylindrus mediterraneus</i> , <i>Thalassiosira oestrupii</i> , <i>Haslea</i> , <i>Pseudo-Nitzschia</i> . Bouée dérivante 59°N/20°W : [A] _{diato pennés} = >51 cel.mL ⁻¹ à z=40m dans un eddy froid.

(5) OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest. ; MAIb : mer d'Alboran.

(6) Mois,mois (année).

[A] = abondances cellulaires ; [chl a]_{classe} = concentration en chl a de la classe ; [%]_{classe} = pourcentage sur la biomasse totale de la classe ; [Fuco] = concentration en fuco

Tableau II : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages de diatomées et fucoxanthine obtenus dans la bibliographie de référence.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	VALEURS
Andersen et al., 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	[PERI]=0-2.8 ng·L ⁻¹ ; [%] _{dinos} pigments <5% ; [%] _{dinos} microscopie = 20%
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	[PERI] = n.s.
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[PERI]= 20-180 ng·L ⁻¹ ; [%] _{dinos} = 5%-10% pendant bloom et 10%-25% post bloom. SP. dominantes : <i>Ceratium</i> et <i>Prorocentrum</i> .
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[PERI] = n.s.
Bidigarre et al., 1990	ANW	4 (85)	[PERI]= <0.01-0.21 mg·m ⁻² ; dinoflagellés : composante mineur
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	[PERI]= 0-300 ng·L ⁻¹ ; 26 genres ou espèces de dinoflagellés (5-100 µm) Pas de corrélation entre PERI et abondances cellulaires
Cailliau et al., 1996	OA	2,3 (94)	[PERI] = n.s.
Claustre et al., 1994	MA	5 (91)	dinoflagellés : composante mineur
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[PERI] = 0-13 ng·L ⁻¹ ; [%] _{dinos} = 0%-20% ; valeur moyenne = 10%
Gibb et al., 2001	ANE	7 (96)	[PERI] _{max} = 100 ng·L ⁻¹ ; [%] _{dino max} = 40% (45°N/20°W) ; [%] _{dino moyen} = 10%
Gieskes et Kraay, 1986a	ANE Tropic	9,10(77); 11(78); 3(82)	[PERI] = n.s.
Gieskes et al., 1988	M. Banda	8 (84) ; 2,3 (85)	[PERI] = n.s.
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	[PERI] = n.s. Comptages : [%A] _{dinos} = 4%-59% sur le microphyto. ; [A] _{judinos} = 350-2470 cell·L ⁻¹
Harrison et al., 1993	ANW	4,5 (89)	Comptages : biomasse [C] _{dinos} 40°N =2 mg C·m ⁻³ ; [C] _{dinos} 45°N =7 mg C·m ⁻³ Dinoflagellés : jusqu'à 70% de la biomasse
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	Pas de PERI détecté
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3'4 (95) ; 8,9 (95)	Mars-avril (intermousson) août –sept. Mousson SW
			[PERI] = 0-10 ng·L ⁻¹ [PERI] = 0-50 ng·L ⁻¹ Dinoflagellés : près des côtes
			[PERI] _{>18µm} = < 25% [PERI] _{>18µm} = 0%-70%
			[PERI] _{<18µm} = > 75% [PERI] _{<18µm} = 30%-100%
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	[PERI] = 1 ng·L ⁻¹
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chla] _{dinos} = 6-12 ng·L ⁻¹ ; [%] _{dinos} = 2%-8%
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[%] _{dinos max} = 10% dans le Front Polaire, ailleurs c'est négligeable.
Schlüter et al., 2000	Great Belt (DK)	6,9 – (97)	Par Pigments : [chla] _{dinos} = 100-700 ng·L ⁻¹ ; [%] _{dinos} = 5%-24% Par comptages : biomasse [C] _{dinos} = 5-75 µg C·L ⁻¹ ; [%] _{dinos} = 8%-56%
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[PERI] _{max} = 125 ng·L ⁻¹ , c'est le second caroténoïde le plus abondant
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	[PERI] = <10-80 ng·L ⁻¹ ; [chla] _{dinos} = 0-80 ng·L ⁻¹ [A] _{dinos>20µm} = <1-5.5 cell·mL ⁻¹ Maximum près des côtes
(7)	OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest.		
(8)	Mois,mois (année).		

Tableau III : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages de dinoflagellés et péricidine obtenus dans la bibliographie de référence.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	OBSERVATIONS
Andersen et al., 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	Station S : [%] _{prym 0-250m} = 28%-38% [19HF] _{0-250m} = 8 – 76 ng·L ⁻¹ Station ALOHA : [%] _{prym 0-250m} = 17%-45% [Fuco] _{0-250m} = 9 – 96 ng·L ⁻¹ Prymnésiophycées dominantes avec Prochlorophycées
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	Mousson (sept) Inter-Mousson (nov-dec) GO : [19HF] _{0-100m} = 5 – 10 mg·m ⁻² [19HF] _{0-100m} = 6 – 16 mg·m ⁻² MA : [19HF] _{0-100m} = 5 – 16 mg·m ⁻² [19HF] _{0-100m} = 6 – 14 mg·m ⁻² Prymnésiophycées dominantes avec Diatomées
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[19HF] = 250-2000 ng·L ⁻¹ [%] _{prym bloom} = 20%-40% (domine avec diatomées) [%] _{prym post-bloom} = 45%-55% (dominante)
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[19HF] _{0-200m} = 0.9 – 8.3 mg·m ⁻² [%] _{prym 20m} = 6%-45%
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	[19HF] = 0 – 200 µg·L ⁻¹ (19HF non détectée au moment du bloom de <i>Phaeocystis</i>)
Claustre et al., 1994	MAIb	5 (91)	front : [19HF+19BF] = 10-15 mg·m ⁻² [%] _{flagellés} = 22%-37% hors front : [19HF+19BF] = 12 -13 mg·m ⁻² [%] _{flagellés} = 40%-69% (dominantes)
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[%] _{prym} = 7%-52% [19HF] = <10 – 120 ng·L ⁻¹ (dominantes avec algues vertes)
Gibb et al., 2001	ANE transect	7 (96)	[19HF] = 100 - 1800 ng·L ⁻¹ [%] _{prym} = 10%-60% (dominantes)
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	[19HF] = <100-4000 ng·L ⁻¹ [A] _{prym} = 9000 cel·mL ⁻¹ dominance de prymnésiohyccées dans la deuxième partie du bloom (<i>Corymbellus aureus</i>). Evidence de succession diatomées - prymnésiohyccées
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	[19HF] _{surf} = n.r.
Goericke et Montoya, 1998	Chesapeake	9 (84)	[19HF] = n.r.
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	[19HF] _{80m} = 3-9 mg·m ⁻² - <i>Phaeocystis</i> dominantes avec Diatomées
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	[19HF] = n.r.
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3,4 (95) ; 8,9 (95)	inter-mousson : [19HF] _{0-100m} = <40-200 ng·L ⁻¹ Mousson : [19HF] _{0-100m} = <40-240 ng·L ⁻¹
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	Station ALOHA : [19HF] _{DCM} = 34 – 92 ng·L ⁻¹ [%] _{prym} = 22%
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chl a] _{hapto 0-150m} = 10-130 ng·L ⁻¹ [%] _{hapto} = 25%-50%
Méjanelle et al., 1995	ANE	1 (89)	19HF _{50m} = 12.4%-13.7% chl a (dominantes)
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[%] _{prym} = 10-25% - coccolithophoridés et <i>Phaeocystis</i> .
Schlüter et al., 2000	Great Belt (Dk)	95 - 97	Méthode pigmentaire : [chl a] _{prym} = 0-200 ng·L ⁻¹ [%] _{prym} = 0%-5% Méthode comptages : [C] _{prym} = n.s.
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[19HF] = 450 ng·L ⁻¹
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	[chl a] _{hapto} = 0 -150 ng·L ⁻¹

(9) OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest. ; MAIb. : mer d'Alboran.

(10) Mois,mois (année).

[A] = abondances cellulaires ; [chl a]_{classe} = concentration en chl a de la classe ; [%]_{classe} = pourcentage sur la biomasse totale de la classe ; [Fuco] = concentration en fuco

Tableau IV : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages de prymnésiohyccées et 19'hexanoyloxyfucoxanthine obtenus dans la bibliographie de référence.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	OBSERVATIONS
Andersen et al, 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	Station S : [%] _{verte 0-250m} = n.r. [chl _b] _{0-250m} = 1 – 168 ng·L ⁻¹ Station ALOHA : [%] _{verte 0-250m} = n.r. [chl _b] _{0-250m} = 5 – 152 ng·L ⁻¹ Prymnésiophycées dominantes avec Prochlorophycées
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	Mousson (sept) Inter-Mousson (nov-déc) GO : [chl _b] _{0-100m} = <1 – 13 mg·m ⁻² [chl _b] _{0-100m} = 3 – 8 mg·m ⁻² MA : [chl _b] _{0-100m} = 2 – 10 mg·m ⁻² [chl _b] _{0-100m} = 2.5 – 9.5 mg·m ⁻² Prymnésiophycées dominantes avec Diatomées
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[chl _b] = 60-200 ng·L ⁻¹ [%] _{verte} = 5%-10% (prymnésiofycées dominant avec diatomées)
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[chl _b] _{0-200m} = 0.5 – 5.4 mg·m ⁻² [%] _{verte 20m} = 1%-16%
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	[chl _b] _{côte} = 0 – 400 µg·L ⁻¹ ; [chl _b] _{large} = 0 – 1000 µg·L ⁻¹ Pas de chl _b pendant bloom printanier. Au large : Chlorophycées dominant en été-automne ; prasinophycées en hiver-printemps A la côte : algues vertes toujours dominés par prasinophycées (<i>Dolichomastix</i> , <i>Pyramimonas</i> , <i>Pachysphaera</i>)
Claustre et al., 1994	MAIb	5 (91)	front : [chl _b] = 2-3.9 mg·m ⁻² [%] _{verte} = n.r. hors front : [chl _b] = 2.5-5 mg·m ⁻² [%] _{verte} = n.r.
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[%] _{verte} = 6%-81% ; [chl _b] = <10 – 160 ng·L ⁻¹ (algues vertes dominantes avec prymnésio.)
Gibb et al., 2001	ANE transect	7 (96)	[chl _b] = 0 - 200 ng·L ⁻¹ [%] _{verte} = 2%-35% (chlorophycées)
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	[chl _b] = n.r. Présence de la prasinophycée <i>Halosphaera</i> sp. avant le bloom de diatomées. Evidence d'une succession prasinophycées - diatomées - prymnésiofycées
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	[chl _b] _{surf} = n.r.
Goericke et Montoya, 1998	Chesapeake	9 (84)	[viola] = 20 – 150 ng·L ⁻¹ [%] _{chloros} = 0% - 11%
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	[chl _b] _{0-10m} = 1.1-3.2 mg·m ⁻²
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	[chl _b] _{juin} = 80 ng·L ⁻¹ Contribution significative des algues vertes au bloom.
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3,4 (95) ; 8,9 (95)	inter-mousson : [prasi] _{0-100m} = <0-5 ng·L ⁻¹ Mousson : [prasi] _{0-100m} = <0-5 ng·L ⁻¹ Mousson : [lute] _{0-100m} = <0-4 ng·L ⁻¹ Mousson : [lute] _{0-100m} = <0-4 ng·L ⁻¹
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	Station ALOHA : [chl _b] _{DCM} = 45 – 188 ng·L ⁻¹ [prasi] _{DCM} = n.s. [%] _{DCM-prasinos} = n.r.
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chl _a] _{chloros 0-150m} = 5-45 ng·L ⁻¹ [%] _{chloros} = 2%-14% [chl _a] _{prasinos 0-150m} = <2-12 ng·L ⁻¹ [%] _{prasinos} = <1%-6% [chl _a] _{euglenos 0-150m} = 5-20 ng·L ⁻¹ [%] _{euglenos} = <1%-9%
Méjanelle et al., 1995	ANE	1 (89)	[chl _b /chl _a] _{50m} = 0.017 – 0.02
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[%] _{verte} = 2%-40%
Schlüter et al., 2000	Great Belt (Dk)	95 - 97	Méthode pigmentaire : [chl _a] _{verte} = 400-2100 ng·L ⁻¹ [%] _{verte} = 20%-78% Méthode comptages : [C] _{verte} = 0 – 125 µg C·L ⁻¹ [%] _{verte} = 0%-35%
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[chl _b] = 40 ng·L ⁻¹
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	[chl _a] _{verte} = 0 -17 ng·L ⁻¹

(11) OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest. ; MAIb : mer d'Alboran.

(12) Mois,mois (année).

[A] = abondances cellulaires ; [chl_a]_{classe} = concentration en chl_a de la classe ; [%]_{classe} = pourcentage sur la biomasse totale de la classe ; [Fuco] = concentration en fuco

Tableau V : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages d'algues vertes, chlorophylle *b*, prasinoxanthine, lutéine et violaxantine obtenus dans la bibliographie de référence.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	OBSERVATIONS
Andersen et al., 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	Station S : [%] _{crypt} 0-250m = n.r. [allo] _{0-250m} = n.r. Station ALOHA : [%] _{crypt} 0-250m = n.r. [allo] _{0-250m} = n.r. Prymnésiophycées dominantes avec Prochlorophycées
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	Mousson (sept) Inter-Mousson (nov-dec) GO : [allo] _{0-100m} = n.r. [allo] _{0-100m} = n.r. MA : [allo] _{0-100m} = 0 – 2 mg·m ² [allo] _{0-100m} = 0 – 6 mg·m ² Prymnésiophycées dominantes avec Diatomées
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[allo] = n.r. (prymnésiofycées dominant avec diatomées)
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[allo] _{0-200m} = 0.16 – 1.03 mg·m ² [%] _{crypt} 20m = 1%-11%
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	[allo] _{côte} = 0 – 120 ng·L ⁻¹ ; [allo] _{large} = 0 – 100 ng·L ⁻¹ cryptophycées : 2 ^{ème} composant mais faible biomasse. 7 genres observés où <i>Plagioselmis</i> domine.
Claustre et al., 1994	MAIb	5 (91)	[allo] = n.r.
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[%] _{crypt} = 0%-3% ; [allo] = 0 – 1.4 ng·L ⁻¹ (algues vertes dominantes avec prymnésio.)
Gibb et al., 2001	ANE transect	7 (96)	[allo] = <10 - 150 ng·L ⁻¹ [%] _{crypt} = <2%-28%
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	[allo] = n.r. Evidence d'une succession prasinophycées - diatomées - prymnésiofycées
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	[allo] _{surf} = 50 – 500 ng·L ⁻¹ ; [%] _{crypt} > 70% <i>Mesodinium rubrum</i> ?
Goericke et Montoya, 1998	Chesapeake	9 (84)	[allo] = 250 – 600 ng·L ⁻¹ [%] _{crypt} = 18% - 58%
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	[allo] _{80m} = n.s.
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	[allo] _{juin} = 0 - 50 ng·L ⁻¹ Contribution significative des cryptophycées au bloom.
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3,4 (95) ; 8,9 (95)	[allo] _{0-100m} = n.s.
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	Station ALOHA : [allo] _{DCM} = n.r
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chl a] _{crypt} 0-150m = 2 - 22 ng·L ⁻¹ [%] _{crypt} = 1% - 6%
Méjanelle et al., 1995	ANE	1 (89)	[allo/chl a] _{50m} = 0.025
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[%] _{crypt} = 2%-20%
Schlüter et al., 2000	Great Belt (Dk)	95 - 97	Méthode pigmentaire : [chl a] _{crypt} = <100-550 ng·L ⁻¹ [%] _{crypt} = <5%-16% Méthode comptages : [C] _{crypt} = 0 – 10 µg C·L ⁻¹ [%] _{crypt} = 0%-22%
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[allo] = n.r.
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	[chl a] _{crypt} = 0 -40 ng·L ⁻¹

(13) OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest. ; MAIb. : mer d'Alboran.

