

**UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE**  
**UMR 8013 ELICO**  
**Ecosystèmes Littoraux et Côtiers**

**THESE**

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE I**

*Discipline : Biodiversité et Ecosystèmes Fossiles et Actuels*

**DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE**  
**DE *PHAEOCYSTIS GLOBOSA* EN MANCHE ORIENTALE :**  
**EFFETS DE LA TURBULENCE ET DES APPORTS SPORADIQUES**  
**EN SELS NUTRITIFS**

Présentée et soutenue publiquement

par

**Mathilde SCHAPIRA**

Le 2 juin 2005 devant un jury composé de :

Dr. L. PEPERZAK	Rapporteur	Univ. Groningen (Pays-Bas)
Dr. P. RAIMBAULT (DR, CNRS)	Rapporteur	Univ. Méditerranée
Pr. J. C. DAUVIN	Directeur de Thèse	USTL
Dr. V. GENTILHOMME (MCF)	Resp. Scientifique	USTL
Pr. Y. LEMOINE	Examineur	USTL
Dr. L. SEURONT (CR, CNRS)	Examineur	USTL

## RESUME

Dynamique spatio-temporelle de *Phaeocystis globosa* en Manche Orientale : effets de la turbulence et des apports sporadiques en sels nutritifs

La variabilité spatio-temporelle de la structure et des processus de surge uptake des communautés phytoplanctoniques de la Manche Orientale a été appréhendée au cours d'études réalisées *in situ* et au laboratoire.

Un suivi spatio-temporel, incluant deux sites contrastés d'observation (Baie de Somme et Wimereux) a été réalisé pendant les phases clefs de développement du bloom de *P. globosa* (mars – juillet 2003). Il révèle une grande hétérogénéité spatio-temporelle de la structure et de la distribution des communautés d'autotrophes liée à la disponibilité des ressources nutritives, elles-mêmes conditionnées par les paramètres physiques (climat, turbulence) du milieu. La réponse des communautés phytoplanctoniques naturelles à des apports sporadiques en azote fait apparaître une très grande hétérogénéité de réponses dépendant de la structure des assemblages, des périodes et des formes d'azote considérées. Ces approches *in situ* complétées par des études en conditions contrôlées au laboratoire soulignent l'influence du facteur « turbulence » sur la dynamique de succession des communautés phytoplanctoniques caractéristiques de cet écosystème.

## ABSTRACT

Space and time dynamics of *Phaeocystis globosa* in the Eastern English Channel: impact of both turbulence and sporadic nutrient inputs

The space and time variability of both phytoplankton community structure and processes (surge uptake) was studied in the Eastern English Channel during the course of *in situ* and laboratory experiments.

A space and time survey was realized during the key stages of the *P. globosa* bloom (March- July 2003) and included two contrasted sites of the ecosystem: Wimereux and the Bay of Somme. Results reveal a very strong space and time heterogeneity in autotrophs' community structure and distribution linked to nutrient availability; the latter being linked to physical parameters such as climate and turbulence. Measured surge uptake rates on natural phytoplankton assemblages showed a strong variability due to phytoplankton composition, experiment time and inorganic nitrogen forms used as pulses. These experiments were completed by laboratory approaches in controlled conditions and highlighted the role played by turbulence in this ecosystem on phytoplankton succession dynamics.

*A tous mes amis...*

Je tiens tout d'abord à remercier les personnes qui ont accepté de participer à ce jury de thèse :

Messieurs les Docteurs P. RAIMBAULT et L. PEPERZAK, pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse ;

Monsieur le Professeur J.-C. DAUVIN, Directeur de l'UMR ELICO et de la Station Marine de Wimereux, pour avoir accepté de diriger ce travail et de participer à ce jury de thèse. Je tiens aussi à le remercier pour les discussions que nous avons eu au sujet de ma thèse et pour ses conseils ;

Monsieur le Professeur Y. LEMOINE, pour avoir accepté de participer à ce jury de thèse ;

Monsieur le Docteur L. SEURONT pour avoir accepté de participer à ce jury de thèse. Je tiens aussi à le remercier pour m'avoir guidée sur des chemins turbulents, pour l'attention qu'il a portée à mon travail (même à distance) et pour tous ses conseils ;

Je tiens à remercier ma directrice de thèse V. GENTILHOMME, pour avoir accepté la responsabilité de ce travail de thèse. A titre plus personnel, je la remercie d'avoir veillé à mon bon équilibre alimentaire pendant ces dernières années en me fournissant en légumes BIO (les patates !).

Merci à Joséphine Billet et Lydia Brady pour la traduction anglaise de la deuxième partie et la qualité de leur travail. Merci à Renaud Spilmont pour ce gros coup de main et sa disponibilité.

Merci à Raechel Waters pour avoir relu et corrigé la version anglaise de ce manuscrit.

Je remercie toutes les personnes qui ont de près ou de loin participé à la réalisation de ce travail.

Louis Peperzak, pour m'avoir permis d'acquérir des souches de *Phaeocystis globosa*, d'avoir toujours été là pour répondre à mes questions et de l'attention qu'il a su porter à mon travail.

Je tiens à remercier Dominique Menu pour la réalisation du Phytoturbularium. Pour sa gentillesse, sa disponibilité et pour tous les petits coups de main d'ordre mécanique, électrique et de m'avoir appris qu'il y avait de l'eau dans une batterie de voiture...

Marie Andrée Janquin (MAJ), pour l'analyse des échantillons CHN, pour ses petits conseils et l'attention qu'elle a portée à mon travail ;

Lucie Courcot, pour m'avoir initié aux techniques de microscopie électronique, son aide et sa disponibilité ;

Dorothée Vincent pour avoir réalisé les comptages du phytoplancton ;

Nicole Degros pour son soutien technique ;

Eric Lecuyer, pour son aide lors de la recherche des fichiers sonde, sa bonne humeur et sa disponibilité ;

Les habitués de la pause café ; Evelyne, Christine, papa Hilde, Thierry, Michel, Dominique et les tous les autres, pour ces petits moments de détente bien sympathiques. Merci à tous pour votre disponibilité et votre gentillesse ;

Aline pour avoir toujours su par sa présence même de loin m'encourager et pour les bons moments passés au MAR Y SOL et à la pause café ;

Christophe Luczak, pour les petites pauses dans le hall et sa gentillesse ;

Nicolas Desroy, Lionel Denis, Fabrice Lizon pour leurs encouragements et leur aide pour les enseignements ;

Les marins du Côte de la Manche et du Sepia (Charly et Greg) pour leur aide sur le terrain et leur bonne humeur ;

Les étudiants de la station marine, Mathieu, David, Cécile pour leurs encouragements et ceux de la MREN (Dominique, Ben Cédric...)

Aux secrétaires Evelyne et Laurence.

Merci *à tous mes amis*, le vrai soutien de ce travail...

Pour votre attention et votre soutien au cours de ces derniers mois quelque peu difficiles...

Pour tous les bons moments passés ensemble.

Si je ne devais retenir qu'une seule chose, ce serait...

- la petite bière du vendredi soir avec Josie,
- la sortie Flunch - Leroy Merlin (enchaînés !) avec mon « grand » frère Nico,
- la pêche aux maquereaux avec François (il n'y a pas de jeux de mots),
- les concerts d'Hervé Villard et d'Herbert Léonard avec Bob,
- les ballades interminables sur la plage de Tardinghen avec Do (on n'était même pas perdues !!),
- les spectacles en roller avec Hélène,
- les emails réconfortants de frère Kangourou,
- les films fantastiques de Laurent,
- les balades avec la gamine Réglisse,

Toutes ces petites choses qui ont rendu ces années dans le Pas de Calais inoubliables...

Merci aux Stéphanois :

Jacques et Ana pour leur amitié et leur soutien (et pour les gratins de cèpes !) ;

Patrick, pour ses « Lève la tête ! Traîne pas des pieds ! Arrache toi !! », qui m'ont beaucoup servis ces derniers mois bien loin d'un court de tennis...

José pour les conditions de travail « fantastiques » qu'il a gentiment mis à ma disposition cet été.

Merci à Pouic Pouic, pour ses encouragements et sa patience au cours de ces derniers temps...

A mes deux meilleures amies, mes frangines Bab et Mimi : pour tous les bons moments passés ensemble depuis tant d'années et pour leur soutien sans failles même à distance... Merci à mes deux « grands » frères Phil et Ben pour leur gentillesse et leur soutien. A la tiote Salomé, pour ces gazouillis téléphoniques.

Un grand merci à mes parents et mes grands parents pour avoir toujours respecté mes choix, et pour leurs encouragements.

Enfin cette thèse a pu avancer et s'est terminée grâce à l'aide de deux personnes, que j'ai un peu honte de remercier, parce qu'un simple merci ne paye pas ce qu'ils ont fait pour moi...

Alors même si c'est mon bébé, je le partage avec eux ...

Dorothée Vincent, pour tout le temps et l'énergie que je lui ai pris ces derniers mois. Pour m'avoir initiée aux analyses multivariées. Pour les « la ligne bleue des Vosges », « droit dans tes basquettes ». « ça va le faire Math » Pour toute l'attention qu'elle a porté à mon travail et son amitié sans failles !

Merci Do !

Laurent Seuront, pour avoir été là même de très loin, pour le temps qu'il m'a accordé, pour les discussions scientifiques et les autres.

Pour les « keep going girl », tous ses encouragements, son soutien...

Merci Laurent !

# SOMMAIRE

## INTRODUCTION GENERALE

I. ECOSYSTEMES COTIERS : ENJEUX ET SPECIFICITES.....	1
II. IMPORTANCE ET ROLE DU COMPARTIMENT PHYTOPLANCTONIQUE AU SEIN DES ECOSYSTEMES COTIERS .....	2
III. ECHELLES D'OBSERVATION DES ECOSYSTEMES COTIERS.....	3
IV. LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE : SES EFFETS SUR LES ORGANISMES PHYTOPLANCTONIQUES .....	5
V. SITE D'ETUDE : LA MANCHE ORIENTALE.....	8
V.1. GEOGRAPHIE ET CLIMAT .....	8
V.2. HYDRODYNAMISME .....	9
V.3. HYDROLOGIE.....	10
V.4. EFFLORESCENCES PHYTOPLANCTONIQUES .....	11
VI. OBJECTIFS DE RECHERCHE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT .....	13

## PARTIE I : VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA REPONSE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES AUX APPORTS SPORADIQUES EN AZOTE

INTRODUCTION.....	17
I. PROBLEMATIQUE.....	17
II. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES .....	19
III. MISE EN ŒUVRE.....	20
<b>CHAPITRE 1: STRATEGIE D'ETUDE A MESO-ECHELLE.....</b>	<b>23</b>
I. ETUDE PRELIMINAIRE : IDENTIFICATION DES PERIODES PRODUCTIVES A WIMEREUX.....	23
I.1. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ET PARAMETRES ETUDIES .....	23
I.2. CARACTERISATION HYDRO-BIOLOGIQUE DE L'EFFLORESCENCE PHYTOPLANCTONIQUE PRINTANIERE SUR LE SITE DE WIMEREUX EN 2002 .....	24
I.2.1. Evolution du gradient thermo-halin .....	24
I.2.2. Evolution des teneurs en sels nutritifs.....	26
I.2.3. Evolution des paramètres biologiques.....	27
I.3. BILAN DE L'ANNEE 2002 ET IMPLICATIONS DANS LA STRATEGIE D'ETUDE .....	29

II. ETUDE SYNOPTIQUE DE LA CHRONOLOGIE DU BLOOM : 2003 .....	30
<b>II.1. DEFINITION DU CADRE SPATIO-TEMPOREL .....</b>	<b>30</b>
II.1.1. Choix des échelles spatiales.....	31
II.1.2. Choix de l'échelle temporelle.....	32
<b>II.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE .....</b>	<b>32</b>
<b>II.3. ACQUISITION DES DONNEES .....</b>	<b>36</b>
II.3.1. Paramètres hydro-biologiques.....	36
II.3.2. Paramètres hydrodynamiques : passé turbulent.....	40
II.3.3. Paramètres éco-physiologiques : « surge uptake ».....	41
<b>II.4. ANALYSES DE DONNEES .....</b>	<b>46</b>
II.4.1. Diagrammes T/S.....	46
II.4.2. Analyses graphiques.....	46
II.4.3. Analyses multivariées.....	46
<b>CHAPITRE 2: TYPOLOGIE DU DEVELOPPEMENT PHYTOPLANCTONIQUE PRINTANIER : MARS – JUILLET 2003 .....</b>	<b>51</b>
I. CONTEXTE CLIMATIQUE .....	51
II. CONTEXTE HYDRO-BIOLOGIQUE.....	52
<b>II.1. EVOLUTION DU GRADIENT THERMO-HALIN.....</b>	<b>52</b>
<b>II.2. EVOLUTION DES PARAMETRES CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES.....</b>	<b>54</b>
II.2.1. Situation hivernale (mars).....	56
II.2.2. Situation printanière (avril et mai).....	56
II.2.3. Situation estivale (juillet).....	58
<b>CHAPITRE 3: SURGE UPTAKE : UNE VARIABILITE INDUITE PAR LES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES ?.....</b>	<b>62</b>
I. CONTEXTE SPATIO-TEMPOREL DES EXPERIENCES DE SURGE UPTAKE .....	62
<b>I.1. CODAGE DES VARIABLES ET DES OBSERVATIONS.....</b>	<b>62</b>
<b>I.2 RESULTATS DE L'ACP APPLIQUEE A LA MATRICE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES .....</b>	<b>64</b>
<b>I.3 CARACTERISATION DES OBSERVATIONS DE SURGE UPTAKE DANS L'ESPACE SPATIO-TEMPOREL .....</b>	<b>69</b>
II. VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES PHENOMENES DE SURGE UPTAKE.....	74
<b>II.1. ABSORPTION APPARENTE D'AMMONIUM EN REPONSE A UN PULSE.....</b>	<b>74</b>
<b>II.2. ABSORPTION APPARENTE DES NITRATES EN REPONSE A UN PULSE.....</b>	<b>78</b>
III. ABONDANCES, BIOMASSES ET STRUCTURE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES .....	80
<b>III.1. EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES STOCKS .....</b>	<b>80</b>
<b>III.2. STRUCTURE ET VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES.....</b>	<b>83</b>