(14) Mois, mois (année).

[A] = abondances cellulaires ; [chl a]_{classe} = concentration en chl a de la classe ; [%]_{classe} = pourcentage sur la biomasse totale de la classe ; [Fuco] = concentration en fuco

Tableau VI : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages de cryptophycées et d'alloxanthine obtenus dans la bibliographie de référence.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	OBSERVATIONS
Andersen et al., 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	Station S : [%] _{prochloro 0-250m} = 0%-48% [Dv-chla] _{0-250m} = <0.1 – 113 ng·L ⁻¹ Station ALOHA : [%] _{prochloro 0-250m} = 33%-50% [Dv-chla] _{0-250m} = 11 – 143 ng·L ⁻¹ Prochlorophycées dominantes avec Prymnésiophycées
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	Mousson (sept) Inter-Mousson (nov-dec) GO : [zea] _{0-100m} = < 1 – 4 mg·m ⁻² [zea] _{0-100m} = 1 – 3 mg·m ⁻² Dv-chla/zea = 2%-50% MA : [zea] _{0-100m} = 1 – 5 mg·m ⁻² [zea] _{0-100m} = 1.5 – 4.5 mg·m ⁻² Prymnésiophycées dominantes avec Diatomées
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[zea] = n.s.
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[zea] = n.s.
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	[lute-zea] = 0 – 0.79 µg·L ⁻¹ (cyanophycées non détectées au microscope)
Claustre et al., 1994	MAIb	5 (91)	front : [zea] = 0.9-1.4 mg·m ⁻² [%] _{cyano} = 2%-6% hors front : [zea] = 0.6 – 1.8 mg·m ⁻² [%] _{cyano} = 4%-16%
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[%] _{cyano} = 0%-35% [zea] = 1 – 65 ng·L ⁻¹ [%] _{prochloro} = 0%-21%
Gibb et al., 2001	ANE transect	7 (96)	[zea] = <10 - 50 ng·L ⁻¹ [%] _{cyano} = 0%-30%
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	[zea] = n.r.
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	[zea] = n.r.
Goericke et Montoya, 1998	Chesapeake	9 (84)	[zea] = 200 – 1000 ng·L ⁻¹ [%] _{cyano} = 0 – 35%
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	[lute-zea] _{80m} ~ 0.5 – 0.9 mg·m ⁻³
Klein et Sournia, 1987	Roscoff (F)	1-8 (85)	[zea] = n.r.
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3,4 (95) ; 8,9 (95)	inter-mousson : [zea] _{0-100m} = <25-175 ng·L ⁻¹ Mousson : [zea] _{0-100m} = <25-100 ng·L ⁻¹
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	Station ALOHA : [zea] _{DCM} = 24 – 87 ng·L ⁻¹ [%] _{cyano} = 24% [%] _{prochloro} = 39%
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chla] _{cyano 0-150m} = 10-110 ng·L ⁻¹ [%] _{cyano} = <5%-40% [A] _{cyano} = 400 – 1600 cel·mL ⁻¹
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[zea] = n.s.
Schlüter et al., 2000	Great Belt (Dk)	95 - 97	Méthode pigmentaire : [chla] _{cyano} = 0-400 ng·L ⁻¹ [%] _{cyano} = 0%-15% Méthode comptages : [C] _{cyano} = n.s. [%] _{cyano} = n.s. (un autre labo trouve 80% !!)
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[lute-zea] ~10 ng·L ⁻¹
Wright et al., 1996	OA	3 (87)	[chla] _{cyano} = 0 -60 ng·L ⁻¹

(15) **OA** : Océan austral ; **ANE** : Atlantique Nord-Est ; **ANW** : Atlantique Nord-Ouest ; **MA** : Mer d'Arabie ; **GO** : Golfe d'Oman ; **PNE** : Pacifique Nord-équatorial ; **PEW** : Pacifique Equatorial Ouest. ; **MAIb** : mer d'Alboran.

(16) Mois,mois (année).

[A] = abondances cellulaires ; [chla]_{classe} = concentration en chla de la classe ; [%]_{classe} = pourcentage sur la biomasse totale de la classe ; [Fuco] = concentration en fuco

Tableau VII : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages de cyanophycées, prochlorophycées, zéaxanthine et Divinyl-chlorophylle *a* obtenus dans la bibliographie de référence.

PUBLICATION	LIEU ⁽¹⁾	PERIODE ⁽²⁾	OBSERVATIONS
Andersen et al., 1996	ANW -PNE	7 (92) ; 4 (93)	Station S : [%] _{pelagos 0-250m} = 8%-20% [19BF] _{0-250m} = 2 – 48 ng·L ⁻¹ Station ALOHA : [%] _{pelagos 0-250m} = 5%-27% [19BF] _{0-250m} = 4 – 70 ng·L ⁻¹ Prochlorophycées dominantes avec Prymnésiophycées
Barlow et al., 1999	MA/GO	9,11,12 (94)	Mousson (sept) Inter-Mousson (nov-dec) GO : [19BF] _{0-100m} = 1 – 5 mg·m ⁻² [19BF] _{0-100m} = 2 – 8 mg·m ⁻² MA : [19BF] _{0-100m} = 1 – 10 mg·m ⁻² [19BF] _{0-100m} = 1 – 4.5 mg·m ⁻² Prymnésiophycées dominantes avec Diatomées
Barlow et al., 1993	ANE	5,6 (90)	[zea] = n.s.
Barlow et al., 1998-b	OA	11,12 (92)	[19BF] = 100 – 300 ng·L ⁻¹ Présence d' <i>Imantonia rotunda</i> (prymnésiofycée contenant 19BF)
Breton et al., 2000	Manche	11 (95), 7 (97)	Pas de 19BF malgré l'abondance [A] _{chryso s} > 880 cel·mL ⁻¹
Claustre et al., 1994	MAIb	5 (91)	Pas d'analyse avec 19BF seule
Everitt et al., 1990	PEW	8 (85)	[%] _{chrysos} = n.r. [19BF] = <5 – 75 ng·L ⁻¹
Gibb et al., 2001	ANE transect	7 (96)	[19BF] _{max} = <100 ng·L ⁻¹ [%] _{chrysos} = 2%-10%
Gieskes et Kraay, 1986b	M. du Nord	4,5 (83)	[19BF] = n.r.
Gieskes et Kraay, 1983-b	M. du Nord	5 (81)	[19BF] = n.r.
Goericke et Montoya, 1998	Chesapeake	9 (84)	[19BF] = n.r.
Head et Horne, 1993	ANW	4 (90)	[19BF] _{80m} ~ 2.1 – 6.8 mg·m ⁻³
Latasa et Bidigare, 1998	MA	3,4 (95) ; 8,9 (95)	inter-mousson : [19BF] _{0-100m} = <10-90 ng·L ⁻¹ Mousson : [19BF] _{0-100m} = <10-60 ng·L ⁻¹
Letelier et al., 1993	PNE Tropic	2,10 (91)	Station ALOHA : [19BF] _{DCM} = 15 – 66 ng·L ⁻¹ [%] _{chrysos} = 13%
Mackey et al., 1998	PEW	10 (90)	[chl a] _{chrysos 0-150m} = 10-40 ng·L ⁻¹ [%] _{chrysos} = <4%-16%
Peeken, 1997	OA	10,11 (92)	[%] _{pelagos} = 0% - 10%
Schlüter et al., 2000	Great Belt (Dk)	95 - 97	Méthode pigmentaire : [chl a] _{chrysos} = n.s. [%] _{chrysos} = n.s. Méthode comptages : [C] _{chrysos} = n.s. [%] _{chrysos} = n.s.
Williams et Claustre, 1991	ANE	6,7 (88)	[19BF] = 90 ng·L ⁻¹

(17) OA : Océan austral ; ANE : Atlantique Nord-Est ; ANW : Atlantique Nord-Ouest ; MA : Mer d'Arabie ; GO : Golfe d'Oman ; PNE : Pacifique Nord-équatorial ; PEW : Pacifique Equatorial Ouest. ; MAIb. : mer d'Alboran.

(18) Mois,mois (année).

[A] = abondances cellulaires ; [chl a]_{classe} = concentration en chl a de la classe ; [%]_{classe} = pourcentage sur la biomasse totale de la classe ; [Fuco] = concentration en fuco

Tableau VIII : Valeurs d'abondances, concentrations et pourcentages de chrysophycées (et/ou pélagophycées) et 19'butanoyloxyfucoxanthine obtenus dans la bibliographie de référence.

A N N E X E 2

ANNEXE 2 : APPORTS DES DONNEES SATELLITALES A L'ETUDE DE LA DISTRIBUTION DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE SUR LE PLATEAU CONTINENTAL ATLANTIQUE FRANÇAIS (PCAF)

A.2.1. Introduction :

L'augmentation des activités humaines a eu comme effet un accroissement dans le niveau des rejets sur les zones côtières (traitement insuffisant des égouts des villes, rejets industriels et agricoles, érosion côtière due à un urbanisme parfois non contrôlé), compliquant davantage le spectre de réflectance de ces eaux. Cependant, c'est dans la zone située jusqu'à 300 km des côtes qu'ont lieu 98 % des captures d'espèces marines et plus de la moitié de la production biologique totale des océans. L'utilisation des images satellitales dans l'étude du plateau continental est confrontée aux difficultés inhérentes aux eaux de Cas 2. La charge en matières organiques dissoutes d'origine terrestre (CDOM), les produits de dégradation des pigments phytoplanctoniques, les métabolites des organismes planctoniques et les particules détritiques en suspension (MES), interfèrent avec la mesure de la chlorophylle *a*.

Pour accéder à l'information de la biomasse phytoplanctonique dans ces eaux, il faudrait améliorer les algorithmes existants permettant de séparer les signaux de la chlorophylle *a*, des CDOM et MES. Deux méthodes sont possibles pour y arriver, a) par fluorimétrie et b) par leur spectre d'absorption.

A.2.1.1. *fluorimétrie* :

Un photon absorbé par une cellule phytoplanctonique a trois voies possibles, a) il participe à la photosynthèse et contribue au stockage par la cellule de l'énergie chimique, b) il est dissipé en chaleur ou c) il est réémis dans une autre longueur d'onde (fluorescence). La technique qui utilise l'émission passive de la chlorophylle *a* par fluorescence autour de 685 nm, semble plus convenable avec des concentrations élevées, ce qui est régulièrement le cas dans les eaux côtières. Cependant, il est aussi possible d'utiliser cette méthode dans les eaux oligotrophes du Cas 1 (Babin *et al.*, 1996). Cette approche de la concentration de la chlorophylle *a* par fluorescence a déjà été utilisée à partir des radiomètres aéroportés (Gower

et Borstad, 1990) et il a été possible de calibrer le signal en fluorescence avec les concentrations en chlorophylle *a* « in situ ».

Bien que les longueurs d'onde disponibles dans les caméras satellitales en activité soient choisies pour travailler sur les spectres de réflectance dans la région du bleu-vert, les derniers capteurs (MODIS, MERIS, GLI) ont des canaux dans le rouge (660-680 nm) qui permettent d'enregistrer le signal de la fluorescence phytoplanctonique. Voici les aspects les plus marquants dans les approches de l'imagerie satellitaire par l'absorption et la fluorescence de l'eau de mer.

- a)** l'absorption par le phytoplancton affecte le rayonnement montant depuis la surface de l'eau d'une façon non linéaire.
- b)** Le signal en fluorescence augmente au même temps que les concentrations en chlorophylle *a*. Les signaux d'absorption sont en rapport inverse.
- c)** Les algorithmes basés sur l'absorption phytoplanctonique sont plus sensibles dans les faibles concentrations (0.1 à $1 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), mais ils deviennent moins efficaces aux concentrations plus importantes (1 à $10 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), où la méthode par fluorescence est moins affectée par les CDOM (absorption négligeable dans la zone rouge du spectre) et les MES.
- d)** La pénétration de la lumière bleue-verte est cinq fois plus importante que la rouge, donc l'absorption intègre davantage l'information de la masse d'eau par rapport à la fluorescence.
- e)** Les algorithmes de fluorescence devraient être moins sensibles aux problèmes de corrections atmosphériques, car celles-ci s'effectuent sur les longueurs d'onde du proche-infrarouge, donc plus proches du spectre de fluorescence.
- f)** Puisque les algorithmes d'absorption sont influencés par les CDOM et les MES, il est possible d'arriver à extraire leur signal de celui de la chlorophylle *a*. Ceci est impossible avec la fluorescence.
- g)** A température ambiante, seul les pigments associés au Photosystème II (PII) contribuent à la fluorescence, c'est-à-dire que les pigments photoprotecteurs situés dans le PI ne contribuent pas à la fluorescence. Mais dans certaines classes algales comme les cyanophycées, la chlorophylle *a* est plutôt associée au PI qu'au PII.

Bien que d'interprétation difficile, le signal en fluorescence devrait pouvoir être un excellent complément dans la mesure des concentrations en chlorophylle *a* des zones côtières.

Les travaux de Letelier et Abott (1996) ouvriront certainement un nouveau champs de travail à partir des images de la caméra MODIS.

A.2.1.2. spectre d'absorption :

Basée sur les rapports spectraux dans la zone bleue-verte, c'est la méthode utilisée depuis le lancement du premier satellite « couleur de l'eau » (CZCS en 1978). Plusieurs algorithmes ont vu le jour ces dernières années avec l'utilisation d'un nombre croissant de canaux, ce qui s'est traduit par une amélioration dans l'ajustement entre les valeurs du modèle et les valeurs « in situ » (table A2-1).

Algorithme	R ²	Table A2-1 : algorithmes utilisés avec la base de données SeaBAM (SeaWiFS Bio-optical Algorithm Mini-Workshop) sur n=919 mesures. Extrait de O'Reilly <i>et al.</i> , 1998.
OC1a	0.915	
OC1b	0.912	
OC1c	0.917	
OC1d	0.918	
OC2a	0.892	
OC2b	0.916	
OC2	0.918	
OC2d	0.849	
OC2e	0.744	
OC3d	0.928	
OC3e	0.921	
OC4	0.932	

Cependant, dans les eaux du Cas 2 les interférences avec les CDOM et les MES continuent à poser des problèmes pour leur utilisation, même dans le cadre de la récente remise à jour des produits SeaWiFS avec l'algorithme OC4. Une alternative prometteuse est le nouvel algorithme OC5, qui donne des meilleurs résultats au niveau régional et dans les eaux du PCAF.

A.2.2. Nouvel algorithme OC5 à cinq canaux pour le traitement des images SeaWiFS en chlorophylle a dans les eaux du Cas 2

Dans la publication qui suit, sont exposés les bases de ce nouvel algorithme empirique qui tente de corriger les effets des CDOM et MES dans les eaux du Cas 2.

A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters

(International Journal of Remote Sensing, sous presse)

F. GOHIN*, J.N. DRUON*, and L. LAMPERT**

* IFREMER Centre de Brest 29280 Plouzane, France

Francis.Gohin@ifremer.fr,

Jean.Noel.Druon@ifremer.fr

** EPSHOM/CMO/CM B.P. 426 - 29275 Brest Cédex, France

Lampert@shom.fr

Abstract.

Chlorophyll-a concentration derived from SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) by applying the SeaDAS (SeaWiFS Data Analysis System) processing tools provided by NASA appears to be much higher than reality in coastal areas. To improve the estimation of the chlorophyll concentration in coastal areas by using analytical or semi-analytical algorithms, the first point to be addressed is the atmospheric correction which, actually, often leads to negative water-leaving radiances at short wavelength. Once solved the atmospheric corrections, bio-optical models have still to be refined for discriminating pigments, yellow substances and suspended particulate matter. In complement to the current SeaWiFS standard procedure addressing clear water, and waiting for accurate and realistic modelizations of the radiative transfer in complex environments, regional and empirical algorithms can bring immediate progress in our capability to observe the coastal domain. This paper proposes to modify the SeaWiFS Ocean Color 4 band algorithm (OC4) by including the channels at 412 and 555 nm. The 412 band provides an indicator of the atmospheric over-correction, which, added to the absorption by the yellow substances, alters the reflectance ratios used as inputs in OC4. Both errors co-vary more or less and, combined with the effect of the suspended matter, lead to a diminution of the reflectance ratios, erroneously related to chlorophyll pigments, providing an over-estimation of the chlorophyll concentration. A significant over-estimation of pigment concentration have been obtained by applying the current SeaDAS processing to a 143 data set located in the Bay of Seine and in the French continental shelf of the Bay of Biscay. A parameterization of the observed relationship between the OC4 band ratio and the 412 and 555 water leaving radiances, for chlorophyll iso-concentration classes, is proposed. A look-up table relating SeaWiFS triplets (OC4 maximum band ratio, 412 and 555 bands)

processed by SeaDAS to chlorophyll-a concentration has been calculated. Application of this look-up table to our data set gives very realistic concentration maps likely to satisfy the needs of biologists or experts in fishery management.

1) Introduction

The first goal of ocean color algorithms from a space sensor as SeaWiFS is to provide global surface chlorophyll-a concentrations with an accuracy of 35% (Hooker *et al.*, 1992) in order to complement the data set which began in the late 1970s with CZCZ (coastal zone color scanner) aboard NIMBUS 7 (from October 1978 to June 1986). Such a global series will be of great use for studying the long-term trends in the oceanic production and the carbon recycling. The higher accuracy in chlorophyll concentration is obtained in clear water, defined as case 1 water according to the optical classification proposed by Morel and Prieur (Morel and Prieur, 1977). In case 1 water, the optical properties are dominated by chlorophyll and associated detrital pigments. In coastal waters, classified as case 2, suspended particulate sediments and yellow substances from terrestrial origin, which are not co-varying with chlorophyll-a concentration, increase the inaccuracies to a level as high as 133% (Carder *et al.*, 1991). However, a large community of biologists, specialized in small pelagic fisheries or coastal ecology, is waiting for chlorophyll-a concentration maps provided by space sensors comparable to the results of their cruises or the issues of their numerical models.

Since its launch in September 1997, SeaWiFS has been providing images which can be easily processed thanks to a free access software SeaDAS (Fu *et al.*, 1998) provided by NASA.

For coastal waters, the main problems appearing in SeaDAS level 2 products are frequent negative water-leaving normalized radiances in the shorter wavelengths and too high chlorophyll-a concentrations. Negative values of radiance can be attributed to an over-estimation of the aerosol contribution which is subtracted from the total signal. This effect is therefore particularly apparent in areas where, due to high concentration of colored dissolved organic matter (CDOM), also called gelbstoff, the water leaving radiance is naturally low at short wavelength. In coastal areas, two effects contribute to give a poor efficiency to a standard atmospheric correction. The first one is known as the “bright pixel” effect. In case of “bright” pixels, non-zero water leaving radiances at near infra-red wavelengths, due to whitish particulates, contributes to a signal which is erroneously considered as purely atmospheric in the SeaWiFS atmospheric correction. The second cause of error can be attributed to the

particular characteristics of the coastal atmosphere which can be close to continental types not included in the SeaWiFS reference set. Details on the “bright pixel” effect and the way to cope with it, in case of a multi infra-red channel sensor as MERIS, can be found in Moore *et al.* (1999). The error sources in the MODIS atmospheric correction are discussed in Gordon (1999). These negative values are not by themselves a problem as the short wave channels are not used in the OC2 SeaDAS default algorithm (Ocean Color 2 channel algorithm, using the channels at 490 and 555 nm) but they are a warning that the atmosphere contribution to the total reflectance is over-estimated, leading to erroneous water leaving radiances at any wavelength.

Thus, the atmospheric correction is the first difficulty encountered when using operational analytical algorithms, but it is not the only one. The variability of the water composition in suspended matter, CDOM and pigment type, multiplies the number of parameters in the radiative transfer equations. For those reasons, and considering that many teams are already developing analytical algorithms, particularly dedicated to MODIS and MERIS, a simple empirical and regional algorithm has been defined to provide chlorophyll concentration in the English Channel and in the Bay of Biscay from SeaWiFS imagery. For that purpose, we will use the water leaving radiances issued from the SeaDAS procedure in its current 3.3 version. Contrary to other promising methods, dealing with the atmospheric correction (Fu *et al.*, 1998) and using manual diagnostics to modify the default SeaDAS procedure, we will use the radiances as they result from the current default algorithm. The chlorophyll concentrations will be estimated empirically, accepting negative radiances as input data, from a modified Ocean Color 4 channel algorithm, proposed for chlorophyll rich waters by O'Reilly *et al* (1998).

The ocean color algorithms

The remote sensing reflectance R_{rsw} of water is the key parameter used in the ocean color algorithm.

$$R_{rsw} = \frac{\pi L_w}{F_0 \cos(\theta_0)} \quad (1)$$

where L_w is the water leaving radiance of the water, F_0 is the extraterrestrial solar irradiance and θ_0 is the solar zenith angle. In most of the SeaWiFS algorithms, the remote

sensing reflectances appear in ratios which eliminate unknown constants and most of the viewing geometry effects.

Analytical and semianalytical algorithms

In the analytical approach, radiative transfer theory provides a relationship between upwelling radiance and the inherent optical properties of the water (Sathyendranath and Platt, 1997).

$$R_{rsw}(\lambda) \approx \frac{\alpha t^2 R(\lambda)}{[1-rR(\lambda)]n^2} \quad (2)$$

Where α is weakly dependent upon λ and θ_0 , $R(\lambda)$ is the irradiance reflectance defined through $E_u(0^-) = R(\lambda)E_d(0^-)$, where $E_u(0^-)$ and $E_d(0^-)$ are respectively the upwelling and downwelling irradiance just beneath the surface, t is the transmittance of the air-sea interface, n is the real part of the index of refraction of sea water, and r is the air-water reflectance for diffuse irradiance. As noticed by Moore et al. (Moore et al., 1999) the term $1-rR(\lambda)$, normally assumed to 1 for case 1 waters, has to be considered with care for waters laden with sediments of high reflectance (up to 10%).

$$R(\lambda) \approx \frac{\beta b_b(\lambda)}{[a(\lambda)+b_b(\lambda)]} \quad (3)$$

Where a and b are absorption and backscattering coefficients of sea water.

Both parameters can be expanded as a sum :

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_\phi(\lambda) + a_{spm}(\lambda) + a_g(\lambda) \quad (4)$$

where the subscripts w, ϕ, spm and g refer to water, phytoplankton, suspended particulate matter and gelbstoff (Colored, Dissolved Organic Matter).

The formula for the backscattering coefficient $b_b(\lambda)$ is simpler, and $b_b(\lambda)$ is expanded as:

$$b_b(\lambda) = b_w(\lambda) + b_{bp}(\lambda) \text{ where } p \text{ refers to particles.}$$

In open ocean, $b_b(\lambda)$ is usually much smaller than $a(\lambda)$ and thus can be removed from the denominator of (3) :

$$R_{rsw}(\lambda) \approx \frac{\gamma b_b(\lambda)}{a(\lambda)} \quad (5)$$

However, in green coastal water, Carder *et al* (1993) noticed that, for an absorption coefficient of 0.07 m^{-1} or less, a backscattering coefficient value of as little as 0.01 m^{-1} becomes significant.

In fact, most of the algorithms are called semi-analytical as different empirical expressions or simplifications are proposed to approximate the spectral shapes of the bio-optical terms a and b .

These semi-analytical algorithms are particularly suited for MERIS and MODIS data as they make use of many parameters. Carder *et al* (1991) propose a MODIS ocean color algorithm relating the reflectances R_{rsw} to three unknowns: a constant term, $a_\phi(675)$ and $a_g(400)$. To invert their R_{rsw} model equations, they use the spectral reflectance ratios $R_{rs}(412)/R_{rs}(443)$ and $R_{rs}(443)/R_{rs}(551)$. For waters with high concentration of gelbstoff and chlorophyll, the reflectance values $R_{rs}(412)$ and $R_{rs}(443)$ are small and the algorithm does not perform as well as in clear waters. In such areas, the authors propose to use a standard empirical algorithm, similar to OC2 or OC4. Thus, for case 2 water, whichever the ocean color algorithm used, empirical or semi-analytical, the first condition is to get accurate marine reflectances, particularly in the lower wavelengths, which can only be provided through efficient and adapted atmospheric corrections.

Empirical algorithms

In oligo- and meso-trophic water, the chlorophyll-a and its covarying derived products are considered to be the main contributors to the sea reflectance. A simple relationship, with a sigmoid shape, links the log-transformed reflectance ratios to chlorophyll-a concentrations.

$$\text{Chl-a} = f\left[\frac{R_{rsw}(\lambda_1)}{R_{rsw}(\lambda_2)}\right]$$

For $R = \log_{10}(R_{rsw490}/R_{rsw555})$

$$\text{OC2 Chl-a} = 10(0.2974 - 2.2429R + 0.8358R^2 - 0.0077R^3) - 0.0929 \quad (6)$$

Since CZCS, most pigment estimates have been made using switching algorithms. In Gordon *et al.* (1980), the blue-green ratio R_{rsw443}/R_{rsw550} is used at concentrations below 1 or 1.5 $\mu\text{g/l}$ and the ratio R_{rsw520}/R_{rsw550} above this threshold, when the former band ratio gets too low. Two major reasons justify the success of the switching algorithms. In coastal water, the contribution of CDOM to the blue-green ratio is comparable or superior to that of phytoplankton pigments (Carder *et al.*, 1991) and, because signal is very low, signal to noise ratio increases for small wavelengths.

In the review of chlorophyll algorithms for SeaWiFS by O'Reilly *et al.* (1998), the global processing switching algorithm yielded one of the best results after tuning to a common data set.

The OC4 algorithm uses a single set of coefficients applied to the ratio R_G which is determined by the greatest ratio amongst R_{rsw443}/R_{rsw555} , R_{rsw490}/R_{rsw555} or R_{rsw510}/R_{rsw555} . For R equal to $\log_{10}(R_G)$:

$$\text{OC4 Chl-a} = 10(0.4078 - 3.8469R + 4.5338R^2 - 2.4434R^3) - 0.0414 \quad (7)$$

2) Estimation of the water remote-sensing reflectance from space data

2.1 The atmospheric correction

Before any use of the marine reflectance ratios in an ocean color algorithm as OC2 and OC4, an accurate atmospheric correction has to be made as it is well known that the backscattered radiations by the atmosphere are predominant (80% or more) in the signal reaching the sensor.

The total reflectance measured at the top of the atmosphere can be written as:

$$R_{rs} = R_r(\lambda) + R_{as}(\lambda) + t R_{rsw}(\lambda) \quad (8)$$

Where:

- $R_r(\lambda)$ is the Rayleigh component due to the scattering by air molecules
- $R_{as}(\lambda)$ is the reflectance due to the aerosol scattering
- $t R_{rsw}(\lambda)$ is the diffuse transmittance of the atmosphere multiplied by the water reflectance. $t = e^{-(\tau_r/2 + \tau_{oz})/\cos(\theta)}$ where τ_r is the Rayleigh optical thickness, and τ_{oz} is the ozone optical thickness

From Gordon and Wang (1994), we can write $R_{as}(\lambda)$ as :

$$R_{as}(\lambda) = \frac{\tau_a(\lambda)\omega_a(\lambda)p_a(\theta, \theta_0, \lambda)}{4\cos(\theta)\cos(\theta_0)} \quad (9)$$

where θ is the sensor zenith angle, $\tau_a(\lambda)$ is the atmospheric optical thickness, $\omega_a(\lambda)$ the aerosol single scattering albedo, and p_a is the aerosol scattering phase function.

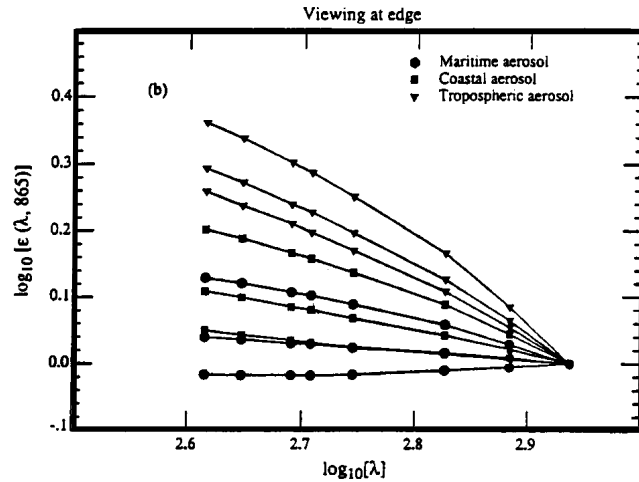
From (8) we derive : $R_w(\lambda) = [R_{rs} - R_r(\lambda) - R_{as}(\lambda)]/t$ where $R_{as}(\lambda)$ is unknown.

To determine $R_{as}(\lambda)$ at any λ , R_{as} are calculated at wavelengths 765 and 865 nm where R_w is assumed zero. Then, $R_{as}(\lambda)$ is assessed at any λ thanks to the parameter $\varepsilon(\lambda, 865)$:

$$R_{as}(\lambda) = \varepsilon(\lambda, 865) R_{as}(865) \quad (10)$$

$\varepsilon(\lambda, 865)$ being approximated by $e^{c(\lambda-865)}$ where c depends on the model and the viewing geometry.