III.2.1. Codage des variables et des observations.....	83
III.2.2. Résultats de l'AFC appliquée à la matrice des abondances phytoplanctoniques ...	85
IV. FACTEURS INDUISANT UNE VARIABILITE DU SURGE UPTAKE .....	98
<b>IV.1. ROLE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES.....</b>	<b>98</b>
<b>IV.2. ROLE DES PARAMETRES HYDROLOGIQUES .....</b>	<b>100</b>
<b>IV.3. ROLE DU PASSE TURBULENT : FORÇAGE PHYSIQUE .....</b>	<b>101</b>
<b>CHAPITRE 4 : DISCUSSION.....</b>	<b>103</b>
I. CLIMAT ET HYDROLOGIE : UNE ANNEE ATYPIQUE.....	103
II. CONSEQUENCES SUR LES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES.....	103
III. ROLE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX.....	107
IV. IMPLICATIONS ECOPHYSIOLOGIQUES.....	109
V. INFLUENCE DES PARAMETRES PHYSIQUES .....	113

<p><b>PARTIE II : EFFETS DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE SUR UNE ESPECE PHYTOPLANCTONIQUE CARACTERISTIQUE DE LA MANCHE ORIENTALE : <i>PHAEOCYSTIS GLOBOSA</i></b></p>
---

<b><u>INTRODUCTION</u></b> .....	117
I. PROBLEMATIQUE.....	117
II. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES .....	119
III. MISE EN ŒUVRE.....	121
<b>CHAPITRE 1 GENERATION DE NIVEAUX DE TURBULENCE REALISTES EN MICROCOSME : APPROCHE METHODOLOGIQUE.....</b>	<b>123</b>
I. STRATEGIES D'ETUDE.....	123
<b>I.1. ESPECES CIBLES ET CULTURES .....</b>	<b>123</b>
I.1.1. <i>Phaeocystis globosa</i> (Scherffel, 1900).....	123
I.1.2. Culture au laboratoire : cultures en batchs.....	126
<b>I.2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL .....</b>	<b>126</b>
I.2.1. Système de génération de la turbulence : le Phytoturbularium.....	126
I.2.2. Cultures expérimentales.....	130
II. ACQUISITION DES DONNEES.....	131
<b>II.1. PLAN D'EXPERIENCE .....</b>	<b>131</b>
<b>II.2. ECHANTILLONNAGE .....</b>	<b>132</b>

<b>II.3. PARAMETRES ETUDIES ET ANALYSES</b> .....	133
II.3.1. Paramètres de contrôle.....	133
II.3.2. Paramètres chimiques.....	134
II.3.3. Paramètres biologiques.....	134
II.3.4. Paramètres physiologiques.....	137
<b>III. ANALYSES DES DONNEES</b> .....	139
<b>III.1. COMPARAISON DE MOYENNES</b> .....	139
<b>III.2. CORRELATIONS</b> .....	141
<b>III.3. COMPARAISON MULTIPLE DE PENTES</b> .....	141

## **CHAPITRE 2 : EFFET DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE SUR LES PARAMETRES CELLULAIRES/ PHYSIOLOGIQUES DE *PHAEOCYSTIS GLOBOSA***

<b>I. PARAMETRES DE CONTROLE</b> .....	143
<b>II. PH ET PRODUCTION D'OXYGENE DISSOUS</b> .....	143
<b>III. PARAMETRE DE CROISSANCE</b> .....	147
<b>III.1. ABONDANCE CELLULAIRE</b> .....	147
III.1.1. Cellules isolées de <i>P. globosa</i> .....	147
III.1.2. Formation de colonies de <i>P. globosa</i> .....	149
<b>III.2. BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE</b> .....	152
III.2.1. Teneurs en chlorophylle <i>a</i> des cultures.....	152
III.2.2. Teneurs en chlorophylle <i>a</i> des cellules isolées.....	152
III.2.3. Teneurs en azote et carbone particulières.....	154
<b>IV. UTILISATION DES SELS NUTRITIFS</b> .....	155
<b>IV.1. FORMES AZOTEES</b> .....	155
IV.1.1. Ammonium.....	155
IV.1.2. Nitrates.....	158
IV.1.3. Nitrites.....	161
<b>IV.2. PHOSPHATES</b> .....	163

## **CHAPITRE 3 TURBULENCE ET CYCLE DE VIE DE *PHAEOCYSTIS GLOBOSA* : ASPECTS CINETIQUES ET MORPHOLOGIQUES**

<b>I. ASPECT TEMPOREL</b> .....	168
<b>II. ASPECT BIOLOGIQUE</b> .....	170
<b>II.1. CROISSANCE DES CELLULES ISOLEES</b> .....	170
II.1.1. Proportion de cellules isolées formées au cours des différentes phases.....	170
II.1.2. Taux de croissance des cellules isolées au cours des différentes phases.....	170
II.1.3. Morphologie et structure de taille des cellules isolées au cours des différentes phases.....	171

<b>II.2. DEVELOPPEMENT DE LA PHASE COLONIALE</b> .....	175
II.2.1. Densité coloniale.....	175
II.2.2. Rapports taille/nombre.....	175
<b>III. CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES</b> .....	177
<b>III.1. EVOLUTION DU pH</b> .....	177
<b>III.2. EVOLUTION DES RAPPORTS N/P</b> .....	177
<b>CHAPITRE 4 : DISCUSSION</b> .....	179
<b>I. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET PROCESSUS BIOLOGIQUES : CONSEQUENCES SUR LA CROISSANCE DE <i>P. GLOBOSA</i></b> .....	179
<b>I.1. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE</b> .....	179
<b>I.2. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET ABSORPTION APPARENTE DES SELS NUTRITIFS</b> .....	184
I.2.1. Utilisation des différentes formes azotées disponibles.....	184
I.2.2. Utilisation différentielle des formes azotées.....	185
I.2.3. Equilibre entre processus azotés et carbonés.....	187
I.2.4. Conversion des sels nutritifs en matière organique.....	188
<b>I.3. EFFETS PHYSIQUES DIRECTS DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE SUR LA CROISSANCE DE <i>P. GLOBOSA</i></b> .....	189
I.3.1. Croissance des cellules isolées.....	189
I.3.2. Formation des colonies.....	191
<b>I.4. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET RELARGAGE D'AZOTE PAR LES CELLULES DE <i>P. GLOBOSA</i></b> .....	193
<b>II. IMPLICATIONS ECOLOGIQUES : SUCCESSIONS <i>P. GLOBOSA</i> - DIATOMEES</b> .....	195
<b>II.1. EFFET DIFFERENTIEL DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE</b> .....	195
<b>II.2. TURBULENCE, pH ET CO<sub>2</sub></b> .....	196
<b>II.3. TURBULENCE ET UTILISATION DES DIFFERENTES FORMES AZOTEES</b> .....	197
<b>II.4. ROLE DE LA TURBULENCE SUR LES SUCCESSIONS PHYTOPLANCTONIQUES SAISONNIERES</b> ..	198
<b>III. ASPECTS METHODOLOGIQUES</b> .....	200
<b>III.1. ROLE DES CONDITIONS INITIALES</b> .....	200
<b>III.2. GENERATION DE TURBULENCE EN MICROCOSME</b> .....	201
<b>III.3. « TEMOINS » NON TURBULENTS ?</b> .....	202
<b>CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES</b> .....	203
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....	213
<b>ANNEXES</b> .....	229

---

## Partie I

### VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA REPONSE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES AUX APPORTS SPORADIQUES EN AZOTE

---

#### LISTE DES FIGURES

**Figure I.1 :** Objectifs de travail. Afin d'étudier le rôle des phénomènes de surge uptake, à l'échelle de l'écosystème Manche Orientale sur les successions phytoplanctoniques saisonnières, l'objectif de cette étude est d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : **i)** Quelles sont les périodes productives (a) et les communautés phytoplanctoniques caractéristiques (b) de la période printanière en Manche Orientale ? **ii)** Quel est le rôle des différents paramètres environnementaux sur la structuration spatiale et temporelle de ces communautés phytoplanctoniques ? **iii)** Quelle est la capacité des différents assemblages phytoplanctoniques identifiés à utiliser des points sources d'azote, créés en partie par le caractère intermittent de la turbulence à petite échelle (□) (d) ? Comment varient ces phénomènes dans le temps et l'espace ? Cette variabilité est-elle induite par la variabilité des assemblages phytoplanctoniques (e) ? **iv)** quel est le rôle des paramètres du milieu comme la turbulence à petite échelle sur ces phénomènes d'absorption ? (f, g) **v)** Ces processus identifiés à l'échelle de la cellule phytoplanctoniques peuvent-ils jouer un rôle sur les successions phytoplanctoniques à l'échelle de l'écosystème « Manche Orientale »(h) ?

**Figure I.2 :** Localisation des 4 stations d'échantillonnage le long des transects côte/large ( $W_1$  : station « côte » à  $W_4$  station « large ») réalisés sur le site de Wimereux au cours des campagnes PHABMO I.

**Figure I.3 :** Evolution des caractéristiques hydrologiques (température,  $T^{\circ}C$  et salinité, S) sur le site de Wimereux au cours du printemps 2002 : **a)** mars, **b)** avril, **c)** mai et **d)** juin. Représentation sous forme de diagrammes T/S, obtenus à partir des profils verticaux réalisés sur les 4 stations des transects côte ( $W_1$ )/large ( $W_4$ ). L'échelle de l'axe des températures est différente suivant la période considérée.

**Figure I.4 :** Evolution des teneurs en éléments nutritifs sur les 4 stations des transects côte ( $W_1$ ) / large ( $W_4$ ) au cours du printemps 2002. **a)**  $NO_2^- + NO_3^-$  ( $\mu M$ ), **b)**  $Si(OH)_4$  ( $\mu M$ ) et **c)**  $NH_4^+$  ( $\mu M$ ).

**Figure I.5 :** Evolution de la biomasse phytoplanctonique ( $[Chl\ a]$  ;  $\mu g.l^{-1}$ ) sur les 4 stations des transects côte ( $W_1$ )/large ( $W_4$ ) au cours du printemps 2002.

**Figure I.6 :** Présentation des échelles spatiales d'observation de notre échantillonnage en Manche Orientale. Le site d'étude est limité au nord par le cap Gris Nez et au sud par la limite sud de la Baie de Somme (traits pointillés). Echelle 1 : deux sites contrastés de la Manche Orientale, Wimereux et Baie de Somme (points rouges). Echelle 2 : étude de deux masses d'eau, côte (C) et large (L) sur chacun des sites.

**Figure I.7 :** Localisation des stations d'échantillonnage des campagnes PHABMO II. **a)** Stations échantillonnées le long des transects côte/large réalisés sur les sites de Wimereux et Baie de Somme. En rouge, les stations sur lesquelles des expériences d'absorption d'azote et d'étude de la structure des communautés phytoplanctoniques ont été réalisées (à partir du mois d'avril). **b)**

Stations d'échantillonnage complémentaires (campagnes « optiques ») réalisées sur l'ensemble de la zone d'étude. Seules sont représentées les stations situées dans la zone d'étude.

**Figure I.8 :** Dispositif d'incubation « *in situ* simulé » mis en place à bord du navire au cours des différentes campagnes PHABMO II. **a)** représentation schématique du dispositif d'incubation (seules 2 bouteilles d'incubation ont été représentées) ; **b)** photographie du dispositif avec les 7 bouteilles d'incubation. Les expériences sont réalisées à température *in situ* et sous des conditions de lumière naturelle.