Figure 1. $\varepsilon(\lambda, 865)$ as a function of λ for viewing at the edge with $\theta_0 = 60^\circ$ for the maritime, coastal and tropospheric aerosol models. For each model, the relative humidity values are 70, 90 and 98% from the upper to the lower curves. (From Gordon and Wang, 1994)



In the SeaWiFS, MERIS (Antoine and Morel, 1999) and MODIS algorithms the model described in (1), used for CZCS, is modified to take into account multiple scatterings.

$$R_{as}(\lambda) = R_a(\lambda) + R_{ra}(\lambda),$$

where $R_a(\lambda)$ is the reflectance resulting from multiple scattering by aerosols in the absence of air. $R_{ra}(\lambda)$ results from interactions between aerosol and molecular scatterings. Multiple scattering effects are particularly enhanced in areas of high aerosol optical thickness and in

case of absorbing particles, e.g. in regions with a strong continental influence. The heart of the atmospheric correction algorithm is still based on the determination of $\epsilon(\lambda, 865)$ for single scatterings. Model dependent transformations are applied to obtain $R_{as}(865)$ from $R_a(865) + R_{ra}(865)$ and, in return, $R_a(\lambda) + R_{ra}(\lambda)$ from $R_{as}(\lambda)$.

2.2 The performance of the atmospheric correction algorithm

The atmospheric correction is still a task under investigation and development. Several aspects, considered as minor in preliminary algorithms, are now examined with care. The effect of absorption by O_2 at 759 nm on the retrieved $\epsilon(765, 865)$, the contribution of the wind driven white caps to the signal are not negligible problems. However, in coastal areas, the performance of the atmospheric correction, measured by $\Delta R_{rsw}(\lambda)$, is particularly low owing to the fact that the aerosol types may be distinct from any of the conventional atmosphere types included in the reference set, and that the water leaving radiance is far from being negligible in the near infra-red domain (765-865 nm).

From Equation (10), it comes $\Delta R_{rsw}(\lambda) = -\Delta\epsilon(\lambda, 865)R_{as}(865)/t(\lambda)$, and from equation (9)

$$\Delta R_{rsw}(\lambda) = -\Delta\epsilon(\lambda, 865) \frac{\tau_a(865)\omega_a(\lambda)p_g(\theta, \theta_0, 865)(865)}{4\cos(\theta)\cos(\theta_0)t} \quad (11)$$

From Figure 1, it appears that coastal models with low humidity lead to high $\epsilon(\lambda, 865)$ and thus to high $\Delta\epsilon(\lambda, 865)$. For maritime aerosols, $\epsilon(\lambda, 865)$, close to one, show little evolution with λ . $\Delta R_{rsw}(\lambda)$ is proportional to $\tau_a(865)$ which reaches its lower levels (≈ 0.1) in the open ocean, far from sources of pollution and/or desert aerosols. In areas subject to urban pollution, high optical thickness are likely to occur.

Furthermore, in case 2 waters, the water reflectance in the near infra-red is not zero and the estimate of $\epsilon(765, 865)$, $\epsilon^*(765, 865)$, is not purely atmospheric.

$$\epsilon^*(765, 865) = \frac{R_{as}(765) + tR_{rsw}(765)}{R_{as}(865) + tR_{rsw}(865)}$$

$$\epsilon^* = \epsilon + t [R_{rsw}(765)/R_{as}(865) - R_{as}(765)R_{rsw}(865)/R_{as}(865)^2]$$

which becomes $\varepsilon^* = \varepsilon + t R_{\text{rsw}}(765) / R_{\text{as}}(865) [1 - \varepsilon R_{\text{rsw}}(865) / R_{\text{rsw}}(765)]$ (12)

Referring to Moore et al. (1999), the quantity $R_{\text{rsw}}(865) / R_{\text{rsw}}(765)$ is comprised between 0.5 (low sediment loads) and 0.9 (high sediment loads), leading to a positive term $[1 - \varepsilon R_{\text{rsw}}(865) / R_{\text{rsw}}(765)]$, as ε is close to one. The term $R_{\text{rsw}}(765)$ is very sensitive to the backscattering coefficient of sediment, which, for whitish suspended sediment particles, is still high at 765 .

2.3 Qualitative assessment of the water leaving radiances derived from a standard processing scheme in coastal waters

A qualitative assessment of the main sources of errors encountered in a standard processing scheme retrieving water leaving radiances from radiances measured at sensor can be proposed over coastal waters. Without making an exhaustive list of the elementary processes occurring in the radiative path, we can emphasize the following points, departing from mean calibration conditions, encountered in our temperate and coastal seas, from the plankton cells to the top of atmosphere :

Packaged/ Unpackage cells

It is known (Morel and Bricaud, 1981) that the absorption coefficient of phytoplankton $a_p(\lambda)$ is inversely related to the cell size for a given pigment concentration. As noted by Carder *et al.* (1991), since tropical and subtropical phytoplankton cells are typically smaller (“unpacked” pigments) than those from temperate and boreal regions (“packaged” pigments), we can expect in our data, for a given pigment concentration, reflectances higher than those measured in the reference calibration data which are mainly tropical and subtropical.

High contents in degradation products and suspended particulate sediments

On the contrary, increase in CDOM not co-varying with the true pigment concentration will reduce the upwelled radiances in the blue, leading to an over-estimation of the chlorophyll concentration. The CDOM from terrestrial origin induces a diminution of the mean reflectances at short wave lengths, hence an over-estimation of the chlorophyll concentration. Moreover, the CDOM-to-chlorophyll ratio, depending on the physiological

state of the phytoplankton, can change very quickly in coastal areas leading to over or under-estimation of the pigment concentration. Nevertheless, the terrestrial CDOM contributes to a mean over-estimation of the chlorophyll concentration in coastal waters. In such waters, laden in suspended particulate sediments and detritus, an increase in scattering is observed, depressing the reflectance ratios and, hence, increasing again the retrieved concentration of chlorophyll.

An Over-estimation of the atmospheric content

We have already noticed that coastal aerosols may differ from those modeled in the standard data set. The exponential dependency of ϵ is critical and is not verified in coastal and tropospheric models, particularly for the smallest wavelengths. Nevertheless, the dominant error term is due to the residual water leaving radiances of coastal waters, laden in suspended particulate matters, in the near infra-red, making questionable the basic hypotheses of the atmospheric correction algorithm. An over-estimation of the atmospheric content is therefore likely to occur in coastal waters. Negative water leaving radiance are often derived from the application of a standard ocean color algorithm defined for case 1 data. This effect is very apparent on the images as the natural radiances are low at short wavelengths.

Figure 2 shows the different errors leading to negative radiances in coastal water. It has to be noticed that the processes (absorption by CDOM, backscattering by suspended particles) involved in the alteration of the reflectance ratios are not independent in coastal waters.

3) The in situ data set and the SeaWiFS scenes

The in situ data set

The standard cloud flagging provided by SeaDAS has been applied to the SeaWiFS scenes corresponding to the day of the measurements. In situ and satellite data are considered as coincident when they are observed the same day for all water types up to the day before or after for case 1 waters. Thus differences of up to 12 or 36 hours can be observed between in situ and satellite data, the images being acquired in the middle of the day (between 12 hours and 13 hour U.T.).

In order to refine our model in the coastal domain, a threshold is applied to only the in situ concentration higher than 0.2 mg/m^3 are retained. Finally, from January 1998 to

September 1999, after discarding two in situ-SeaWiFS data pairs close to cloudy areas, we obtain a set of 143 “coincident and clear” pairs of data., 36 in the English channel, most of them located in the Bay of Seine, and 107 in the Bay of Biscay (table 1 and figure 3).

Area	English Channel	Bay of Biscay	Total
Number of data	36	107	143
Mean (µg/l)	6.63	0.91	2.41
Median	3.36	0.58	0.93
Higher value	44.43	5.96	44.43
Lower value	0.48	0.20	0.20

Table 1. Some statistics after applying a threshold at 0.2 mg/m³ to field data

The field data have been provided by the cruises shown on table 2.

CRUISE	JAN	FEB	MAR	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP
Eng. Channel									
SRN		2	3	2	2	3		2	
Quick/Bloom					4				
BloomSeine					1				
Marina					2				
CadHiv	2								
SeineSat								6	7
Bay of Biscay									
Plagia		2		3	9	13			
Ecoloire							10		
Biomet2&3	9		12						
Modycot99-1				13					
Modycot99-2						19			
Modycot99-3									17

Table2 : Temporal distribution of the in situ cruises

The pigment analysis of the cruise MODYCOT-99, in the Bay of Biscay, was realized using HPLC analysis. One litre seawater samples were pre-filtered through 200 µm mesh nylon gauze and then filtered onto 25 mm GF/F fibre filters under low-pressure vacuum (< 0.5 bar, following Del Amo *et al.*, 1997) for further HPLC analysis. Filters were stored immediately at -20°C on board for the duration of the cruise and were kept in the laboratory for a maximum of 7 months at -80°C. Pigments were extracted and analysed by the reverse-phase HPLC method slightly modified from Wright *et al.* (1991). The frozen GF/F filters were ground and sonicated into 3 ml of acetone-water (90/10, v/v). For each sample, 500 µl of acetone-water extract were mixed with 165 µl IP solution and 35 µl of trans-canthalaxanthin (internal standard) and 100 µl were injected automatically by a refrigerated (4°C) automatic

sampler Thermo AS3000 in a ODS2 C18 column (150 mm × 4.6 mm, with 3 µm silica particles). The Thermo UV3000 detector scanned the range spectrum between 400 and 700 nm, and the effective detection is performed at 440 nm.

For the other cruises, chlorophyll *a* seawater content was measured using spectrophotometric analysis. Seawater samples of 500 ml were filtered on to 47 mm GF/F fibre filters under low-pressure vacuum (< 0.5 bar, following Del Amo *et al.*, 1997) and grinding in acetone-water (90/10, v/v). The acetone extract, after centrifugation, were scanned at 665 nm and 750 nm on a Shimadzu UV-2401PC recording spectrophotometer. The concentration of Chlorophyll *a* and pheopigments were determined using the acid spectrophotometric equations of Lorenzen (1967).

The satellite data set

The basic satellite data are normalized water leaving radiances (table 1) obtained from NASA and processed with SeaDAS version 3.3.

	Band	Wavelength nm	Solar Irradiance F_0 $\mu\text{Wcm}^{-2}\text{nm}^{-1}$
Table 3 : SeaWiFS water leaving radiances and solar irradiance for the 8 SeaWiFS channels.	1	402-422	170.79
	2	433-453	189.44
	3	480-500	193.68
	4	500-520	188.36
	5	545-565	185.40
	6	660-680	153.39
	7	745-785	122.51
	8	845-885	99.02

The normalized water leaving radiance calculated by SeaDAS was defined by Gordon and Clark (Gordon and Clark, 1981) through :

$$L_w = nL_w(\lambda)\cos(\theta_0)e^{-\frac{\tau_r(\lambda)/2+\tau_{oz}(\lambda)}{\cos(\theta_0)}} \quad (13)$$

The normalized water-leaving radiance $nL_w(\lambda)$ is approximately the radiance that would exit the ocean in the absence of the atmosphere, the sun being at the zenith.

From (1) and (12), the spectral ratios used in OC4 can be expressed as:

$$\frac{R_{rsw}(l1)}{P\rho\sigma\omega(l2)} = \frac{nL_w(\lambda_1) F_0(\lambda_2)}{nL_w(\lambda_2) F_0(\lambda_1)} \quad (14)$$

5) The OC2 and OC4 algorithms applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS

Applying OC2 and OC4 algorithms to SeaDAS data gives over-estimated chlorophyll concentrations (Figure 4). The benefit in accuracy by using one algorithm or the other seems negligible compared to the bias and the noise. However, we have chosen the OC4 band ratio as it is recommended in literature for a larger variety of waters, including chlorophyll rich waters. Twice negative OC2 ratios R_{rsw490}/R_{rsw555} and one negative ratio OC4 have been observed for our data set. The cumulative relative frequency distributions of the maximum band ratios shown figure 4 (c) are similar to what was expected from literature (O'Reilly et al., 1998) though we observe a switch of the cumulative frequency curves towards lower in situ chlorophyll concentrations. All these observations confirm that our satellite data, processed by SeaDAS, behave as if they were related to chlorophyll concentrations higher than reality.

Ratio	R_{rsw443}/R_{rsw555}	R_{rsw490}/R_{rsw555}	R_{rsw510}/R_{rsw555}
Highest Ratios	1	36	106

Table 2. OC4 maximum band ratio

5) The modified OC4 algorithm

5.1 Modelization of the OC4 band ratio behaviour in a 3-dimensional space

At each SeaWiFS pixel, the chlorophyll concentration is retrieved from the triplet (OC4 maximum band ratio, L_{nw412} and L_{nw555}). To build a look-up table relating a SeaWiFS pixel, characterized by its position in this 3-dimensional space, to chlorophyll concentration, we processed in two steps. First, the positions of eleven iso-concentration lines C_l , from 0.2 to 65 mg/m³, were parameterized. Secondly, after digitalization of this 3-dimensional space, linear interpolations between isolines are carried out to obtain a complete table relating SeaWiFS triplets to chlorophyll concentration. The digitalization of the space leads to a table of size n^3 , where n is set to 130, relating a triplet (OC4 maximum band ratio, nL_{w412} and nL_{w555}) to a chlorophyll concentration. OC4 maximum band ratio varies from -0.5 to 2.8, nL_{w412} from -2. To 2. mWcm⁻²nm⁻¹, and nL_{w555} from 0. To 0.6 mWcm⁻²nm⁻¹

Figure 6 presents OC4 maximum band ratio versus nL_w412 , whatever nL_w555 , for in situ data located in the English Channel and the Bay of Biscay. On that figure, we observe numerous negative nL_w412 values and, at constant chlorophyll concentration, a trend to lower OC4 ratios when nL_w412 decreases. Figure 7 presents OC4 ratio versus nL_w555 , whatever nL_w412 . We observe that, at constant concentration lower than about 5 mg/m^3 , OC4 ratio decreases strongly as nL_w555 increases. We can also conclude from that graph that there is a level in the OC4 ratio, around 0.8, which is observed for a large interval of chlorophyll concentrations. This level leads to a theoretical chlorophyll concentration of about 10 mg/m^3 (see figure 4). Thus, it is not surprising to obtain such high concentrations when applying OC2 or OC4 to winter SeaWiFS scenes where the chlorophyll concentration is as low as 0.2 mg/m^3 . These latter situations are encountered in areas of high suspended matter concentration frequently observed in winter scenes.

Based on the behaviours apparent on figure 6 and 7, we parameterize the iso-concentration lines using six parameters. Two parameters will be used to transform the band ratio reference values given by OC4 for case 1 water, three parameters will be employed for relating these modified OC4 reference values to nL_w412 , and the last parameter will be a negative term in an exponential curve relating concentration to nL_w555 . Though the estimated parameters do not result from an optimized minimization procedure, a large set of different parameters have been tested and evaluated following their RMS, defined by (15).

For a model leading to an estimated value of chlorophyll concentration $c_{\text{est},i}$, for the i th elements where $c_{\text{obs},i}$ is observed, RMS is defined by :

$$\text{RMS} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n \left[\frac{c_{\text{est},i} - c_{\text{obs},i}}{c_{\text{obs},i}} \right]^2}{n-6}} \quad (15)$$

Modelizing the OC4 ratio for clear water (high nL_w412) at each iso-concentration

It was already apparent on figure 4 that the SeaDAS band ratios are lower than expected in the OC4 algorithm. Figure 6 shows (vertically on the left), the theoretical OC4(C_i) ratio for each of the iso-concentrations C_i chosen. Vertically on the right are set the adjusted levels, noted OC5_a(C_i), where the index a refers to their asymptotic character, as a function of nL_w412 (see figure 8a). Two parameters A1 and A2, estimated respectively to 0.25 and 1.5, are used to modify the initial OC4(C_i).

$$OC5_a(C_I) = OC4(C_I) - A1(OC4(C_I) - 0.55)^{A2} \quad (16)$$

In (16), 0.55 is equal to $OC4(C_{65})$; this ratio observed for 65 mg/m^3 is thus unchanged.