**Figure I.9 :** Enrichissements en azote. Concentrations du pulse et volumes de solution mère ajoutés dans chacune des bouteilles pour les deux formes azotées, ammonium (orangé) et nitrates (jaune), T « témoin » sans ajout d'azote.

**Figure I.10 :** Plan d'échantillonnage pour chaque bouteille d'incubation.  $t_0$  : avant le pulse. Prélèvement 5, 10, 15, 30, 45, 60 et 120 min après l'ajout (pulse). Durée totale d'incubation = 2 heures.

**Figure I.11 :** Températures mensuelles moyennes (°C ; courbe noire) et totale des précipitations (mm; barres grises) au cours du printemps 2003 sur la zone de Boulogne (Données METEO FRANCE).

**Figure I.12 :** Evolution de la température (T°C) et de la salinité (S) des 2 sites d'étude au cours du printemps 2003. Représentation sous forme de diagrammes T/S, obtenus lors des profils verticaux réalisées sur les 4 stations des transects côte (station 1)/large (station 4). L'échelle de l'axe des températures est différente suivant la période considérée.

**Figure I.13 :** Distribution des concentrations en azote en Manche Orientale au cours du printemps 2003. De gauche à droite : mars, avril, mai et juillet. De haut en bas : concentrations en  $\text{NH}_4^+$  ( $\mu\text{M}$ ) et  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  ( $\mu\text{M}$ ).

**Figure I.14 :** Distribution des concentrations en phosphates et silicates en Manche Orientale au cours du printemps 2003. De gauche à droite : mars, avril, mai et juillet. De haut en bas : concentrations en  $\text{HPO}_4^{2-}$  ( $\mu\text{M}$ ) et  $\text{Si}(\text{OH})_4$  ( $\mu\text{M}$ ).

**Figure I.15 :** Distribution de la biomasse phytoplanctonique (teneurs en chlorophylle *a*,  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) en Manche Orientale au cours du printemps 2003. De gauche à droite : mars, avril, mai et juillet.

**Figure I.16 :** Analyse spatio-temporelle des observations de surge uptake. Cercle des corrélations des variables **(a)** et projections des observations **(b)** sur le plan 1 – 2 issu de l'ACP réalisée sur les paramètres environnementaux [9 variables  $\times$  11 observations]. Les variables et les stations structurant les axes sont indiquées en bleu (gras) pour l'axe 1, en rouge pour l'axe 2 et en noir gras pour les deux axes.

**Figure I.17 :** Analyse spatio-temporelle des observations de surge uptake. Cercle des corrélations des variables **(a)** et projections des observations **(b)** sur le plan 1 – 3 issu de l'ACP réalisée sur les paramètres environnementaux [9 variables  $\times$  11 observations]. Les variables et les stations structurant les axes sont indiquées en bleu (gras) pour l'axe 1, en vert pour l'axe 3 et en noir gras pour les deux axes.

**Figure I.18 :** Analyse spatio-temporelle des observations de surge uptake. Cercle des corrélations des variables **(a)** et projections des observations **(b)** sur le plan 2 – 3 issu de l'ACP réalisée sur les

paramètres environnementaux [9 variables × 11 observations]. Les variables et les stations structurant les axes sont indiquées en rouge (gras) pour l'axe 2, en vert pour l'axe 3 et en noir gras pour les deux axes.

**Figure I.19 :** Contexte spatio-temporel des observations de surge uptake Classification hiérarchique des différentes stations d'étude, d'après les coordonnées issues de l'ACP réalisée sur les paramètres spatio-temporels [9 variables × 11 observations]. En rose le mois d'avril, en mauve le mois de mai et en bleu le mois de juillet.

**Figure I.20 :** Caractérisation de la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake. Cercle des corrélations des variables environnementales et des variables supplémentaires sur le plan 1 – 2 issu de l'ACP. Taux d'absorption apparents de l'ammonium, (A ; bleu foncé) et des nitrates (N ; rose) pour les différentes concentrations testées.

**Figure I.21 :** Caractérisation de la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake. Cercle des corrélations des variables environnementales et des variables supplémentaires sur le plan 1 – 3 issu de l'ACP. Taux d'absorption apparents de l'ammonium, (A ; bleu foncé) et des nitrates (N ; rose) pour les différentes concentrations testées.

**Figure I.22 :** Caractérisation de la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake. Cercle des corrélations des variables environnementales et des variables supplémentaires sur le plan 2 – 3 issu de l'ACP. Taux d'absorption apparents de l'ammonium, (A ; bleu foncé) et des nitrates (N ; rose) pour les différentes concentrations testées.

**Figure I.23 :** Taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  mesurés au cours des 5 premières minutes ( $\rho_5^*$ ,  $\times 10^{-2} \mu\text{mol}.\mu\text{gChla}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) pour les trois concentrations testées : **a)** 0,5  $\mu\text{M}$ , **b)** 1  $\mu\text{M}$  et **c)** 2  $\mu\text{M}$ .

**Figure I. 24 :** Taux d'absorption apparents de  $\text{NO}_3^-$  mesurés au cours des 5 premières minutes ( $\rho_5^*$ ,  $\times 10^{-2} \mu\text{mol}.\mu\text{gChla}^{-1}.\text{min}^{-1}$ ) pour les trois concentrations testées : **a)** 0,5  $\mu\text{M}$ , **b)** 1  $\mu\text{M}$  et **c)** 2  $\mu\text{M}$ .

**Figure I.25 :** Evolution des abondances **a)** et **c)** (Abondance Totale ;  $\times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$ ) et des biomasses **b)** et **d)** (Biomasse Totale ;  $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) phytoplanctoniques sur les deux masses d'eau côtière (blanc) et du large (gris) sur les deux sites d'étude.

**Figure I.26 :** Evolution des rapports Biomasse/Abondance (B/A) phytoplanctonique totale ( $\mu\text{gC}.\text{cell}^{-1}$ ) au sein des deux masses d'eau côtière (blanc) et du large (gris) sur les deux sites d'étude, Wimereux **(a)** et Baie de Somme **(b)**.

**Figure I.27 :** Projections des stations **(a)** et des espèces **(b)** dans le plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice des abondances phytoplanctoniques [43 taxa × 11 observations] échantillonnées entre avril et juillet 2003. Les taxa et les stations structurant les axes sont indiqués en bleu (gras) pour l'axe 1, en rouge pour l'axe 2 et en noir gras pour les deux axes.

**Figure I.28 :** Communautés phytoplanctoniques. Cartographie des coordonnées des stations (variables) sur les axes 1 **(a)** et 2 **(b)** de l'AFC réalisée sur l'ensemble des taxa phytoplanctoniques échantillonnés entre avril et juillet 2003 en Manche Orientale.

**Figure I.29 :** Taxa ubiquistes caractéristiques du mois d'avril 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) de *P. globosa* et des flagellés au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.30 :** Taxon ubiquiste caractéristique du mois d'avril 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) des ciliés au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.31 :** Taxon ubiquiste caractéristique du mois d'avril 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) d'une diatomée caractéristique *Raphonéis amphiceros* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.32 :** Taxa caractéristiques des mois de mai et juillet 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Guinardia striata* et *Dactyliosolen fragilissimus* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.33 :** Taxa caractéristiques des mois de mai et juillet 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Rhizosolenia imbricata*, *Leptocylindrus danicus* et *Guinardia delicatula* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.34 :** Taxon caractéristique du mois de juillet 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) d'*Asterionellopsis glacialis* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.35 :** Taxa caractéristiques du mois d'avril sur le site de la Baie de Somme. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *C. danicus*, *Nitzschia* sp. et *C. pelagica* entre avril et juillet 2003 en Manche Orientale.

**Figure I.36 :** Taxon caractéristique du mois d'avril sur le site de Wimereux. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (diatomophycée) au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.37 :** Taxon caractéristique du mois d'avril sur le site de Wimereux. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Cryptophyta* sp. au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Figure I.38 :** Taxa caractéristiques du mois de mai sur le site de Wimereux. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Guinardia flaccida*. (diatomophycée) et *Katodinium* sp.(dinoflagellé) au cours des mois d'avril, mai et juillet.

## LISTE DES TABLEAUX

**Tableau I.1. :** Calendrier d'échantillonnage des transects côte/large, des expériences de pulse et d'étude des communautés phytoplanctoniques réalisées au cours des missions PHABMO II, sur le site de Wimereux (W<sub>1</sub> côte ; W<sub>4</sub> large) et en Baie de Somme (S<sub>1</sub> côte ; S<sub>4</sub> large). Conditions de marée MM : marées moyennes ; ME : mortes eaux ; VE : vives eaux ; F : flot et J : jusant (d'après les données du SHOM). Heures en T.U. (temps universel). × : stations sur lesquelles des comptages ont été réalisés. En gris foncé, sont représentés les échantillonnages qui n'ont pu avoir lieu pour cause de mauvaises conditions météorologiques. En gris pâle la période (mars) au cours de laquelle les expériences de pulse n'ont pas été réalisées.

**Tableau I.2. :** Calendrier d'échantillonnage et conditions de marée lors des expériences de pulses réalisées sur les eaux côtières au niveau des 2 sites d'étude, Wx : Wimereux et So : Somme. En gris, sont représentés les échantillonnages qui n'ont pu avoir lieu pour cause de mauvaises conditions météorologiques. T.U. : temps universel. F/J : conditions de marée, Flot ou Jusant. D'après les données du SHOM. MM : marées moyennes ; ME : mortes eaux ; VE : vives eaux.

**Tableau I.3 :** Liste des abréviations utilisées, relatives aux variables spatio-temporelles présentées dans le cadre des graphiques de l'analyse en composante principale.

**Tableau I.4 :** Intervalles de temps sur lesquels sont mesurés les taux d'absorption maximum de l'azote,  $t_m$ , pour chaque stations d'étude, chaque forme ( $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ ) et chaque concentration testée (0,5, 1 et 2  $\mu\text{M}$ ). Les mesures de  $\rho_m^*$  réalisées au cours des 5 premières minutes d'incubation sont identifiées en gris ( $t_m = 1$ ).

**Tableau I.5 :** Codage de différents intervalles de mesures  $\Delta t$  (min). Codes utilisés dans le tableau I.3.

**Tableau I.6 :** Liste des abréviations utilisées, relatives aux variables supplémentaires (taux d'absorption apparents de l'azote  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$  pour les différentes concentrations testées,  $[\text{N}]_{\text{pulses}}$ ) présentées dans le cadre des graphiques de l'analyse en composantes principales.

**Tableau I.7 :** Gradients côte/large des taux d'absorption apparents de l'azote ( $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$ ) sur chaque site d'étude (Wimereux et Somme), au cours des différentes périodes d'étude (avril, mai et juillet). C : côte et L : large.  $C < L$  : gradient croissant de la côte vers le large ;  $C > L$  : gradient décroissant de la côte vers le large.  $C \approx L$  : absence de gradient. Période de mai en Somme : pas de données au large.

**Tableau I.8 :** Abondances et biomasses absolues (et relatives, %) des 3 groupes phytoplanctoniques principaux (diatomées, dinoflagellés et *P. globosa*/flagellés) sur chaque station échantillonnée au cours de la période d'étude.

**Tableau I.9 :** Liste des abréviations utilisées, relatives aux espèces phytoplanctoniques présentées dans le cadre des graphiques de l'analyse factorielle des correspondances, appliquée à la matrice des abondances [43 taxa  $\times$  11 observations].

**Tableau I.10 :** Coefficients de corrélation (Pearson) entre les taux d'absorption apparents de l'ammonium ( $\rho_A$ ) et du nitrate ( $\rho_N$ ) pour chaque concentration testée (0,5  $\mu\text{M}$ , 1  $\mu\text{M}$  et 2  $\mu\text{M}$ ) et (i) les paramètres hydrologiques du milieu ; %N, pourcentage d'enrichissement après le pulse ( $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ ) pour chaque concentration ;  $[\text{N}]_i$ , concentrations initiales en azote (A ou N) ; T, température ; S, salinité ; PAR, irradiance ; et (ii) les abondances des principaux groupes de protistes autotrophes (Tphy, total phytoplancton ; Diat, diatomées ; Dino, dinoflagellés ; P/f, *P. globosa*/flagellés) et hétéro/mixotrophes (Cil, ciliés).

**Tableau I.11 :** Passé turbulent des cellules phytoplanctoniques, estimé par le taux de dissipation de l'énergie cinétique, ( $\square$  ;  $\text{m}^2.\text{s}^{-3}$ ) calculé pour chaque site et chaque période d'étude. En gris sont représentés les observations qui n'ont pu avoir lieu pour cause de mauvaises conditions météorologiques.  $\times$  ; pas de données de turbulence.

**Tableau I.12 :** Coefficients de corrélation (Pearson) entre les taux d'absorption apparents de l'ammonium ( $\square_A$ ) et du nitrate ( $\square_N$ ) pour chaque concentration testée (0,5  $\mu\text{M}$ , 1  $\mu\text{M}$  et 2  $\mu\text{M}$ ) et (i) le passé turbulent, (ii) les abondances des principaux groupes de protistes autotrophes (Tphy, total phytoplancton ; Diat, diatomées ; Dino, dinoflagellés ; P/f, *P. globosa*/flagellés) et hétéro/mixotrophes (Cil, ciliés).

**Tableau I.13 :** Comparaison des périodes de productivité phytoplanctoniques maximales observées en Manche Orientale et en Mer du Nord avec les observations réalisées dans cette étude.

**Tableau I.14 :** Comparaisons des paramètres hydrologiques des écosystèmes côtiers, mesurés avant et après l'efflorescence printanière de *P. globosa*, avec ceux observés dans cette étude. l.d. : limite de détection.



**Tableau I.15** : Taux d'absorption apparents de l'ammonium,  $\rho_{5'}^* \text{NH}_4^+$  et des nitrates  $\rho_{5'}^* \text{NO}_3^-$  valeurs maximales mesurées sur chaque site et chaque période d'étude.

---

## Partie II

### EFFET DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE SUR UNE ESPECE PHYTOPLANCTONIQUE CARACTERISTIQUE DE LA MANCHE ORIENTALE : *PHAEOCYSTIS GLOBOSA*

---

#### LISTE DES FIGURES

**Figure II.1 :** Objectifs de travail. Afin d'appréhender l'importance du processus physique de turbulence, à l'échelle de l'écosystème Manche Orientale sur les successions phytoplanctoniques saisonnières, l'objectif de cette étude est d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : **i)** A l'échelle de la cellule phytoplanctonique la turbulence,  $\varepsilon$ , joue t'elle un rôle ? (a) sur l'absorption des sels nutritifs (diffusion turbulente), (b) sur d'autres processus physiologiques ou (c) cellulaires ? Ces phénomènes sont-ils les mêmes chez *P. globosa* et chez une diatomée ? **ii)** Quelles sont les conséquences de ces phénomènes identifiés à l'échelle de la cellule sur la dynamique de ces deux populations phytoplanctoniques ? (d) en terme de croissance ? (e) en terme de cycle de vie ? Développent-elles des adaptations particulières face à un environnement turbulent, en particulier *P. globosa* qui possède un cycle de vie polymorphique complexe ? **iii)** Ces processus à petite échelle peuvent-ils avoir des conséquences à plus grande échelle (f), en particulier sur la succession des communautés phytoplanctoniques en Manche Orientale ?

**Figure II.2 :** *Phaeocystis globosa* (Scherffel, 1900). **a)** cellules isolées (source : [http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN\\_DOCS/OCDST/Graphics/phaeocystis\\_micro](http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN_DOCS/OCDST/Graphics/phaeocystis_micro)) **b)** forme coloniale (source : <http://www.biol.tsukuba.ac.jp/~inouye/ino/h/phaeocystis.gif>).

**Figure II.3 :** *P. globosa* : différentes formes cellulaires identifiées au cours de son développement. Formes diploïdes: macroflagellés et cellules coloniales non flagellées (libres ou en colonies) en bleu. Formes haploïdes : méso et microflagellés, en gris.

**Figure II.4 :** Cycle de vie de *P. globosa* proposé par Peperzak *et al.* (2000). Phase diploïde en bleu et phase haploïde en gris. Une cellule non flagellée de type coloniale, formée à partir d'un macroflagellé (**a**), serait à l'origine de la formation d'une colonie (**b**). Le processus inverse pourrait être à l'origine de la formation d'un nouveau macroflagellé diploïde (**c**). Sous certaines conditions, 2 types de cellules flagellées haploïdes, formées par méiose à partir d'une cellule coloniale (**d**) et libérées de la colonie (**e**) pourraient soit se multiplier par reproduction végétative (**f**) soit former un nouveau macroflagellé diploïde par syngamie (**g**).

**Figure II.5 :** Dispositif de génération de la turbulence le « Phytoturbularium ». (**a**) vue d'ensemble du dispositif (**b**) représentation schématique des deux microcosmes du Phytoturbularium dans lesquels oscillent deux grilles dont le mouvement est assuré par une poulie connectée à un moteur électrique (**c**) représentation détaillée d'une grille oscillante.

**Figure II.6 :** Variations temporelles du taux de dissipation de l'énergie cinétique,  $\varepsilon$  induit par les courants de marée en Manche Orientale (50°47'300''N, 1°33'500''E) (Seuront, communication personnelle). Les trois niveaux de turbulence utilisés dans cette étude sont identifiés en rouge :

turbulence faible :  $\varepsilon = 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ; turbulence moyenne :  $\varepsilon = 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ; turbulence forte :  $\varepsilon = 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ .

**Figure II.7 :** Vue détaillée du dispositif expérimental avec les 5 néons (4 visibles sur la photo); **a)** poulie, **b)** moteur de la poulie, **c)** culture, **d)** câble électrique reliant le moteur de la poulie au potentiomètre, **e)** potentiomètre permettant de régler la vitesse de battement de la grille.

**Figure II.8 :** Représentation schématique de la méthode d'échantillonnage mise en œuvre dans les microcosmes du « Phytoturbularium ». Les grilles sont arrêtées pendant 3 à 6 min pour permettre l'échantillonnage, réalisé à l'aide de seringues stériles reliées à des tubes en plastique. Les prélèvements sont réalisés dans une même zone grâce à des ouvertures situées sur la partie supérieure de la structure du Phytoturbularium.

**Figure II.9 :** Schéma des différentes étapes de préparation des échantillons phytoplanctoniques pour l'observation des cellules de *P. globosa* en Microscopie Electronique à Balayage (MEB). **a)** Filtration des échantillons, **b)** Déshydratation par l'alcool, **c)** Séchage au point critique, **d)** Echantillons recouverts d'une microcouche de carbone.

**Figure II.10 :** Evolution du pH au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.11 :** Evolution des concentrations en oxygène dissous ( $[\text{O}_2]$ ;  $\text{mg.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.12 :** Evolution de l'abondance des cellules isolées de *P. globosa* ( $\times 10^9 \text{ cell.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.13 :** Taux de croissance maximum des cellules isolées de *P. globosa* ( $\mu_{\text{max}}$ ;  $\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.14 :** Evolution du nombre de colonies de *P. globosa* ( $\times 10^5 \text{ colonies.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.15 :** Nombre maximum de colonies de *P. globosa* ( $\times 10^5 \text{ colo.l}^{-1}$ ) observées au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.16 :** Diamètre maximum (mm) des colonies de *P. globosa* observées au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.17 :** Evolution de la biomasse chlorophyllienne ( $[\text{chl a}]$ ;  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.18 :** Evolution des concentrations en  $\text{NH}_4$  ( $\mu\text{M}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.  $P_{\text{max}}$  a) jusqu'au 7<sup>ième</sup> j; b) jusqu'au 13<sup>ième</sup> j (échelles différentes).

**Figure II.19 :** Taux d'absorption apparents de l'ammonium par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{NH}_4^+$ ;  $\times 10^{-6} \mu\text{mol.cell}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.20 :** Taux d'absorption apparents maximum de l'ammonium par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{NH}_4^+_{\text{max}}$ ;  $\times 10^{-7} \mu\text{mol.cell}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.21 :** Evolution des concentrations en nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ;  $\mu\text{M}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence. Pour  $P_{\text{max}}$ , les concentrations en nitrates n'ont pu être suivies qu'au sein d'un des deux microcosmes du Phytoturbularium.

**Figure II.22 :** Taux d'absorption apparents des nitrates  $\rho^* \text{NO}_3^-$  ( $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) des cellules isolées de *P. globosa* au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence, sur toute la durée de l'expérience (312 h) pour les cultures  $P_{\text{mini}}$  (a),  $P_{\text{moy}}$  (b) et  $P_{\text{max}}$  (c) ( $\times 10^{-5} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), et après les 72 premières heures de culture pour  $P_{\text{mini}}$  (d),  $P_{\text{moy}}$  (e) et  $P_{\text{max}}$  (f) ( $\times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Pour  $P_{\text{max}}$ ,  $\rho^* \text{NO}_3^-$  n'ont pu être calculés qu'au sein d'un des deux microcosmes du Phytoturbularium.

**Figure II.23 :** Taux d'absorption apparents maximum des nitrates par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{NO}_3^-_{\text{max}}$ ;  $\times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence. Pour  $P_{\text{max}}$ ,  $\rho^* \text{NO}_3^-$  n'ont pu être calculés qu'au sein d'un des deux microcosmes du Phytoturbularium.

**Figure II.24 :** Evolution des teneurs en nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ;  $\mu\text{M}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.  $P_{\text{max}}$  a) jusqu'au 6<sup>ème</sup> j;  $P_{\text{max}}$  b) sur toute la durée de l'expérience (échelles différentes).

**Figure II.25 :** Evolution des concentrations en phosphate ( $[\text{HPO}_4^{2-}]$ ;  $\mu\text{M}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.26 :** Taux d'absorption apparents des phosphates par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{HPO}_4^{2-}$ ;  $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence, sur toute la durée de l'expérience (312 h) pour les cultures  $P_{\text{mini}}$  (a),  $P_{\text{moy}}$  (b) et  $P_{\text{max}}$  (c) ( $\times 10^{-5} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), et après les 72 premières heures de culture pour  $P_{\text{mini}}$  (d),  $P_{\text{moy}}$  (e) et  $P_{\text{max}}$  (f) ( $\times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ).

**Figure II.27 :** Taux d'absorption apparents maximum des phosphates par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^*_{\text{max}} \text{HPO}_4^{2-}$ ;  $\times 10^{-5} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.28 :** Cinétique caractéristique de l'évolution d'une culture *P. globosa*. Abondance des cellules isolées ( $\text{cell iso.l}^{-1}$ ) et des colonies ( $\text{colo.l}^{-1}$ ) en échelles logarithmiques. **Phase 1 :**  $t_0 \rightarrow t_{\text{colonies}}$ , **phase 2 :**  $t_{\text{colonies}} \rightarrow t_{\text{max cellules}}$  et **phase 3 :**  $t_{\text{max cellules}} \rightarrow t_f$ .

**Figure II.29 :** Evolution des taux de croissance des cellules isolées et des colonies de *P. globosa*,  $\mu$  ( $\text{h}^{-1}$ ), au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence. Les phases 1, 2 et 3 sont représentées respectivement en bleu, mauve et blanc. Les symboles jaunes représentent les taux de croissance en fin de chaque phase (cf section II.1.2).

**Figure II.30 :** Pourcentage (moyenne  $\pm$  E.T. dans les deux microcosmes du Phytoturbularium) de cellules isolées de *P. globosa* (% maximum de cellules formées) au cours des phases 1 et 2 sous différentes conditions de turbulence.

**Figure II.31 :** Cellules isolées de *P. globosa* en début d'expérience ( $t_0$ ) (images MEB). a), b) et c) cellules isolées non flagellées en phase de division active (forme « pop-corn »). d) 2 cellules non flagellées en fin de division. e) cellule flagellée.

**Figure II.32 :** Cellules isolées de *P. globosa* au cours de la phase 2,  $t = 8$  jours = 192 heures (images MEB) sous différentes conditions de turbulence : **a), b)**  $P_{\text{mini}}$  **.c), d)**  $P_{\text{moy}}$  **.e), f), g)** et **h)**  $P_{\text{max}}$ .

**Figure II.33 :** Diamètre (mm) et nombre de colonies de *P. globosa* observées ( $\text{colo.l}^{-1}$ ) sous différentes conditions de turbulence. Le trait pointillé représente l'enveloppe des observations.

**Figure II.34 :** Evolution des rapports N/P moyens  $\pm$  E.T. (phase dissoute) sous différentes conditions de turbulence, à  $t_0$  : début de culture ; fin de phase 1 ; fin de phase 2 ; fin de phase 3.

**Figure II.35 :** Acquisition de carbone inorganique par les cellules coloniales de *P. globosa* ; d'après Peperzak (2002). (1) la diffusion du  $\text{CO}_2$  atmosphérique vers l'eau de mer est négligeable par rapport au taux de fixation de  $\text{C}_i$  lors de la photosynthèse (2) Le  $\text{CO}_2$  diffuse à l'intérieur de la colonie et directement dans la cellule coloniale, ou (3) est hydraté par l'ion  $\text{OH}^-$  pour produire l'ion  $\text{HCO}_3^-$  qui est ensuite déshydraté à la surface de la cellule par l'enzyme carbonique anhydrase (CA), (4) le  $\text{CO}_2$  ainsi produit diffuse à l'intérieur de la cellule. Le pH intracoloniaux est supérieur au pH du milieu de culture (acquisition de  $\text{CO}_2$  par les cellules + production de  $\text{OH}^-$ ). (5) la diffusion de  $\text{OH}^-$  à l'extérieur de la colonie est équilibrée par la diffusion de  $\text{HCO}_3^-$  vers le milieu intracoloniaux.