Modelizing the iso-concentration lines in the (OC4 band ratio, nL_w412) plane

Figure 8.a shows the behaviour of the iso-concentration lines in the plane $nL_w555 = 0$. From right to left on the figure, the isoline $C_I(nL_w412)$ goes down from the level $OC5_a(C_I)$ as soon as nL_w412 is smaller than L (third parameter) to finally reach R_I for $nL_w412_{\min} = -2.0 \text{ mWcm}^{-2}\text{nm}^{-1}$. The formulation of the curve $OC5(C_I, nL_w412)$ was chosen in order to show a plateau followed by a linear behaviour (from right to left).

$$OC5(C_I, nL_w412) = [OC5_a(C_I) - OC5(C_I, nL_w412_{\min})] (1.5h - 0.5h^3) + OC5(C_I, nL_w412_{\min}) \quad (17)$$

$$\text{where } h = \frac{nL_w412 - nL_w412_{\min}}{L - nL_w412_{\min}} \text{ for } nL_w412 < L \text{ and } h=1 \text{ for } nL_w412 \geq L$$

$OC5(C_I, nL_w412_{\min})$ is the OC5 band ratio at the origin.

For any concentration I , $OC5(C_I, nL_w412_{\min})$, is defined from the values $OC5(C_{65}, nL_w412_{\min})$ and $OC5(C_1, nL_w412_{\min})$, for 65 and 1.0 mg/m^3 , which are the next two parameters, using the following interpolation formula :

$$OC5(C_I, nL_w412_{\min}) = \min(OC5_a(C_I), \frac{OC5_a(C_I) - OC5_a(C_{65})}{OC5_a(C_1) - OC5_a(C_{65})} [OC5(C_1, nL_w412_{\min}) - OC5(C_{65}, nL_w412_{\min})]) + OC5(C_{65}, nL_w412_{\min})$$

$OC5(C_{65}, nL_w412_{\min})$ and $OC5(C_1, nL_w412_{\min})$ were set to -0.35 and 0.8 respectively.

Modelizing the iso-concentration lines in the (OC4 band ratio, nL_w555) plane

In the plane (OC4 ratio, nL_w555), orthogonal to the latter, at a given nL_w412 , we modeled the iso-line $OC5(C_I)$ as a function of nL_w555 by :

$$OC5(C_I, nL_w412, nL_w555) = e^{-0.4nL_w555} [OC5(C_I, nL_w412) - OC5(C_{10}, nL_w412)] + OC5(C_{10}, nL_w412) \quad (18)$$

Where $OC5(C_{10}, nL_w412)$ is the OC5 ratio for the iso-concentration line corresponding to 10 mg/m^3 , for a given value of nL_w412

Equation (18) will be applied to OC4 ratios greater than $OC5(C_{10}, nL_w412)$. For ratios lower than $OC5(C_{10}, nL_w412)$, nL_w555 is no longer considered (see figures 7 and 8 (i)). It is not surprising that nL_w555 does not significantly affect the position of the iso-concentration line for high chlorophyll concentration. In eutrophic waters, nL_w555 cannot be attributed significantly to suspended matter, as light is required for photosynthesis. It is more linked to the phytoplankton itself and its detrital product which is implicitly taken into account in the $OC5(C_i, nL_w412)$ term.

5.2 Application and comparison to cruise measurements

The six parameters, described above, lead to iso-concentration lines and, after interpolation, to a table relating SeaWiFS triplets (OC4 maximum band ratio, $nL_{nw}412$ and $nL_{nw}555$) to chlorophyll concentration. For the adjusted set of parameters, the RMS is equal to 0.66 and the r^2 coefficient of the regression line shown on Figure 9 is equal to 0.85 (0.72 for log-transformed data) .

The mean and the median of the estimated chlorophyll concentrations are equal to 2.57 and 0.95, compared to 2.41 and 0.93 mg/m^3 for the in situ reference set. Though a small difference between estimated and observed means, the estimations tend to be lower than reality for the English Channel and higher for the Bay of Biscay. Additional data are needed to know the origin of the difference ; is it due to significant differences in the optical properties of the waters ?

Central value	0.25	0.4	0.6	1.	2.	3.5	5.	10.
Deviation	+0.05	± 0.1	± 0.1	± 0.2	± 0.5	± 0.5	$\pm 1.$	± 2.5

Table 3. Central values and deviation (in mg/m^3) for data classes presented on figure 8.

More details are presented on Figure 8 for different classes of observed chlorophyll concentrations (see table 3). The scatterplots of OC4 maximum band ratio versus $nL_{nw}412$ and $nL_{nw}555$ and the fitted iso-lines are also presented on this figure. For low concentrations, 0.2 or 0.4 mg/m^3 , the dispersion in $nL_{nw}555$ appears to be very strong. These data correspond

to cruises made in the Bay of Biscay during winter. Froidefond et al. (submitted) attribute to the effect of a high load in suspended particulate matter, mostly due to bottom resuspension, the over-estimation of chlorophyll concentration by OC2 at that period. The over-estimation can be explained by an increase in nL_{nw555} and a consequent decrease in the OC2 ratio. By looking at figure 8. (c), we observe that, for that low concentration class, the lowest OC4 ratios are obtained for triplets showing highest nL_{nw555} and lowest nL_{nw412} . Applying OC2 or OC4 algorithms to that kind of data would provide estimates of the chlorophyll concentration ten times superior to reality. Figure 10(c) presents the SeaWiFS scene corresponding to those data, typical of winter situations in the Bay of Biscay, processed by OC2. Our 5 channel algorithm, reduces drastically the estimates of chlorophyll (see figure 10(b)).

At low chlorophyll concentrations, the drastic decrease in retrieved chlorophyll concentration from our procedure, is due to the nL_{nw555} correction. At higher concentration, the nL_{nw412} correction, shown on figure 8 (a), comes to be more and more significant. Negligible for chlorophyll concentrations near 5 mg/m^3 the nL_{nw555} correction is assumed zero for concentrations superior to 10 mg/m^3 . For such concentrations, the nL_{nw412} correction becomes significant as the retrieved concentration is very sensitive to the OC4 ratio.

Figure 11 presents a scene in the Bay of Seine corresponding to high concentrations in chlorophyll. A significant set of data was obtained during a SeaWiFS dedicated cruise, carried out from the IFREMER station of Port en Bessin, as soon as the weather conditions were favourable. Though figure 9 shows that the five channel algorithms tends to underestimate medium concentrations (from 1 to 10 mg/m^3) encountered in the Bay of Seine, the confidence is very high in the retrieved concentrations shown on figure 11(b) and 11(c). The decrease in chlorophyll concentration along the southern shores of England and around the Wight Island is drastic. We have no data to draw a definitive conclusion from such a correction.

A typical situation in the Bay of Biscay in spring is presented on figure 12. The retrieved concentrations fit perfectly the patterns and levels encountered during the BIOMODYCOT-2 cruise. The features of the Loire and Gironde river plumes are very apparent on the satellite scenes which complete the loose sampling scheme of the cruise. More details about the context of the Bay of Biscay and the contribution of the SeaWiFS imagery to a better knowledge of the primary production can be found in Druon et al. (in preparation).

6) Conclusion

Our major focus was to give to biologists the means to derive reliable chlorophyll concentrations from SeaWiFS data as they come out from SeaDAS. We did not aim to develop a new ocean color algorithm, such as OC2 or OC4 or others, which would have imposed a specific in situ instrumentation, and would have duplicated research already carried on by other teams in our area, most of them involved in MERIS calibration and validation. Our object was to use the standard NASA processing chain for the radiometric and geometric calibrations and for the atmospheric corrections. This easy to use software will benefit from the new enhancements which will be implemented. In coastal areas, and with the limited set of channels available from SeaWiFS, the atmospheric correction will remain a difficult task which will require specific investigation in the regional atmospheric and oceanic content. The limitation of the current SeaDAS procedure is clearly detected where radiance is negative. However, as long as the atmospheric correction scheme will continue to provide regular products, 'robust' in the sense that they are not submitted to strong dependencies on the regional atmospheric and oceanic fluctuations, negative values are acceptable. Our six parameters, which are applied to distinctly separate steps in the analysis procedure, were conceived in order to take into account any future progress in the OC4 formulation or the atmospheric correction (lower slopes in the OC4 ratio-radiance at 412 nm are expected from an improved atmospheric correction procedure). In the near future, new data will certainly lead to fit a new set of parameters and to provide a new look-up table relating the satellite triplets to the chlorophyll concentration. As they are natural complements of the chlorophyll concentrations, estimates of the suspended sediments will also be proposed. Whatever the new results expected, biologists will find with current SeaWiFS data, processed by SeaDAS, a unique and considerable source of information for their research, even in coastal areas.

Acknowledgements:

The authors are indebted to NASA and GSFC for SeaWiFS data and SeaDAS software. We are extremely grateful to all who provided the field measurements: J.F. Chiffolleau (BloomSeine, Marina 8, CadHiver), the IFREMER's group of Port-en-Bessin (SeineSat), V. Duquesne (SRN), J.M. Froidefond (Biomet), S. L'Helguen and N. Savoye (Bloom/QuickSeine), A. Herbland and C. Labry (Plagia), T. Labasque (Modycot.99), S.

Loyer and P. Cann (Ecoloire). The authors thank Olivier Archer for providing useful tools to visualize SeaWiFS scenes and field data.

The look-up table is available at request to the authors (Francis.Gohin@ifremer.fr). Two IDL routines can be provided to read the table for deriving estimates of the chlorophyll-a concentration from mapped Level-2 SeaDAS channels.

References

- ANTOINE, D. and MOREL, A., 1999, A multiple scattering algorithm for atmospheric correction of remotely sensed ocean colour (MERIS instrument): principle and implementation for atmospheres carrying various aerosols including absorbing ones. *International Journal of Remote Sensing*, **20**, 1875-1916.
- BRICAUD A., MOREL, A., and PRIEUR, L., 1981, Absorption by dissolved organic matter in the sea (yellow substances) in the UV and visible domains, *Limnology and Oceanography*, **26**, 43-53
- CARDER, K.L., HAWES D. K., BAKER, K. A. , SMITH R.C., STEWARD, R.G, and B.G. MITCHELL, B.G., 1991, Reflectance model for quantifying chlorophyll *a* in the presence of productivity degradation products, *Journal of Geophysical Research*, **96**, 20,599-20,611.
- CARDER K. L., CHEN, F. R., LEE, Z. P., HAWES, S. K. , and KAMYKOWSKI, D., 1999, Semianalytic Moderate-Resolution Imaging Spectrometer algorithms for chlorophyll *a* and absorption with bio-optical domains based on nitrate-depletion temperatures, *Journal of Geophysical Research*, **104**, 5403-5421.
- CARDER K. L., REINERSMAN, P., CHEN, R., MULLER-KARGER, F., DAVIS, C. and HAMILTON, M., 1993, AVIRIS calibration and Application in Coastal Oceanic Environments, *Remote Sensing of Environment*, **44**, 205-216.
- DEL AMO, Y., QUEGUINER, B., TREGUER, P, BRETON, H., and LAMPERT L., 1997, Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. II. Specific role of the silicic acid pump in the year-round dominance of diatoms in the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series*, **161**, 225-237.
- DRUON, J.N., LOYER, S., and GOHIN, F., The contribution of ocean color sensors in scaling the surface pigment of coastal waters and improving an ecosystem model of the atlantic shelf, (in preparation).
- FROIDEFOND, J.M., LAVENDER, S., LABORDE P., HERBLAND, A. and LAFON, V., SeaWiFS data interpretation in a coastal area in the Bay of Biscay, submitted to *International Journal of Remote Sensing*.
- FU, G., BAITH, K. S., and MC CLAIN, C.R., SeaDAS: The SeaWiFS data analysis system, Proceedings of "The 4th Pacific Ocean Remote Sensing Conference", Qingdao, China, July 28-31, edited by Ming-Xia He and Ge Chen, (Beijing Fortune Quick Printing Corporation LTD), 73-77.
- GORDON, H. R., CLARK, D. K., MUELLER J.L., and HOVIS W. A., 1980, *Science*, **210**, 63-66.
- GORDON, H. R., and CLARK, D.K., 1981, Clear water radiances for atmospheric correction of coastal zone color scanner imagery, *Applied Optics*, **20**, 4175-4180.
- GORDON H. R., 1999, MODIS Normalized Water-leaving Radiance Algorithm Theoretical Basis Document (MOD 18) Version 4, Under Contract Number NAS5-31363, MODIS Web, <http://modis.gsfc.nasa.gov/MODIS/ATBD/#OCEANS>, 96 p.
- GORDON, H. R. and WANG, 1994, Retrieval of water-leaving radiance and aerosol optical thickness over the oceans with SeaWiFS: a preliminary algorithm, *Applied Optics*, **33**, 443-452.
- HOOKE S.B., ESAIAS, W. E., FELDMAN, GREGG, W.W., and MC CLIAM, C. R., 1992, An overview of SeaWiFS and Ocean Color. NASA Tech. Memo 104566, Vol. 1, S.B. Hooker and E.R. Firestone, Eds, NASA Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland, 24 pp.
- HU, C., CARDER, K. L., and MULLER-KARGER, F., 1998, Preliminary algorithm to derive chlorophyll pigment concentration and DOM absorption in turbid coastal waters from SeaWiFS imagery, Proceedings of "The 4th Pacific Ocean Remote Sensing Conference", Qingdao, China, July 28-31, edited by Ming-Xia He and Ge Chen, (Beijing Fortune Quick Printing Corporation LTD), 78-82.

- LORENZEN, C. J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 343-346.
- MOORE, G.F., AIKEN, J., and S. LAVENDER, S. J., 1999, The atmospheric correction of water colour and the quantitative retrieval of suspended particulate matter in case II waters: application to MERIS, *International Journal of Remote Sensing*, **20**, 1713-1733.
- O'REILLY, J. E., MARITORENA, S., MITCHELL, B. G., SIEGEL, D. A., CARDER, K. L., GARVER, S. A., KAHRU, S. A., and MC CLAIM, C., 1998, Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS, *Journal of Geophysical Research*, VOL. **103**, NO. C11, PAGES 24,937-24,953.
- MOREL, A., and BRICAUD, A., 1981, Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium and application to specific absorption of phytoplankton, *Deep Sea Res.*, **28**, 1375-1393.
- MOREL, A., and PRIEUR, L., 1977, Analysis of variations in ocean color, *Limnology and. Oceanography*, **22**, 709-722.
- SATHYENDRANATH, S., and PLATT, T., 1997, Analytic model of ocean color, *Applied Optics*, **36**, 2620-2629.