**Figure II.36 :** Activité photosynthétiques des cellules de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence et conséquences sur le développement de la phase coloniale. L'importance des flux est symbolisée par l'épaisseur des flèches. AP ; activité photosynthétique.  $\text{pH}_{\text{ext}}$  ; pH du milieu extérieur.  $\text{pH}_{\text{intracolo}}$  ; pH intracoloniaux (d'après les valeurs de  $\text{pH}_{\text{ext}}$  et (Lubbers *et al.*, 1990), (Ploug *et al.*, 1999a).  $C_{\text{cell}} / C_{\text{mucus}}$  ; rapport entre le carbone alloué à la formation de nouvelles cellules et le carbone alloué à la constitution du mucus. **Turbulence faible :** (i) AP intense : flux de  $\text{C}_i$  et  $\text{O}_2$  importants, (ii) forte augmentation de pH (flux de  $\text{OH}^-$  importants), (iii) par la suite les valeurs élevées de pH entraînent une diminution du taux de fixation de  $\text{C}_i$  et (iv) en conséquence le développement d'une phase coloniale courte, avec peu de colonies de grandes tailles ( $C_{\text{mucus}} > C_{\text{cell}}$ ). **Turbulence moyenne :** (i) AP moindre : flux de  $\text{C}_i$  et  $\text{O}_2$  moindres, (ii) augmentation de pH plus modérée (flux de  $\text{OH}^-$  plus faibles), (iii) pas de limitation de la fixation de  $\text{C}_i$  (pH plus faibles) et (iii) en conséquence phase coloniale longue, nombreuses colonies de petite taille ( $C_{\text{cell}} > C_{\text{mucus}}$ ). **Turbulence forte :**  $\text{pH}_{\text{ext}}$  est constant au cours du temps. 2 hypothèses : (1) limitation des processus d'acquisition du  $\text{C}_i$  par les cellules et en conséquence faible développement de la phase coloniale. (2) faible développement de la phase coloniale lié à d'autres processus ne permettent pas d'observer une augmentation importante du pH.

**Figure II.37 :** Relation entre l'évolution des rapports  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  et les différentes phases morphologiques de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence.  $t_0$  : début d'expérience ;  $t_{\text{colo}}$  : apparition des colonies ;  $t_{\text{max colo}}$  maximum de colonies ;  $t_{\text{max cell}}$  : maximum de cellules isolées. L'augmentation du rapport  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  illustre une utilisation préférentielle de  $\text{NH}_4^+$ , à l'inverse une diminution du rapport montre une utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$ . De  $t_0 \rightarrow t_{\text{colo}}$ . Turbulence faible :  $t_{\text{colo}} \rightarrow t_{\text{max colo}}$ , utilisation préférentielle de  $\text{NH}_4^+$  et formation de colonies de grande taille de  $t_{\text{max colo}} \rightarrow t_{\text{max cell}}$ , utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$  et formation de nombreuses cellules isolées. Turbulence moyenne et maximale : à partir de  $t_{\text{colo}}$  utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$ , formation de nombreuses colonies de petite taille.

**Figure II.38 :** Taux de division et processus d'excrétion d'azote des cellules isolées de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence.  $t_0$ , début d'expérience ;  $t_f$ , fin d'expérience. La modification des conditions physiques du milieu est à l'origine d'un stress pour les cellules de *P. globosa* conduisant à des phénomènes d'excrétion (flèches blanches) de  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  (sauf turbulence minimum) plus marqués sous des conditions de turbulence élevées. Turbulence maximale : réduction du taux de division des cellules isolées, conduisant peu à peu à une lyse

cellulaire responsable de l'augmentation des teneurs en  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  dans le milieu en fin de culture.

**Figure II.39 :** Modifications de l'environnement physique des cellules de *P. globosa* et initiation de la phase coloniale sous différentes conditions de turbulence. La turbulence augmente les taux de diffusion et de rencontre entre particules solides et cellules. Entre un niveau de turbulence faible et moyen, l'augmentation du taux de rencontre favorise la formation de colonies. Entre un niveau moyen et fort, l'augmentation du taux de diffusion (i) limitant l'adhésion des cellules sur les particules solides, (ii) à l'origine d'une dilution des polysaccharides sécrétés, ainsi que de la réduction du taux de division des cellules isolées limitent l'initiation de la formation des colonies malgré l'augmentation du taux de rencontre.

**Figure II.40 :** Relation entre les concentrations initiales en ammonium ( $[\text{NH}_4^+]$ ;  $\mu\text{M}$ ) et les différents paramètres de croissance de *P. globosa* mesurés au sein des différentes cultures expérimentales ; **a)** taux de croissance maximum,  $\mu_{\text{max}}$  ( $\text{h}^{-1}$ ) ; **b)** nombre maximum de colonies formées ( $\times 10^5 \text{ colo.l}^{-1}$ ) et **c)** diamètre maximum des colonies (mm).

## LISTE DES TABLEAUX

**Tableau II.1 :** Niveaux de turbulence testés.  $\varepsilon$ , taux de dissipation de l'énergie cinétique ( $\text{m}^2.\text{s}^{-3}$ ) et le nombre de battements de la grille par minute ( $\text{b.min}^{-1}$ ).

**Tableau II.2 :** Plan d'expérience. Niveaux de turbulence et dénomination des différentes expériences réalisées sur chacune des souches étudiées. Les 3 niveaux de turbulence correspondent à ceux définis dans le tableau II.1.

**Tableau II.3 :** Paramètres suivis et fréquences des mesures réalisées sur la souche *P. globosa*.  $t_0$ , jour d'ensemencement des microcosmes ;  $t_{\text{inter}}$ , temps intermédiaire ( $t=8\text{j}$  fin de croissance exponentielle) ;  $t_f$ , temps final ( $t=13\text{j}$ ). Prélèvements à  $t_0, t_{0,5}, t_1, t_{1,5}, t_2 \dots t_{13}$  = 16 mesures.

**Tableau II.4 :** Salinité en début ( $t_0$ ) et fin d'expérience ( $t_f$ ), température moyenne ( $^\circ\text{C} \pm \text{E.T}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.5 :** pH moyen ( $\pm \text{E.T.}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.6 :** Concentrations moyennes ( $\pm \text{E.T.}$ ) en oxygène dissous ( $\text{O}_2$ ;  $\text{mg.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.7 :** Abondances maximales de cellules isolées de *P. globosa* ( $\times 10^8 \text{ cell.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.8 :** Relation linéaire entre le nombre de cellules isolées de *P. globosa* et la concentration en chlorophylle *a* du milieu avant l'apparition des colonies, sous différentes conditions de turbulence.  $N$  est le nombre d'observations,  $r$  le coefficient de corrélation de Pearson et  $\alpha$  la pente de la droite.

**Tableau II.9 :** Rapports C/N et variations ( $\Delta \text{C/N}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.10 :** Taux de relargage des nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ;  $\text{nM.h}^{-1}$ ) en début d'expérience par les cellules de *P. globosa* au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.11 :** Taux de croissance des cellules isolées de *P. globosa* ( $\mu$ ;  $\text{.h}^{-1}$ ) au cours des 3 phases, au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.12 :** Variations de pH mesurées au cours de différentes phases, au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.13 :** Revue bibliographique des valeurs de pH mesurées au sein de cultures de *P. globosa* ou dans le milieu naturel lors d'un bloom de *P. globosa*.

---

## INTRODUCTION GENERALE

---





## I. ECOSYSTEMES COTIERS : ENJEUX ET SPECIFICITES

Situés à l'interface entre océans, continents et atmosphères, les milieux côtiers sont des systèmes complexes soumis à des contraintes physico-chimiques de grande amplitude et de forte variabilité spatio-temporelle. Malgré la faiblesse des surfaces et des volumes concernés (respectivement 8 et 0,05% de l'océan global), les zones côtières jouent un rôle considérable dans le déroulement des cycles biogéochimiques du carbone (C), de l'azote (N) et du phosphore (P). Elles reçoivent en effet des apports continentaux massifs de nutriments et de matière organique (Cloern, 2001) et représentent une zone d'échange de matière et d'énergie entre le continent et l'océan ouvert. Ces zones sont ainsi considérées comme les plus actives de la biosphère d'un point de vue biologique et géochimique. Cette activité, liée à la présence des compartiments benthique et pélagique étroitement couplés dans ces milieux de faible profondeur, contribue à faire des régions côtières des zones très productives : elles représentent en effet 14-30% de la production primaire océanique, 80% de la sédimentation de la matière organique et 90% des activités de pêche mondiales (Mantoura *et al.*, 1991 ; Pernetta et Milliman, 1995 ; Pauly et Christensen, 1995).

Cependant à cause de leur position à l'interface entre océan et continent, ces zones sont aussi très fragiles. En effet, ces milieux sont le siège d'une importante activité économique tant par l'exploitation des ressources biologiques qu'ils occasionnent (pêcheries, conchyliculture...), que par le développement d'une activité touristique intense le long des côtes. On sait maintenant avec certitude que les activités anthropiques développées aux abords des zones côtières en ont considérablement modifié la morphologie, le fonctionnement biogéochimique et la diversité spécifique (Vitousek *et al.*, 1997 ; Cloern, 2001). Ainsi la priorité d'un certain nombre de programmes régionaux, nationaux et internationaux a été donnée à l'étude de cette zone dont la préoccupation de maintien et de gestion est croissante (programmes PNOC<sup>1</sup> puis PNEC<sup>2</sup>, JGOFS<sup>3</sup> et DYSCOP<sup>4</sup>).

La gestion durable de ces milieux sensibles passe donc par une meilleure connaissance (i) de leur structure biologique et physique (étude des différents compartiments constitutifs) et (ii) de leur fonctionnement (relations entre ces différents compartiments). Parmi les compartiments des écosystèmes côtiers, le phytoplancton est apparu comme un compartiment clef, témoin de l'eutrophisation de ces milieux. Depuis 1960, l'augmentation des teneurs en sels nutritifs dans les

---

<sup>1</sup> PNOC : Programme National d'Océanographie Côtière

<sup>2</sup> PNEC : Programme National d'Environnement Côtier

<sup>3</sup> JGOFS : Joint Global Ocean Flux Study

<sup>4</sup> DYSCOP : Dynamique des Systèmes Côtiers du Pas de Calais

eaux côtières a eu en effet des conséquences sur le calendrier de la production primaire, son amplitude ainsi que sur la nature des communautés présentes.

## **II. IMPORTANCE ET ROLE DU COMPARTIMENT PHYTOPLANCTONIQUE AU SEIN DES ECOSYSTEMES COTIERS**

Le phytoplancton est à l'origine d'une part importante de la production de matière organique au sein des écosystèmes côtiers. Premier maillon du réseau trophique pélagique, producteur de carbone et responsable de la photosynthèse, le compartiment phytoplanctonique joue un rôle privilégié au sein de ces écosystèmes.

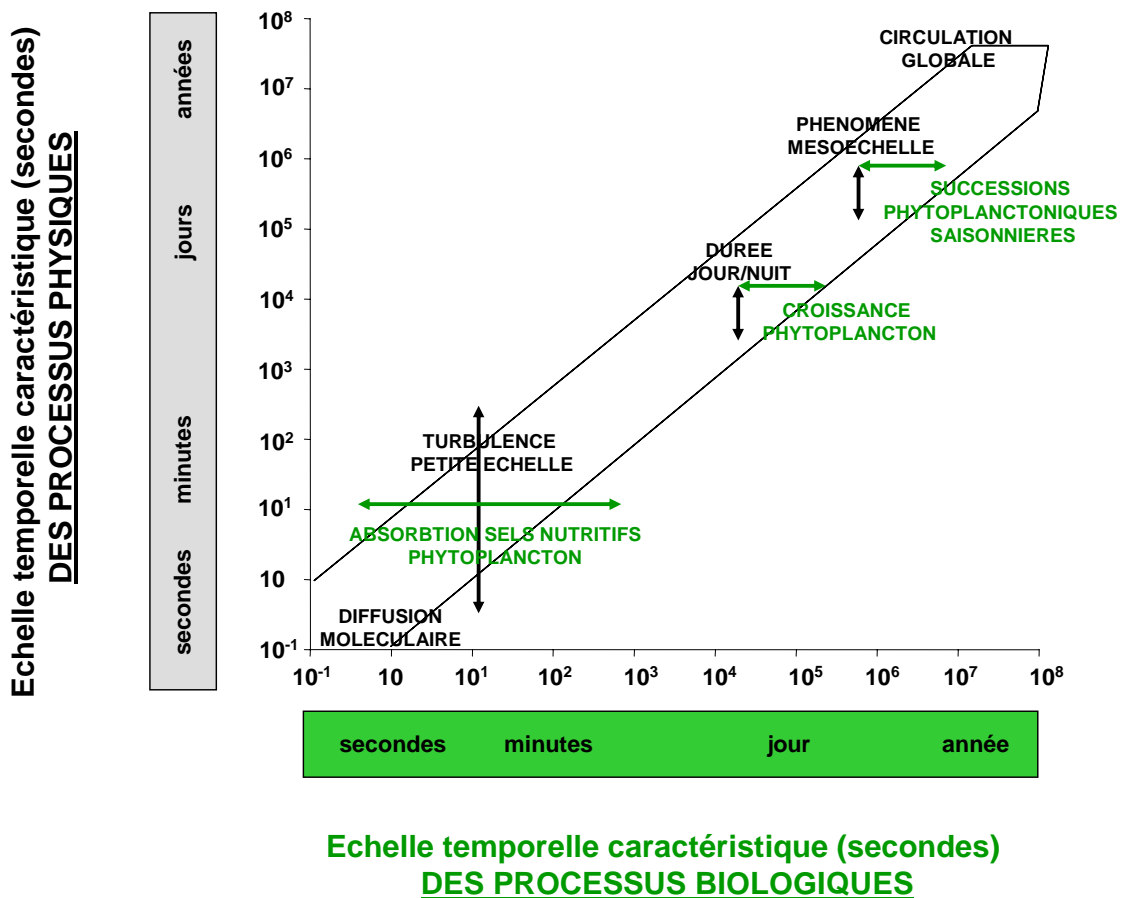
Le développement de ces organismes autotrophes repose sur la disponibilité de différents éléments chimiques : des « éléments majeurs » tels que le Carbone, l'Oxygène, l'Azote et le Phosphore, et des éléments présents à l'état de traces tels que le Fer, le Magnésium, le Manganèse, ou bien encore le Molybdate. L'évolution de ces divers éléments nutritifs dans la colonne d'eau conditionne donc le calendrier de développement et la structure taxonomique de ce compartiment (Cloern, 2001). Ainsi, au même titre que la lumière, la faible disponibilité d'au moins un de ces éléments chimiques pourra limiter la production primaire océanique. Les deux éléments considérés traditionnellement comme les plus importants dans le contrôle de la production primaire globale sont l'azote et le phosphore (Falkowski, 1997). Il est généralement admis que l'azote est l'élément nutritif le plus limitant pour la production primaire au sein des systèmes marins (Oviatt *et al.*, 1995). Ce contrôle est susceptible de s'exercer, à petite échelle principalement, *via* des phénomènes d'absorption, ce qui sous entend une approche écophysiological du phytoplancton.

L'étude du compartiment phytoplanctonique passe donc par la compréhension (i) des processus se déroulant à l'échelle de la cellule phytoplanctonique, tel que l'acquisition des éléments nutritifs, (ii) de leurs conséquences sur la croissance du phytoplancton et (iii) de leurs implications sur la structure et l'évolution des stocks. Cette étude induit donc une approche à différentes échelles spatio-temporelles, permettant de caractériser la structure (abondance et biomasse) et le fonctionnement des communautés phytoplanctoniques.

### III. ECHELLES D'OBSERVATION DES ECOSYSTEMES COTIERS

La dépendance fondamentale vis-à-vis de l'échelle d'observation se rencontre dans tous les domaines de l'écologie, mais la physique du milieu aquatique lui donne une importance toute particulière car une continuité d'échelle de la turbulence hydrodynamique relie les plus grands tourbillons océaniques aux mouvements à l'échelle moléculaire où cette turbulence se résout en viscosité. Il existe des interactions entre les différentes échelles d'observation : des phénomènes réalisés à une échelle d'espace temps se révèlent dans certaines circonstances déterminants vis-à-vis de phénomènes s'exerçant à une autre échelle. Ce transfert d'échelle est donc défini comme l'action d'un phénomène à petite échelle spatio-temporelle sur un phénomène à grande échelle et inversement (Frontier *et al.*, 1992).

Dans le cas particulier du phytoplancton, les processus à petite échelle tel que l'absorption des sels nutritifs, exercent en premier lieu un contrôle sur la croissance des cellules phytoplanctoniques. Par le biais du transfert d'échelle, ils vont pouvoir avoir des conséquences à méso-échelle notamment sur les successions phytoplanctoniques printanières (Figure 1).



**Figure 1 :** Echelles temporelles caractéristiques de différents processus physiques océaniques en fonction de l'échelle temporelle caractéristique de différents processus biologiques du phytoplancton. D'après Casasayas (2000).

Par ailleurs, les organismes planctoniques sont par définition soumis en permanence aux mouvements des masses d'eau, particulièrement au niveau des zones côtières où les courants de marée et les variations bathymétriques sont à l'origine d'une circulation hydrodynamique complexe. Ce forçage physique peut s'exprimer à différentes échelles spatiales et temporelles. En effet, les mouvements turbulents sont générés par des phénomènes dynamiques majeurs de l'océan (vent, marée, ondes internes...) se produisant sur une large gamme d'échelles (Tableau 1). Cette quantité d'énergie introduite aux plus grandes échelles de temps et d'espace est ensuite transmise sous forme cinétique, des plus grandes aux plus petites échelles. Ce processus est nommé « cascade d'énergie » (Richardson, 1922 ; cf. Appendice).

**Tableau 1:** Phénomènes dynamiques majeurs générateurs de turbulence au niveau de l'océan et échelles d'espace correspondantes.

Phénomènes dynamiques	Echelles spatiales
Cyclones et anticyclones stationnaires	10 <sup>6</sup> m
Forces de Coriolis et courants de marée	10 <sup>4</sup> m
Vagues formées par vent	10 m

Les interactions des dynamiques physiques et biologiques dépendent de la coïncidence entre leurs échelles de temps et d'espace respectives (Frontier *et al.*, 2004). Au sein des écosystèmes marins, l'étude du couplage entre processus physiques et biologiques n'a le plus souvent été considérée qu'aux grandes échelles de temps et d'espace. Or les cellules phytoplanctoniques sont soumises en permanence à un environnement physico-chimique complexe imposé par ces phénomènes turbulents à petite échelle (Frontier *et al.*, 2004). La turbulence détermine donc à petite échelle, les répartitions, séparations et mises en contact des éléments (dissous et particulaires) que contient le milieu liquide.

En conséquence, il apparaît aujourd'hui nécessaire de décrire la manière dont un processus physique majeur de l'environnement côtier tel que la turbulence peut exercer un contrôle sur les cellules phytoplanctoniques aux plus petites échelles de temps et d'espace qui définissent leur environnement immédiat, afin de mieux comprendre et d'appréhender les phénomènes observés à plus grande échelle, tels que les successions phytoplanctoniques saisonnières.

#### IV. LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE : SES EFFETS SUR LES ORGANISMES PHYTOPLANCTONIQUES

Deux régimes dynamiques radicalement différents caractérisent le comportement des fluides naturels : *l'écoulement laminaire* et *l'écoulement turbulent*.

- *La turbulence* consiste en des fluctuations aléatoires de la vitesse du fluide. La vitesse d'écoulement du fluide au cours du temps à un certain point de l'espace peut alors être décomposée en deux termes (décomposition de Reynolds) : un terme moyen et un terme variable lié à la nature chaotique de l'écoulement turbulent.
- Par opposition, pour un *écoulement laminaire*, les valeurs moyennes du mouvement caractérisent le mouvement de chaque parcelle du fluide.

La turbulence est caractérisée par le taux de dissipation de l'énergie cinétique,  $\varepsilon$  ( $\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ), qui varie en fonction du milieu considéré et de ses caractéristiques physiques à grande échelle (Tableau 2).

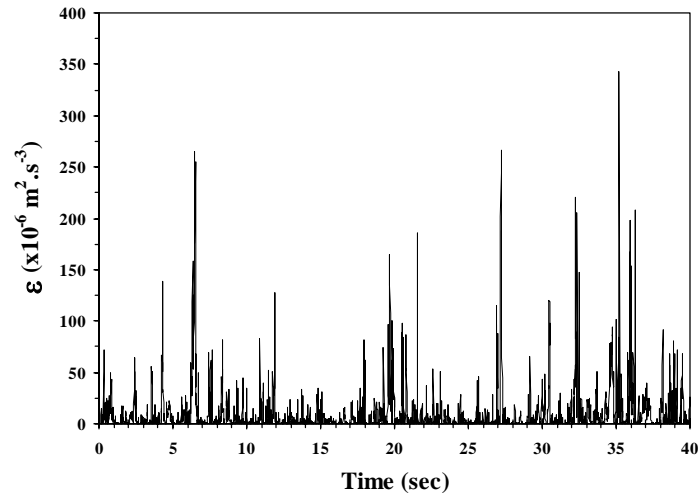
**Tableau 2 :** Taux de dissipation de l'énergie cinétique  $\varepsilon$  au sein de différents systèmes naturels, d'après Kiørboe (1995).

Systèmes naturels	$\varepsilon$ ( $\text{m}^2 \text{s}^{-3}$ )
Océan ouvert	$10^{-10} - 10^{-6}$
Plateau continental	$10^{-7} - 10^{-6}$
Milieu côtier	$10^{-7} - 10^{-4}$
Front océanique	$10^{-5}$

La turbulence à petite échelle peut exercer un contrôle sur les processus d'acquisition des éléments nutritifs par les cellules phytoplanctoniques, par le biais de deux de ses caractéristiques principales : l'**intermittence** et la **diffusion turbulente** (cf. appendice).

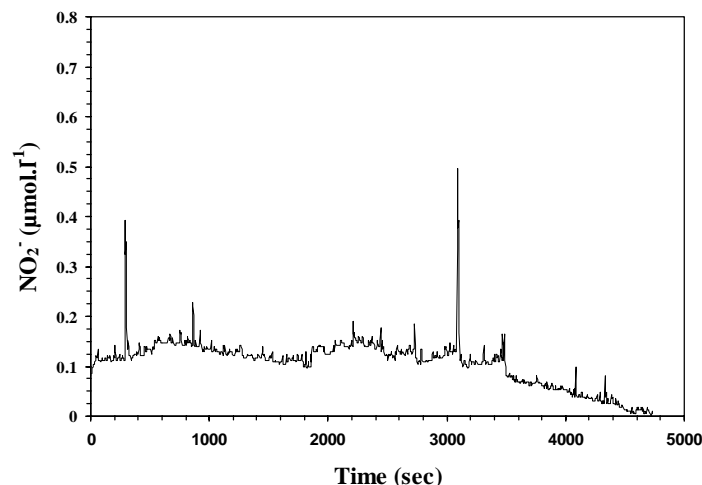
Batchelor et Townsend (1949) ont montré que le taux de dissipation de l'énergie cinétique  $\varepsilon$  présentait des variations brutales et très localisées incompatibles avec l'hypothèse d'homogénéité de la turbulence à petite échelle (Figure 2). La turbulence doit donc être considérée comme un processus générateur d'inhomogénéité à petite échelle. C'est d'ailleurs ce qu'ont montré Seuront *et al.* (1995) dans le cadre de l'étude de la distribution à petite échelle de la température en Manche Orientale et en Mer du Nord. L'apparition de ces irrégularités au sein d'un champ turbulent à petite échelle correspond au **phénomène d'intermittence**. Une distribution intermittente peut être définie

comme une distribution caractérisée par un grand nombre de valeurs faibles et quelques pics de fortes intensités.



**Figure 2 :** Echantillons de données temporelles du taux de dissipation de l'énergie cinétique ( $\varepsilon$  ;  $\text{m}^2.\text{s}^{-3}$ ) prélevés en Manche Orientale (d'après Seuront *et al.*, 2001).

Des travaux récents (Seuront *et al.*, 2002) ont d'ailleurs montré qu'à petite échelle, cette caractéristique de la turbulence était à l'origine d'une distribution hétérogène des sels nutritifs (Figure 3). Les cellules phytoplanctoniques étant capables d'absorber rapidement des points sources d'éléments nutritifs (« surge uptake » ; Collos, 1983), il est raisonnable de penser que la turbulence à petite échelle et son caractère intermittent puissent jouer un rôle important sur la production phytoplanctonique.



**Figure 3 :** Echantillons de données temporelles à haute fréquence (0,33 Hz) des concentrations en nitrites enregistrées en Manche Orientale sous des conditions de faible vitesse de courant (d'après Seuront *et al.*, 2002).

**La diffusion** est un mécanisme à l'origine des processus de mélange à l'intérieur d'un fluide. La diffusion turbulente est quantitativement supérieure à la diffusion moléculaire. Si l'écoulement est turbulent, la diffusion sera  $10^3$  à  $10^5$  fois supérieure par rapport à un écoulement laminaire. La diffusion turbulente est donc une seconde caractéristique de la turbulence à petite échelle, pouvant jouer un rôle direct sur les processus biologiques et en particulier sur le flux des sels nutritifs vers les cellules phytoplanctoniques : la turbulence à petite échelle peut en effet être bénéfique pour le phytoplancton en augmentant le taux de diffusion des sels nutritifs vers les cellules (Savidge, 1981 ; Lazier et Mann, 1989 ; Karp-Boss *et al.*, 1996).