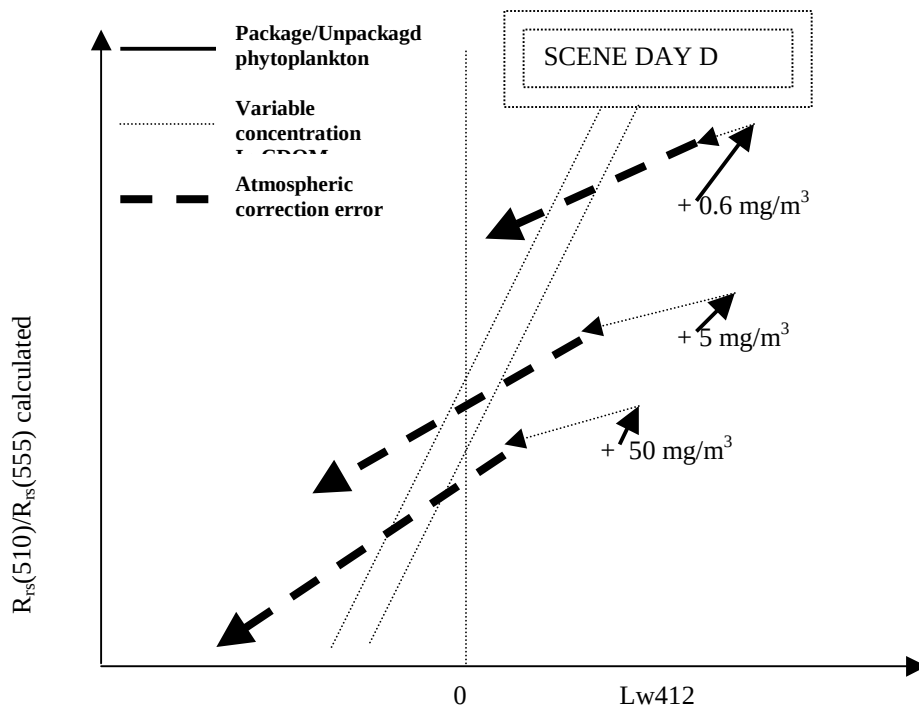
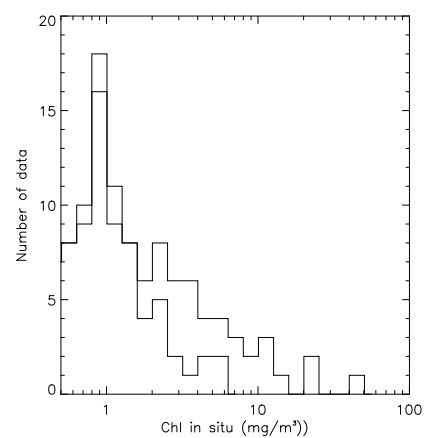


Figure 2 : Schematization of the main terms of error leading to biased results in the band ratio and the radiance at 412 nm when applying a case 1 algorithm to coastal data.

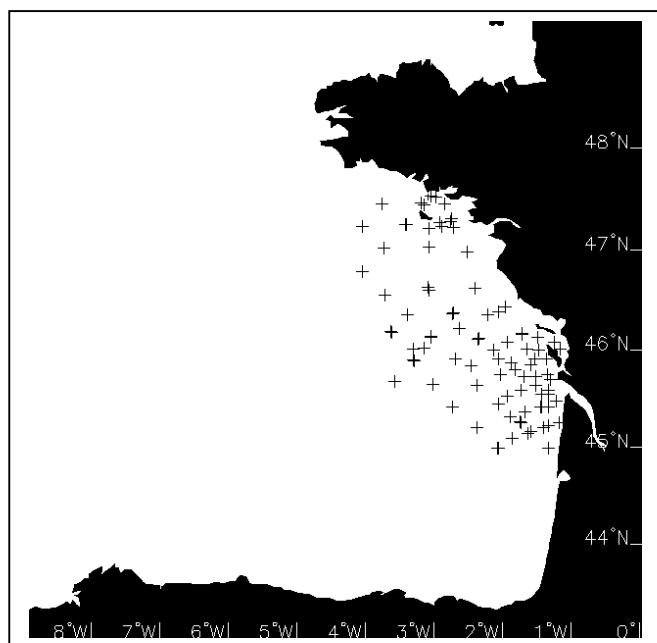
In the $(R_{rsw510}/R_{rsw555}, L_{w412})$ space, crosses, $+$, indicate the mean positions of field measurements for case 1 water. The cumulated errors lead to a decrease in the reflectance ratios and an over-estimation in chlorophyll-a concentration. For a SeaWiFS scene observed at day D over a region subject to homogeneous error terms (physiological states of phytoplankton, CDOM, sediment, atmosphere), the biases are not independent from one pixel to another.



(a) Locations of the Channel data. Most of the data are in the Bay of Seine region.



(c) Distribution of Chl *a* concentrations in the total data set (upper histogram) or Bay of Biscay data set (lower histogram)



(b) Locations of the Bay of Biscay data set

Figure 3 : Distribution of the data

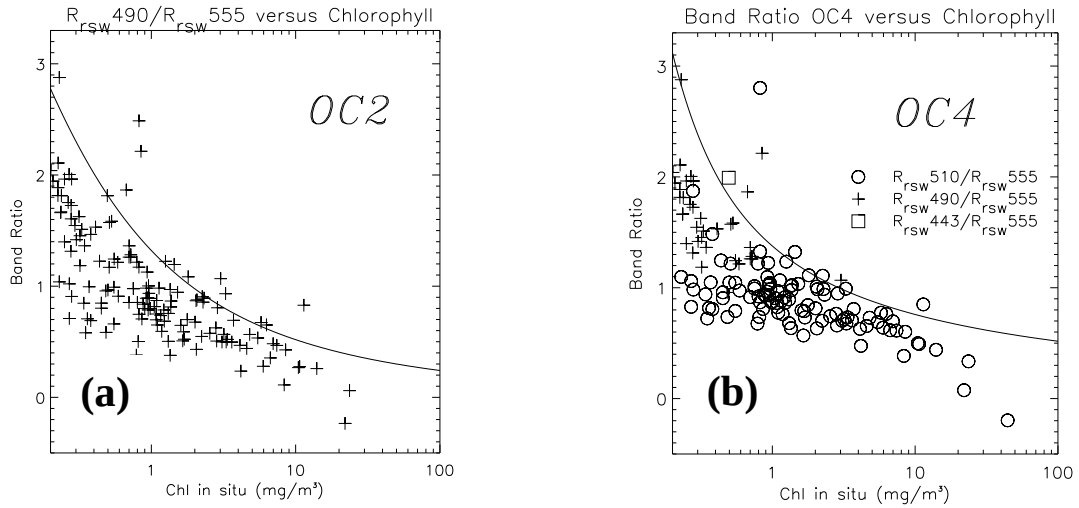


Figure 4 : SeaWiFS band ratios (+) versus in situ chlorophyll a concentration.

(a) OC2, (b) OC4, (c) Cumulative relative frequency distribution of maximum band ratios. On (c) is presented the 0.3 and 1.5 mg/m^3 axes which are supposed, from in situ measurements found in literature, to bracket the $R_{\text{rsw}590}/R_{\text{rsw}555}$ ratio. The general behaviour of the SeaDAS band ratios is similar to what would have been observed for chlorophyll concentrations higher than those measured.

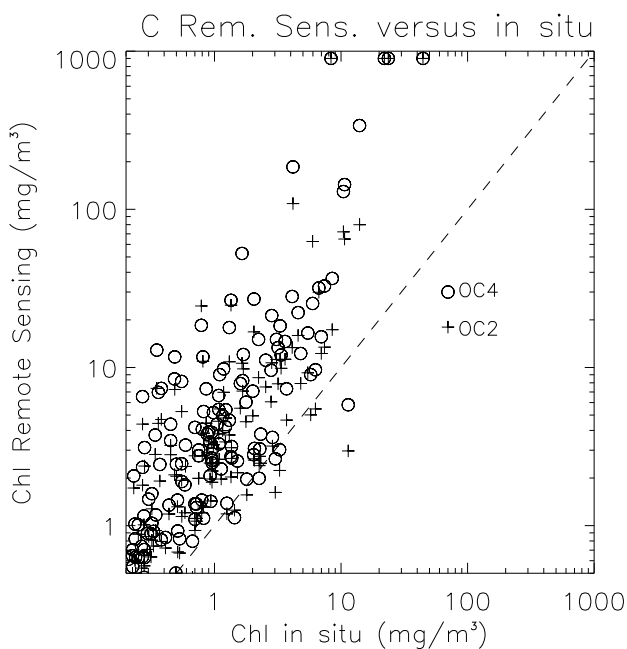
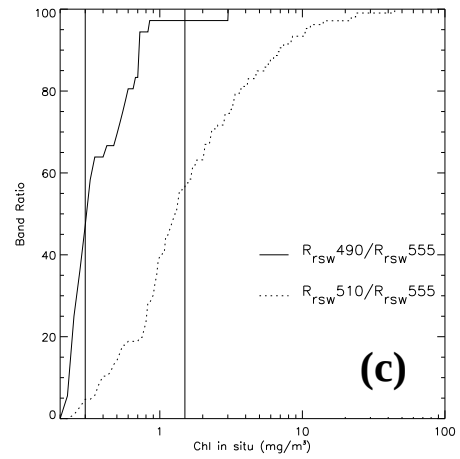


Figure 5 : Comparison between chlorophyll-a concentrations derived from OC2 and OC4 models and in situ observations. Over-estimation appears at any level in chlorophyll concentration. Negative ratios (2 at 443/555 and 1 at 510/555) have been arbitrary related to chlorophyll concentration 1000 $\mu\text{g}/\text{l}$ on the figure.

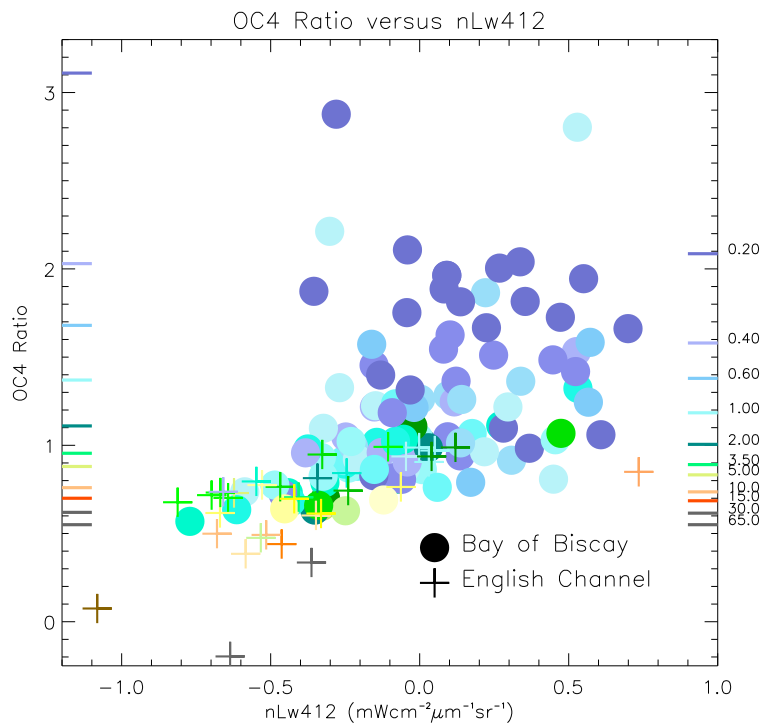


Figure 6 :

OC4 Ratio versus the normalized water leaving radiance at 412 nm for different classes of in-situ chl-a concentrations.

Vertically on the left, colored segments mark the OC4 theoretical ratio level. Same segments on the right mark the adjusted position.

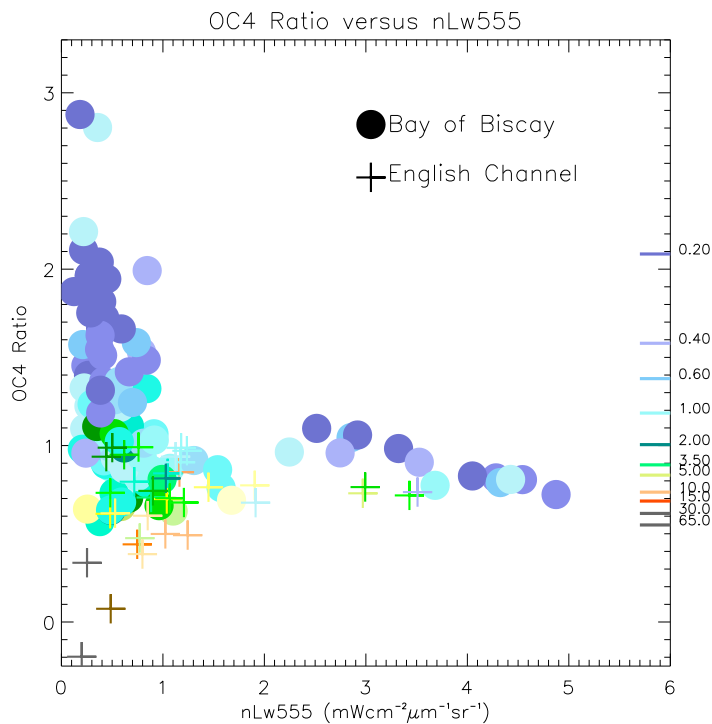
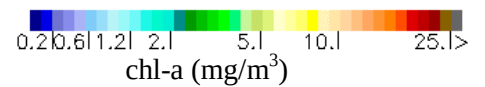


Figure 7 :

OC4 Ratio versus the normalized water leaving radiance at 555 nm for in-situ concentrations in chl-a

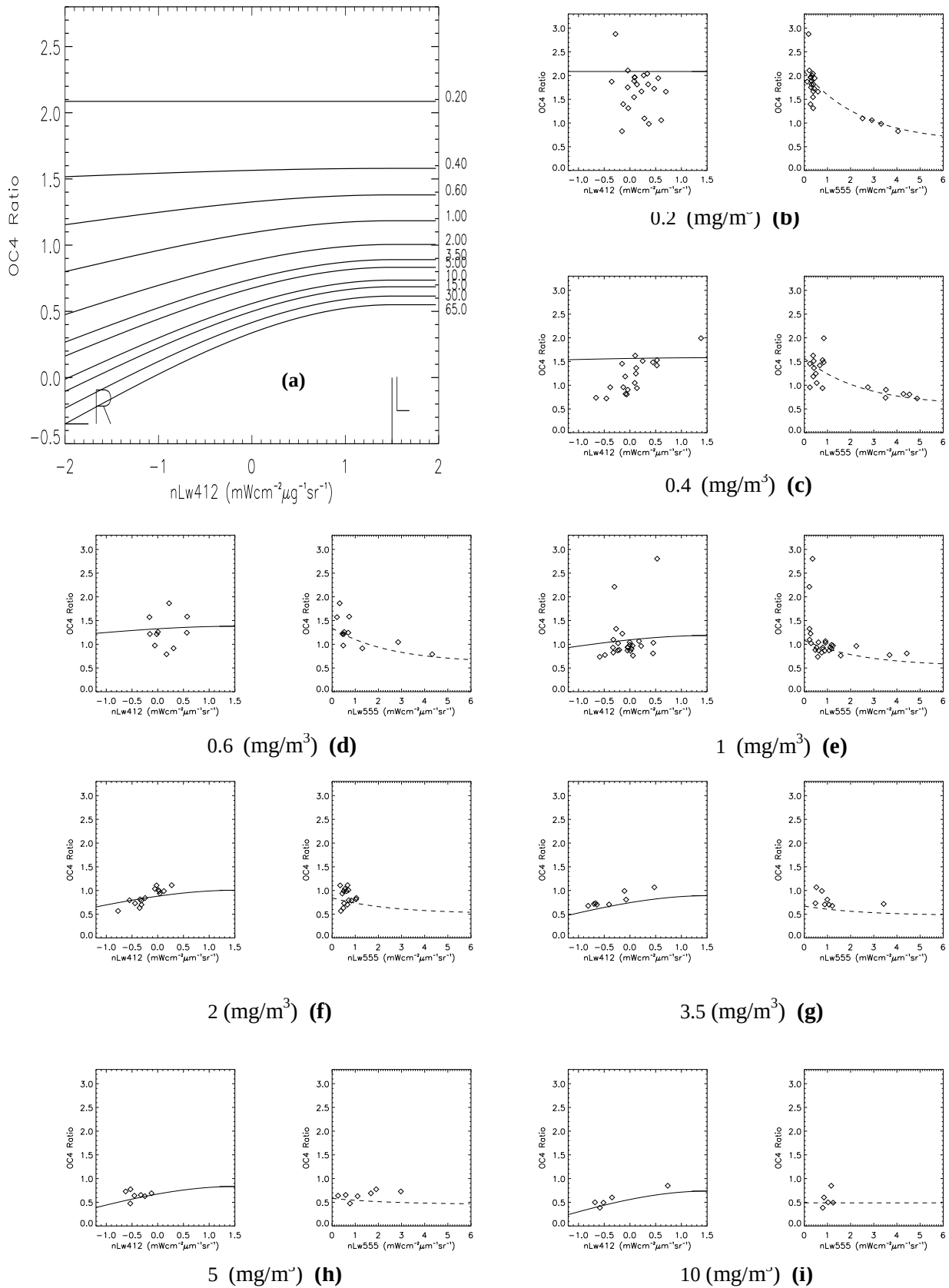


Figure 8: Chl-a concentrations in the (OC4 ratio, nLw412, nLw555) space and parameterized iso-concentration curves.