Si la distribution hétérogène des sels nutritifs, liée au phénomène d'intermittence, ainsi que l'augmentation des flux diffusifs peuvent jouer un rôle important sur la production phytoplanctonique, la turbulence à petite échelle est susceptible d'avoir des conséquences sur d'autres processus physiologiques ainsi que sur le cycle de vie des microalgues. Certaines études mettent ainsi en évidence le rôle négatif de la turbulence sur les cellules phytoplanctoniques et ce, au travers de divers mécanismes comme une altération du comportement (Karp-Boss *et al.*, 2000), une inhibition ou réduction du taux de division cellulaire, une modification de la taille, de la morphologie et de la mobilité des cellules et un affaiblissement physiologique (Thomas *et al.*, 1995 ; Estrada et Berdalet, 1997 ; Juhl et Latz, 2002 ; Sullivan et Swift, 2003 ; Sullivan *et al.*, 2003). De plus, certaines espèces développent des réponses adaptatives face à cet environnement turbulent. Ainsi, la formation de colonies ou le développement d'appendices tels que les cornes ou les épines peut, en modifiant la taille relative des cellules, leur permettre de tirer avantage d'un environnement turbulent (Margalef, 1978, 1997 ; Karp-Boss *et al.*, 1996). La production de mucilage peut aussi jouer un rôle de contrôle des coefficients de diffusion (Jenkinson, 1986).

A petite échelle, les différentes caractéristiques de la turbulence peuvent donc influencer les processus cellulaires et physiologiques du phytoplancton. Afin de mieux appréhender les conséquences de ces interactions à petite échelle sur les successions phytoplanctoniques saisonnières, une approche synoptique de l'écosystème est indispensable et doit coupler : (i) une étude à méso-échelle de la structure des communautés phytoplanctoniques et (ii) une étude à petite échelle des processus.

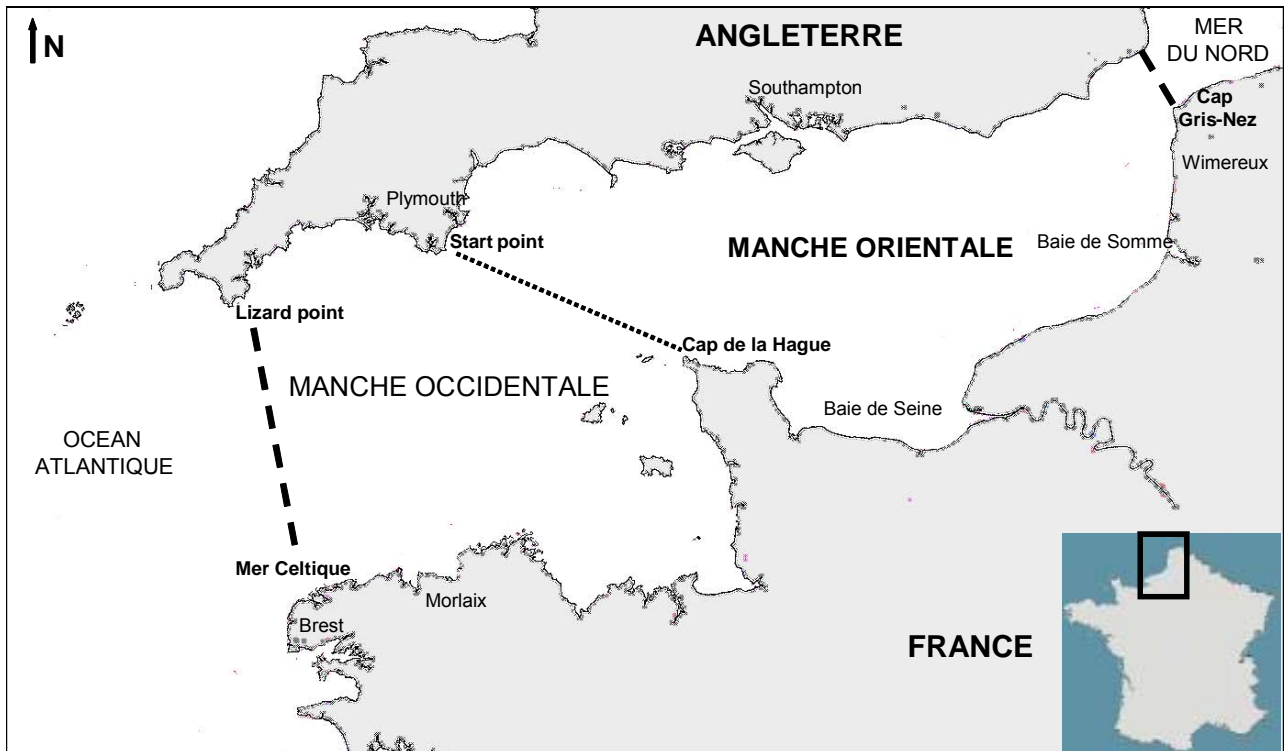
Cette étude a été menée sur un site atelier caractérisé à la fois par une période productive très marquée et par des conditions hydrodynamiques très élevées : la Manche Orientale.



## V. SITE D'ETUDE : LA MANCHE ORIENTALE

### V.1. GEOGRAPHIE ET CLIMAT

La Manche, mer épicontinentale du nord-ouest de l'Europe, constitue une zone de transit des masses d'eau entre l'Océan Atlantique et la Mer du Nord et se caractérise par un régime hydrodynamique intense, lié à l'existence de très forts courants de marée (régime marégraphique mégatidal<sup>5</sup> ; Anonyme, 1988). La Manche est limitée à l'est par le détroit du Pas-de-Calais et s'étend à l'ouest jusqu'à une limite arbitraire avec la mer Celtique (tracée entre l'île Vierge et le cap Lizard). De Start Point au cap de la Hague, l'isobathe de 60 m sépare la Manche occidentale de la Manche orientale. La zone d'étude est localisée en Manche Orientale, entre la Baie de Somme et le détroit du Pas-de-Calais (Figure 4).



**Figure 4:** Site atelier : Manche Orientale – Situation géographique.

Cette région est soumise à un climat océanique tempéré, influencé par les courants atmosphériques humides et frais venant de l'Atlantique ou plus sporadiquement de la Mer du Nord. L'évolution des températures moyennes présente un maximum en été compris entre 20 et 25°C (juillet-août) et un minimum en hiver (février) compris entre 0 et 5°C. Le régime océanique engendre des vents dominants de secteur ouest à sud-ouest. Le second secteur dominant est le quart

<sup>5</sup> Marnage supérieur à 5 m.

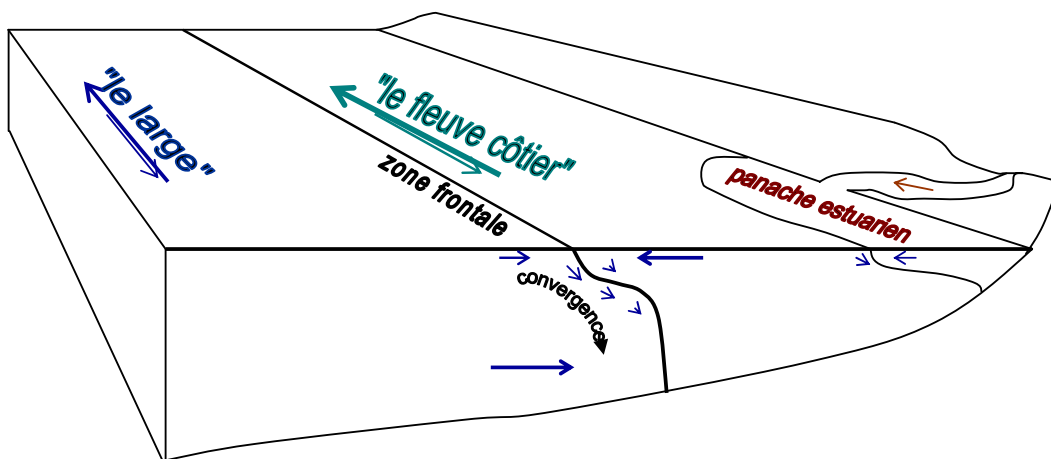
nord-est et les vents sont alors continentaux. Les précipitations annuelles moyennes sont de l'ordre de 800 à 1000 mm d'eau. Les précipitations mensuelles sont en moyenne de l'ordre de 40 à 60 mm de février à août, et de l'ordre de 70 à 90 mm entre septembre et janvier.

## V.2. HYDRODYNAMISME

La Manche orientale est caractérisée par un régime marégraphique mégatidal de type semi-diurne dissymétrique où l'on recense la majorité des éléments générateurs de turbulence (marée, vent). Le marnage dans le Pas-de-Calais est parmi les plus importants du monde : 7 m en vive-eau moyenne (coefficient 95) contre 4 m en morte-eau moyenne (coefficient 45). L'intensité des courants augmente considérablement au niveau du détroit du Pas-de-Calais, zone d'étranglement entre la France et l'Angleterre où passent obligatoirement les eaux circulant de la Manche vers la Mer du Nord. Ils peuvent atteindre  $120-150 \text{ cm.s}^{-1}$  en marée de vive-eau moyenne (Anonyme, 1988). Ces courants de marée, induits par le déplacement vertical de la masse d'eau sont alternatifs et parallèles aux côtes, portant globalement vers le nord-est au moment du flot (courant lié au montant) et vers le sud-ouest au cours du jusant (courant lié au baissant). Le courant de flot débute en général 2 à 3 heures avant la marée haute et celui de jusant, 3 à 4 heures après la marée haute. Bien que d'une durée plus courte, le courant de flot est cependant d'une intensité légèrement supérieure par rapport au courant de jusant. Ces courants provenant d'une interaction entre les courants instantanés de marée et les fonds faibles ( $< 50 \text{ m}$ ) sont à l'origine d'une homogénéisation verticale (absence de stratification) de la colonne d'eau tant à la côte qu'au large. La dérive résiduelle qui en résulte, d'une vitesse moyenne de 2,7 milles nautiques par jour (soit environ  $4,9 \text{ km.j}^{-1}$  ; Pingree et Maddock, 1977) entraîne le déplacement de la masse d'eau de la Manche vers la Mer du Nord. L'intensité des courants résiduels dépend essentiellement du coefficient de marée mais aussi de la présence et de la direction dans laquelle souffle le vent (Salomon et Breton, 1993). Cependant les forts courants de marée caractéristiques de la Manche Orientale, sont les principaux phénomènes à l'origine de l'introduction d'énergie turbulente dans les eaux côtières de la Manche Orientale (Seuront et Souissi, 2002). Dans cette zone, le taux de dissipation de l'énergie cinétique  $\varepsilon$ , caractérisant les processus turbulents, varie avec une périodicité de 6 h entre  $10^{-6} \text{ m}^2.\text{s}^{-3}$  et  $10^{-4} \text{ m}^2.\text{s}^{-3}$  (Seuront *et al.*, 2002). Ces valeurs sont caractéristiques d'une zone de mélange intense liée aux courants de marée ( $\varepsilon > 2,4 \times 10^{-5} \text{ m}^2.\text{s}^{-3}$  ; MacKenzie et Legget, 1993).

### V.3. HYDROLOGIE

Les eaux côtières de la Manche Orientale, peu profondes et recouvrant à chaque marée de grandes surfaces d'estran réchauffées en été et refroidies en hiver, sont très sensibles aux variations thermiques de l'atmosphère et fluctuent entre 17°C en moyenne durant l'été et 5°C en moyenne en hiver (Lee et Ramster, 1981). Par le brassage de l'eau, lié aux courants de marée et à la topographie irrégulière du fond, la mer de la Manche présente la particularité d'être homotherme dans les zones où les courants sont les plus vifs. Ce n'est qu'à l'ouest de la zone, à partir du 3<sup>ème</sup> degré ouest qu'une thermocline saisonnière parvient à s'établir de façon temporaire en période estivale. Dans la zone d'étude il existe en revanche un gradient côte-large prononcé pour l'ensemble des paramètres hydrologiques (Brylinski *et al.*, 1984), lié aux apports fluviaux de la Baie de Seine et de la Baie de Somme (débits moyens de 410 et 35 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> respectivement). Ceci crée une masse d'eau côtière large de 3 à 4 milles, caractérisée par sa dessalure, sa turbidité, sa richesse en phytoplancton et sa teneur en polluants et appelée « fleuve côtier » (Brylinski *et al.*, 1991 ; Figure 5). Le front entre ces deux masses d'eau est très instable et fluctue dans le temps et dans l'espace en fonction de la marée (Brylinski et Lagadeuc, 1990). Les eaux côtières se caractérisent par une biomasse phytoplanctonique et une production primaire plus importantes que celles du large (Brylinski *et al.*, 1984 ; Brunet *et al.*, 1992 ; Gentilhomme et Lizon, 1998).