(a) section at nLw555 = 0. Curves and scatter plots for different concentration classes: for each class, left curve shows OC4 ratio versus nLw412 for nLw555=0; right curves shows OC4 ratio versus nLw555 for nLw412 equal to the mean of the data in the class.

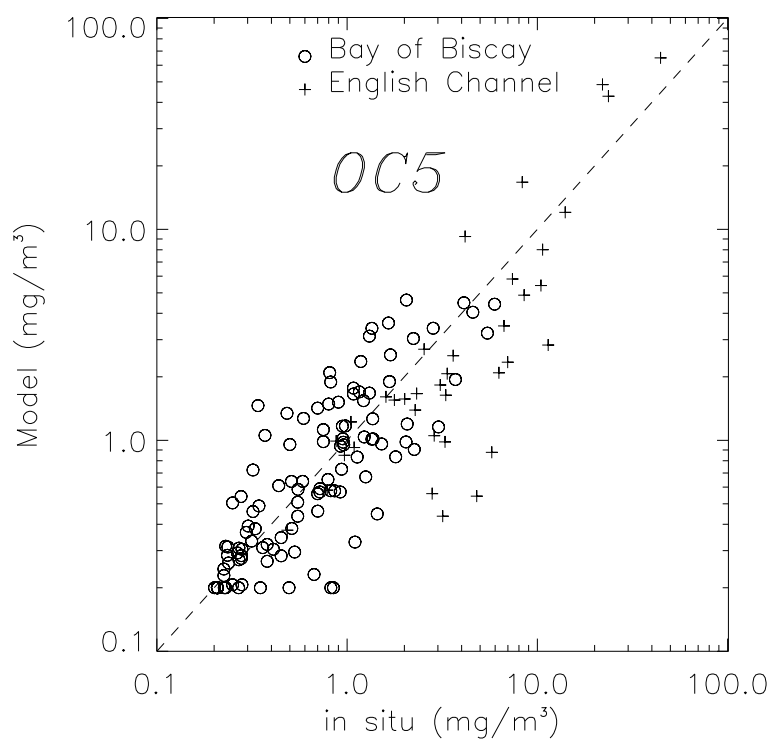


Figure 9 : Scatterplots of estimated versus in situ chlorophyll-a concentrations $r^2=0.72$ for log-transformed data.

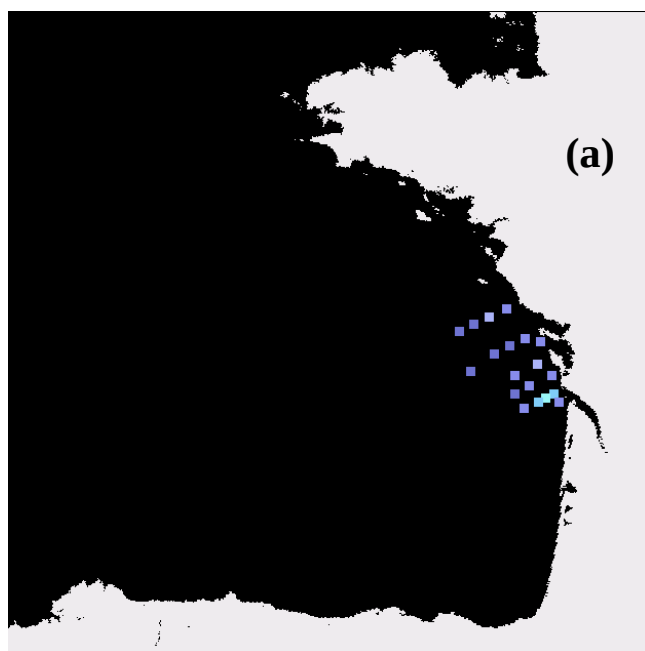
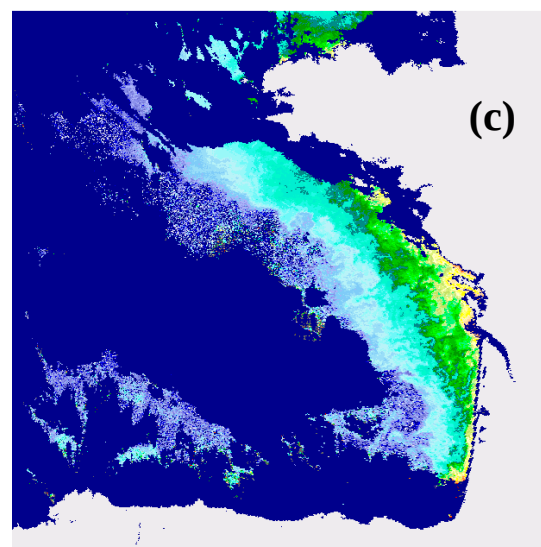
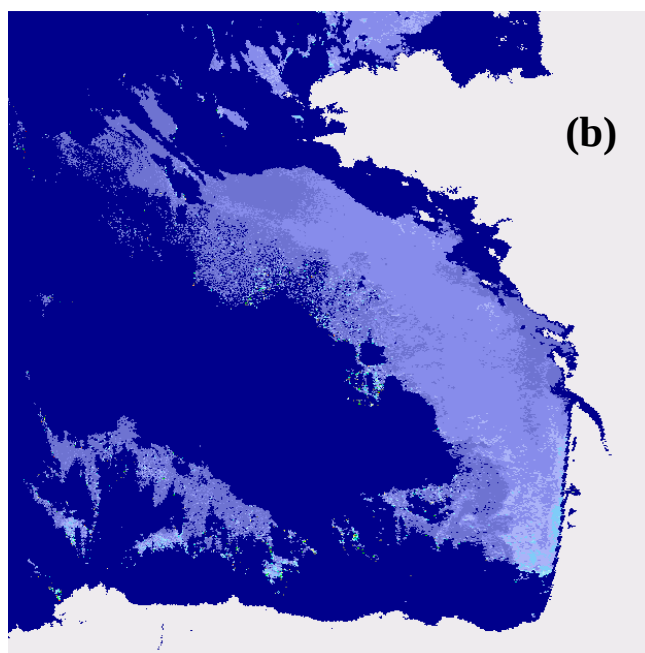


Figure 10 : The surface chlorophyll content during BIOMET2 in the Bay of Biscay. **(a)** in situ measurements from 98/01/09 to 98/01/12. **(b)** OC5, **(c)** OC2, applied to SeaWiFS scene, 98/01/10 at 13.14 U.T.



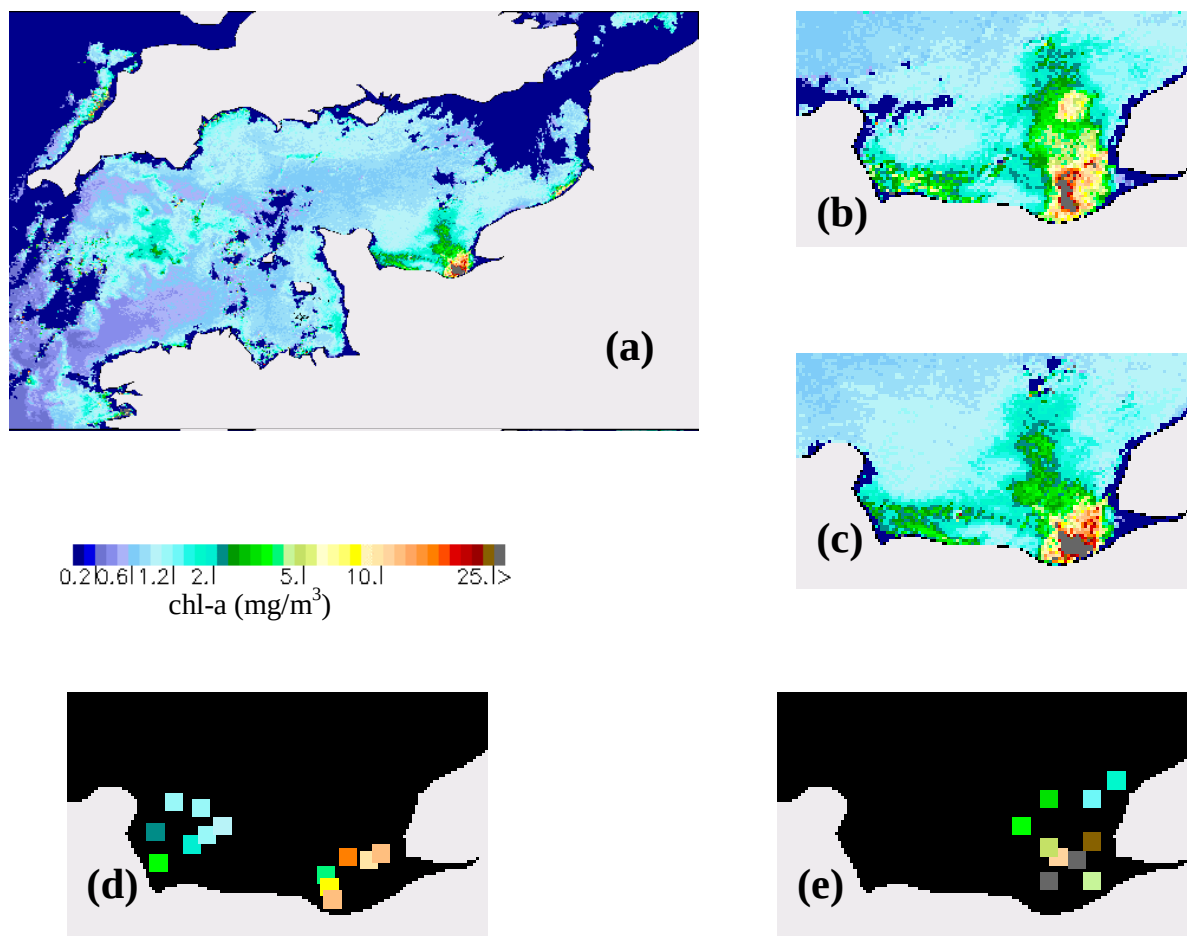
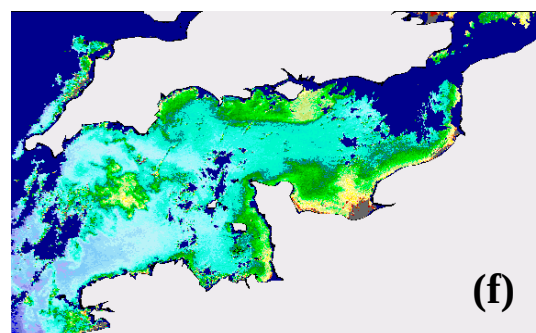


Figure 11 :

The surface chlorophyll content during the SEINESAT cruise from 99/08/30 to 99/09/02

(a) OC5 applied to SeaWiFS scene, 99/09/01 at 12h30 U.T. over the English Channel, (b) and (c), zooms on the Bay of Seine on 99/08/30 and 99/09/01, (d) In situ measurements from 08/30 to 09/01, (e) in situ measurements from 99/09/02, not used in the calibration procedure as the corresponding SeaWiFS scene was cloud-flagged. (f) OC2 applied to the SeaWiFS scene.



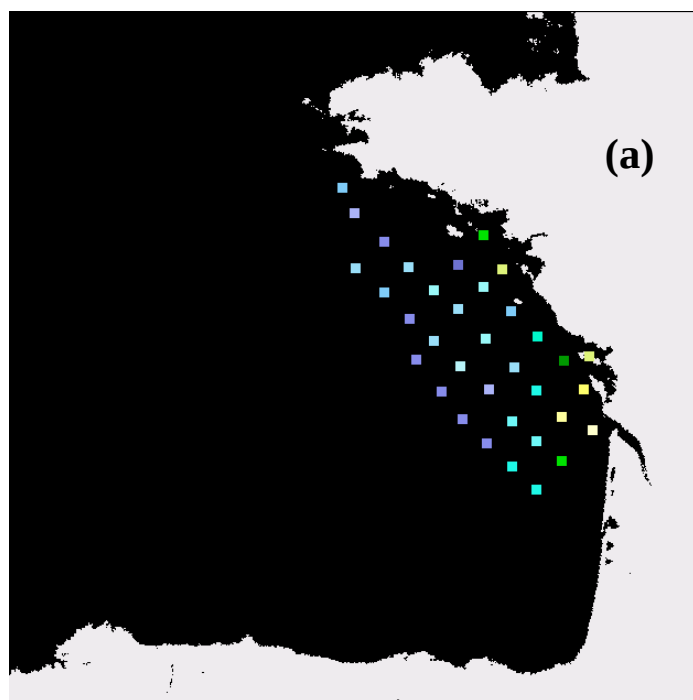
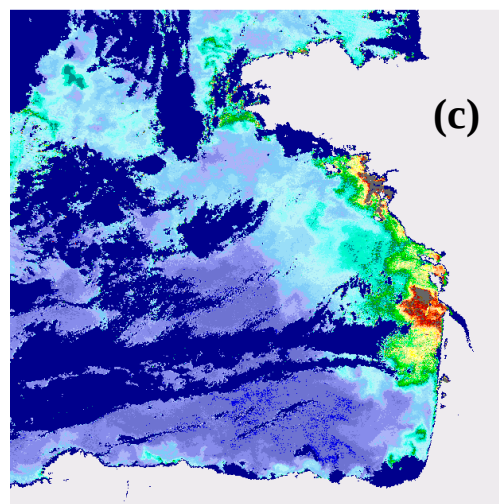
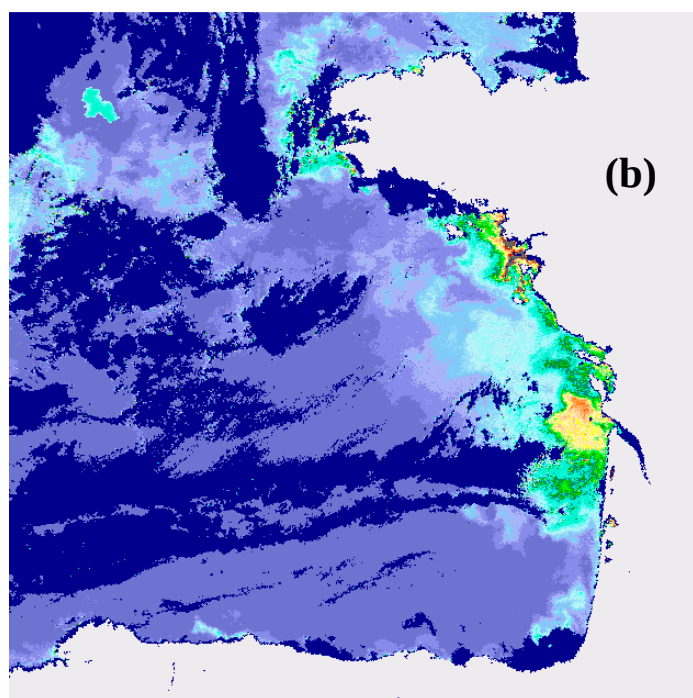
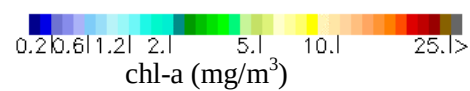


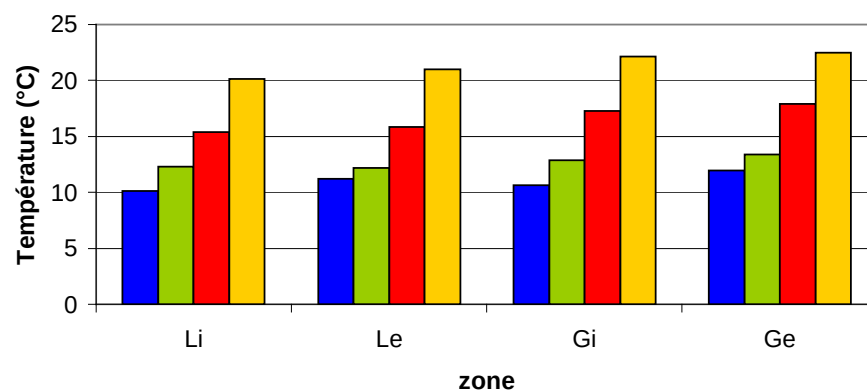
Figure 12 : The surface chlorophyll content during BIO-MODYCOT-2 in the Bay of Biscay. **(a)** in situ measurements from 99/06/08 to 99/06/14. **(b)** OC5, **(c)** OC2, applied to SeaWiFS scene, 99/06/11 at 12.45 U.T.



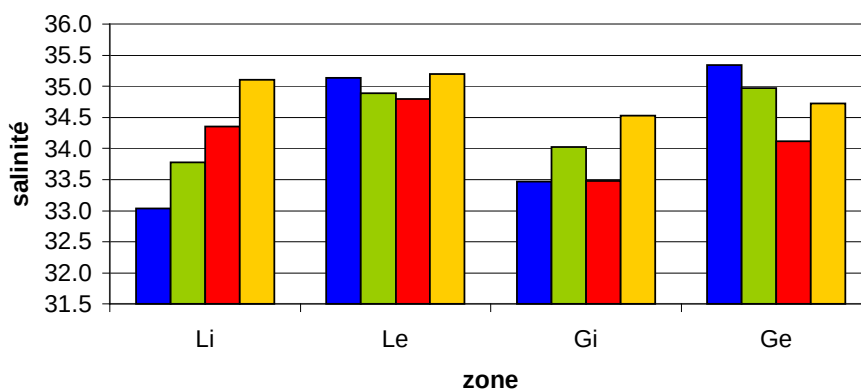
A N N E X E 3

Synthèse des paramètres physiques, chimiques et biologiques par saison et par secteur de référence.

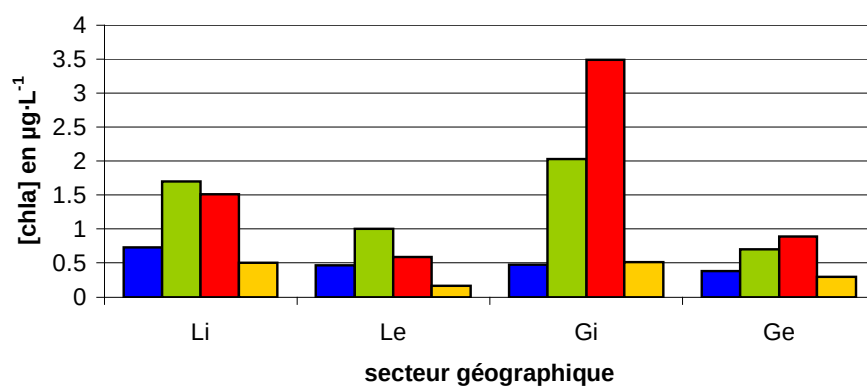
Températures moyennes par zone



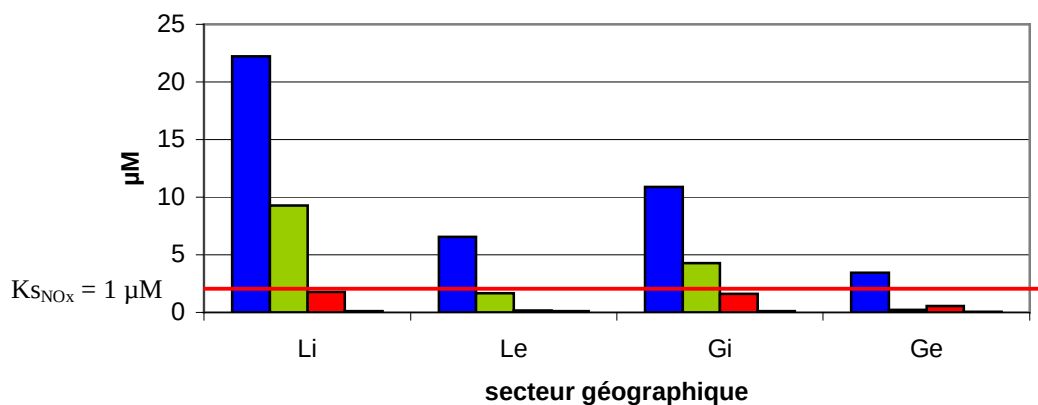
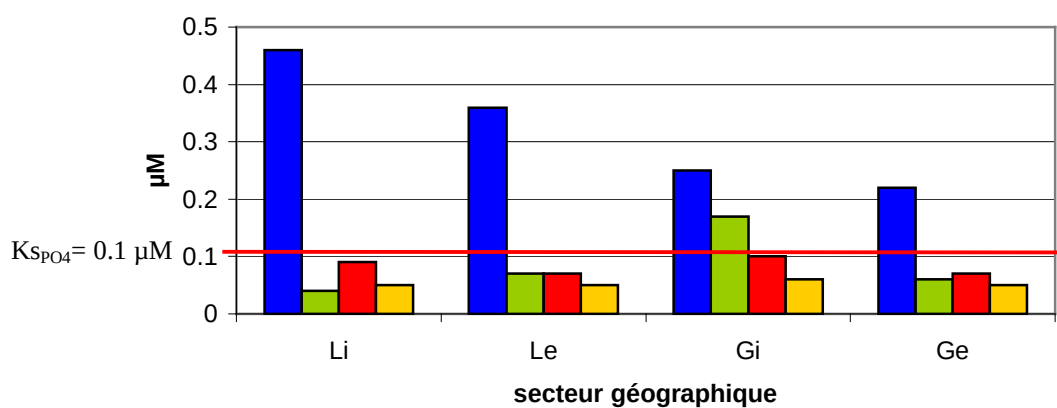
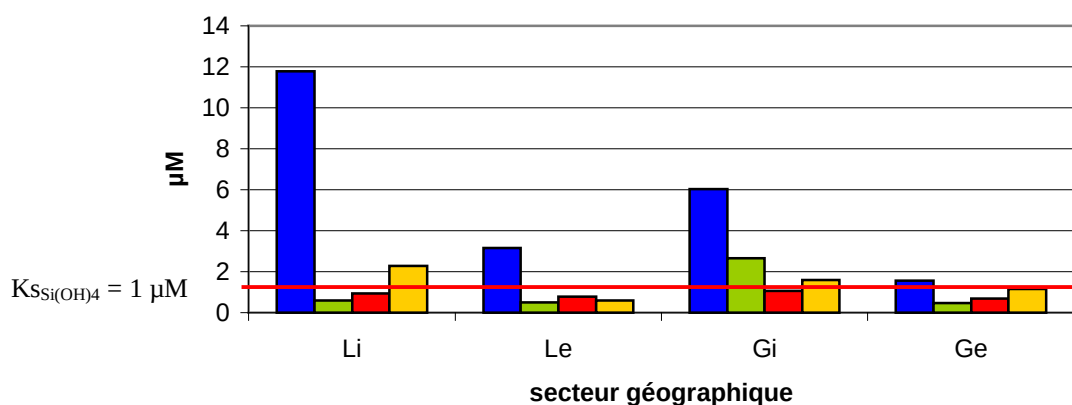
Salinité moyenne par zone



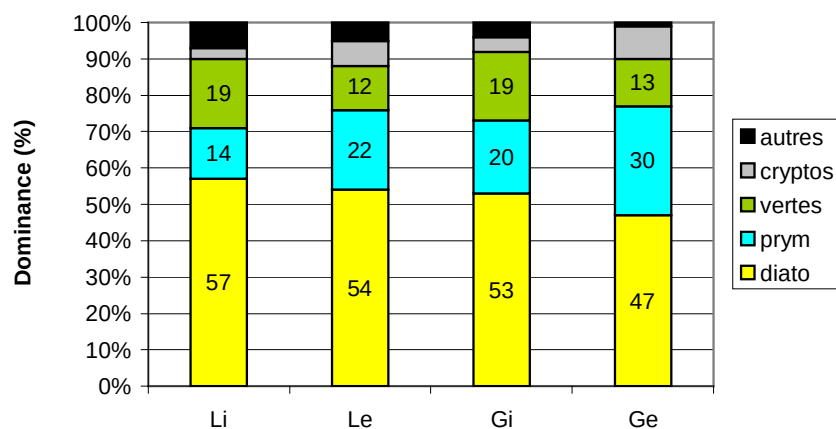
Chlorophylle a moyenne par zone



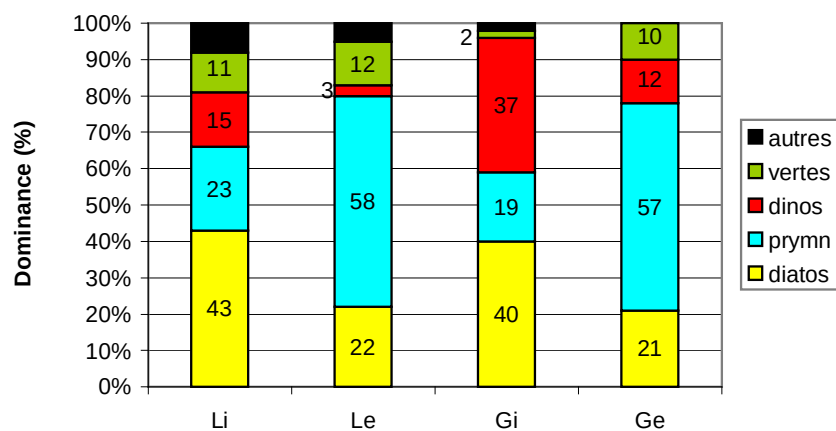
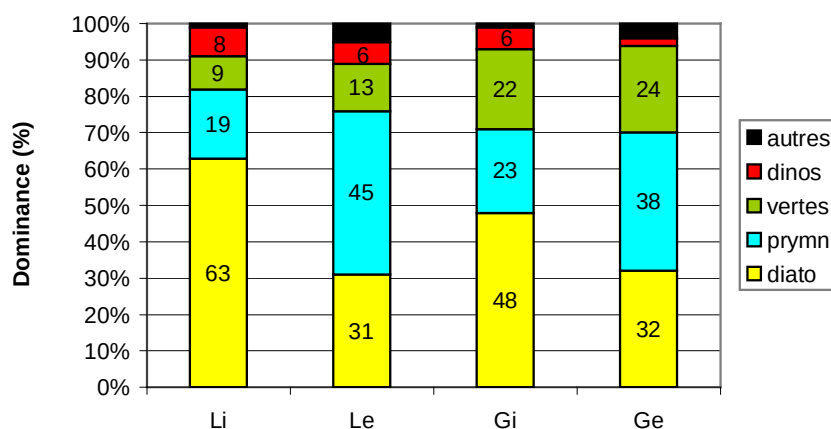
A3-1 : Evolution par saison de températures, salinités et concentrations en chlorophylle a moyennes par secteur.

Concentrations moyennes en NO_x par zoneConcentrations moyennes en PO₄ par zoneConcentrations moyennes en Si(OH)₄ par zone

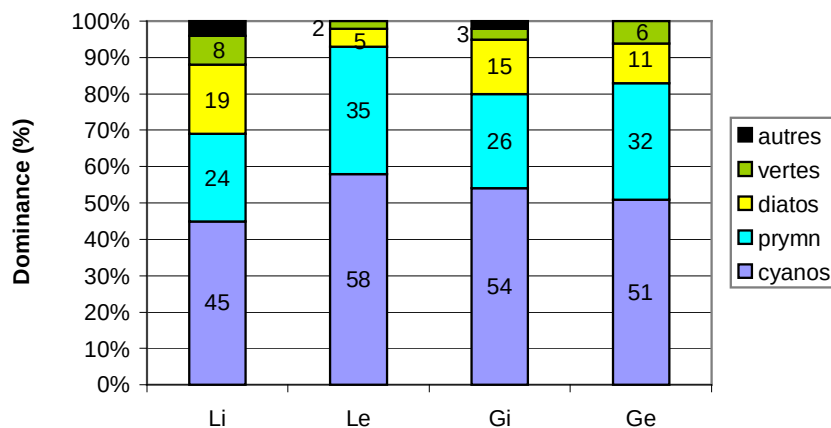
A3-2 : Evolution par saison et par secteur de concentrations moyennes en acide nitrique, phosphate et acide silicique. Les lignes en rouge représentent les valeurs seuil choisies des constantes de demi saturation par élément.



PRINTEMPS
(Modycot 99.1, avril 1999)



FIN D'ETE
(Modycot 99.3, septembre 1999)



A3-3 : Evolution par saison de la moyenne de dominances par secteur pour les principales classes algales présentes dans le PCAF.