**Figure 5 :** Représentation schématique du fleuve côtier. La zone frontale séparant les eaux du large des eaux côtières fluctue dans le temps et l'espace en fonction de la marée. (D'après Brylinski *et al.*, 1991 ; communication personnelle).

Le cycle des sels nutritifs en Manche Orientale est caractéristique des zones tempérées (Gentilhomme et Lizon, 1998). En effet, les stocks hivernaux de sels nutritifs sont utilisés principalement durant la période printanière très productive, et au cours de l'été, caractérisé par une

production moins importante. En revanche en hiver, les eaux côtières sont plus riches en azote inorganique disponible que les eaux du large (Gentilhomme et Lizon, 1998). Cette différence est liée d'une part, aux apports fluviaux (les fleuves comme la Canche, l'Authie et la Somme et les rivières côtières telles que la Slack, le Wimereux et la Liane) riches en azote inorganique dissous (Bentley, 1985) et d'autre part, aux forts taux de régénération de la matière organique au niveau de la zone côtière (Quisthoudt, 1987). Au cours de l'hiver la reconstitution du stock de nitrates suit le même processus à la côte et au large. Les concentrations en nitrites sont maximales en fin d'année avec 0,8 et 1,2  $\mu\text{M}$  à la côte et au large respectivement (Gentilhomme et Lizon, 1998). Les nitrites, forme transitoire d'azote inorganique au cours du processus de nitrification, sont rapidement oxydés en nitrates, dont les concentrations atteignent des valeurs maximales de 20 et 8  $\mu\text{M}$  à la côte et au large au cours de l'hiver (Gentilhomme et Lizon, 1998). Par contre, l'évolution des concentrations en ammonium est très différente entre les eaux côtières et celles du large. L'ammonium, provenant principalement des processus d'excrétion et de reminéralisation, est immédiatement consommé dans les eaux côtières plus productives que dans les eaux du large. En conséquence dans les eaux côtières, les concentrations augmentent graduellement jusqu'à la fin de l'année atteignant 8  $\mu\text{M}$  et diminuent ( $\sim 1 \mu\text{M}$ ) avant l'apparition de l'efflorescence printanière. Au large, elles atteignent des valeurs maximales lors du maximum de l'efflorescence printanière (4  $\mu\text{M}$ ) pour diminuer graduellement jusqu'à la fin de l'hiver (1  $\mu\text{M}$  ; Gentilhomme et Lizon, 1998).

#### **V.4. EFFLORESCENCES PHYTOPLANCTONIQUES**

##### **V.4.1. Rôle de l'azote**

Le suivi hydrologique des masses d'eau côtières de Manche Orientale au cours de la période productive à d'ores et déjà permis de caractériser les interactions sels nutritifs/biomasse phytoplanctonique dans cette zone (Brunet *et al.*, 1992 ; Gentilhomme et Lizon, 1998). Il apparaît ainsi que l'azote joue un rôle considérable dans l'initiation et le déclin du bloom. Au début de l'efflorescence printanière (mi-mars), l'ammonium constitue la source initiale d'azote inorganique pour le phytoplancton, et ceci, malgré des concentrations en nitrates élevées dans la colonne d'eau sur toute la zone (20 et 8  $\mu\text{M}$  à la côte et au large, respectivement). Au maximum d'abondance phytoplanctonique, les concentrations en ammonium chutent en dessous de 1  $\mu\text{M}$  et la production primaire est alors basée sur l'utilisation des nitrates (Brunet *et al.*, 1992 ; Gentilhomme et Lizon, 1998). En fin de printemps, les concentrations en nitrates atteignent des valeurs très faibles ( $< 1 \mu\text{M}$ ) et la croissance des populations estivales est principalement basée sur l'utilisation de l'ammonium issu des processus d'excrétion et de reminéralisation.

#### V.4.2. Conséquences sur les communautés en présence

Au cours d'un suivi réalisé en 2000 en Manche Orientale, Breton (2000) indique que le nano-microplancton domine les communautés planctoniques et comprend en moyenne 80% d'autotrophes et 20% d'hétérotrophes. Les assemblages phytoplanctoniques alors observés dans cette zone sont essentiellement composés de diatomées de grande taille, constituant ainsi en moyenne 85% de la biomasse phytoplanctonique totale présente. Les Dinophycées, les Prymnésiophycées et les Cryptophycées contribuent en moindre mesure à la biomasse totale représentant respectivement 8%, 5 % et 2%.

Dans cette zone, le cycle phytoplanctonique saisonnier est caractérisé par une courte période printanière fortement productive, au cours de laquelle différents assemblages phytoplanctoniques se succèdent. A partir de la mi-mars, lorsque les conditions de température et de lumière deviennent favorables, les concentrations en chlorophylle *a* de l'ordre de 1  $\mu\text{g.l}^{-1}$  au cours de l'hiver augmentent progressivement sur l'ensemble de la zone. A l'instar de la zone sud de la Mer du Nord (Lancelot, 1987), les diatomées (*Thalassiosira* sp. et *Lauderia* sp.) dominent alors la communauté phytoplanctonique en Manche Orientale (Hedin-Bougard, 1980) et sont à cette période, de taille inférieure à 100  $\mu\text{m}$  (Breton, 2000). La communauté phytoplanctonique se compose également d'algues vertes nanoplanctoniques et de Dinophycées (*Gymnodinium* sp. et *Amphidinium* sp.) pouvant constituer une part importante de la biomasse phytoplanctonique totale. Lors du développement maximal de l'efflorescence phytoplanctonique printanière, les concentrations en chlorophylle *a* sont plus élevées à la côte et peuvent y atteindre des valeurs maximales de 60  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (Seuront *et al.*, 2005). Ces fortes concentrations recensées dans les eaux côtières sont attribuées au développement intense d'une Prymnésiophycée, *Phaeocystis globosa* qui peut représenter de manière ponctuelle plus de 80% de l'abondance phytoplanctonique totale (Breton, 2000 ; Seuront *et al.*, 2005). Ce bloom de *P. globosa* s'accompagne du développement de diatomées différentes de celles recensées précédemment (essentiellement les genres *Rhizosolenia* et *Nitzschia* ; Breton, 2000). En début d'été, un nouveau bloom de moindre ampleur apparaît ([Chl*a*] = 10  $\mu\text{g.l}^{-1}$  ; Gentilhomme et Lizon, 1998). Les diatomées dominent à nouveau la communauté phytoplanctonique, mais sont à cette période de taille supérieure à 100  $\mu\text{m}$  (essentiellement les genres *Rhizosolenia*, *Guinardia* et *Chaetoceros* ; Breton, 2000 ; Seuront *et al.*, 2005). Les teneurs en chlorophylle *a* diminuent progressivement pour atteindre des valeurs de l'ordre de 1  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en fin d'été.

Une efflorescence automnale est observée occasionnellement dans les eaux côtières, et les concentrations en chlorophylle *a* peuvent alors atteindre des valeurs de l'ordre de 3  $\mu\text{g.l}^{-1}$

(Gentilhomme et Lizon, 1998). A cette période, des diatomées de plus petite taille (10 à 100  $\mu\text{m}$ ) apparaissent et dominent rapidement la communauté phytoplanctonique. Il s'agit essentiellement des genres *Eucampia*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira* et *Thalassionema* (Breton, 2000).

## VI. OBJECTIFS DE RECHERCHE ET ORGANISATION DU MANUSCRIT

Dans les eaux côtières de la Manche Orientale, l'efflorescence phytoplanctonique printanière est caractérisée de manière récurrente par la prolifération de la Prymnésiophycée *P. globosa*. Cette espèce particulière montrant une alternance entre des formes unicellulaires libres et une forme coloniale est capable de sécréter de larges quantités de mucus composé essentiellement de carbohydrates (Lancelot et Mathot, 1985 ; Van Boekel, 1992). Les mousses malodorantes qu'elle forme, en particulier dans un milieu agité (émulsion), sont alors observées en « laisses de mer » et peuvent occasionner une nuisance tant sur les activités économiques (tourisme, pêche) que socio-culturelles (pêche à pied) de la région. Ce bloom apparaît en général quelques semaines après une première efflorescence dominée largement par les diatomées et disparaît ensuite abruptement à la fin du printemps pour laisser place à une deuxième efflorescence dominée à nouveau par les diatomées. Cette zone est aussi caractérisée par un régime marégraphique mégatidal où l'on recense la majorité des éléments générateurs de turbulence (marée, vent). Ces forts courants de marée sont les principaux phénomènes à l'origine de l'introduction d'énergie turbulente dans les eaux côtières.

Si plusieurs hypothèses ont été proposées pour comprendre la succession *Phaeocystis*/diatomées, incluant une compétitivité différentielle de ces deux taxons vis-à-vis de la lumière et/ou des sels nutritifs (Matrai *et al.*, 1995 ; Peperzak *et al.*, 1998 ; Meyer *et al.*, 2000), à ce jour aucune étude n'a pris en compte l'effet potentiel de la turbulence à petite échelle sur le déterminisme de l'efflorescence printanière de *Phaeocystis*. De même si beaucoup d'études ont été menées en Mer du Nord, peu de travaux sur le déterminisme du bloom ont jusqu'alors été réalisés en Manche Orientale. Ce travail s'inscrit donc dans les thématiques du chantier PNEC « Manche Orientale - Sud Mer du Nord » initié en 2002.

Les objectifs de ce travail sont d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

## **I- Quelle est la réponse des communautés phytoplanctoniques naturelles de la Manche Orientale aux apports sporadiques en azote ?**

Plus précisément, il s'agit dans cette partie (i) de caractériser les communautés phytoplanctoniques dominantes de la Manche Orientale, (ii) d'étudier leur variabilité à différentes échelles d'observations spatiales en rapport avec les facteurs physiques, chimiques et biologiques du milieu et (iii) d'appréhender l'importance des phénomènes de « surge uptake<sup>6</sup> » sur la variabilité observée.

Ceci passe par une étude de terrain comprenant trois étapes :

- dans un premier temps, il est nécessaire d'identifier les communautés phytoplanctoniques caractéristiques de la période productive et de déterminer les principaux facteurs responsables de leur variabilité spatiale et temporelle ;
- une fois ces communautés identifiées, la seconde étape consiste en une étude des processus impliqués à l'échelle de la cellule phytoplanctonique, à savoir l'absorption d'azote par ces différentes communautés, plus particulièrement leur capacité à utiliser des apports par pulse ;
- de nombreux facteurs étant susceptibles d'exercer un contrôle sur ces processus à l'échelle de la cellule, une troisième étape consistera à les identifier et à appréhender leur importance sur les phénomènes de surge uptake.

## **II- Quel est le rôle de la turbulence à petite échelle sur la croissance de deux espèces phytoplanctoniques caractéristiques de la Manche Orientale ?**

Cette première étape de travail *in situ* a permis de mettre en évidence une forte variabilité spatiale et temporelle des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale, qui peut en partie être liée aux différentes communautés phytoplanctoniques, mais aussi à la variabilité des paramètres environnementaux du milieu dont elles sont issues, en particulier la turbulence. La caractérisation des principales communautés phytoplanctoniques présentes a révélé que les diatomées, comme *P. globosa*, semblent occuper une place fondamentale dans ce milieu et peuvent, à ce titre, jouer un rôle potentiel dans le fonctionnement de l'écosystème Manche Orientale. Cependant la forte

---

<sup>6</sup> Surge uptake : ce phénomène correspond l'acquisition rapide des sels nutritifs en réponse à des apports soudains (« pulses »). Cet anglicisme ne possédant pas de traduction pertinente en français, il sera utilisé dans la suite de ce manuscrit.

variabilité des différents paramètres environnementaux et biologiques lors d'étude en milieu naturel est difficile à appréhender et ne permet pas d'identifier clairement le rôle d'un paramètre en particulier.

Une étude en laboratoire (milieu contrôlé) s'est donc avérée indispensable et nécessaire pour étudier plus finement le rôle de la turbulence sur les processus d'acquisition de l'azote et la croissance de *Phaeocystis globosa*. Les questions posées à ce niveau sont multiples :

- (i) la turbulence joue t'elle un rôle sur les processus d'acquisition des éléments nutritifs et l'azote en particulier ?
- (ii) est-elle susceptible d'avoir des conséquences sur d'autres processus physiologiques ou cellulaires ?
- (iii) ces mécanismes sont ils les mêmes que ceux mis en évidence lors d'études antérieures chez les diatomées ?
- (iv) quelles sont les conséquences de ces processus identifiés à l'échelle de la cellule sur la dynamique de ces deux populations phytoplanctoniques ?

### **III- La turbulence à petite échelle peut-elle jouer un rôle sur les successions phytoplanctoniques en Manche Orientale ?**

La question est alors de déterminer si les fortes conditions hydrodynamiques rencontrées en Manche Orientale peuvent jouer un rôle sur la succession *P. globosa*/diatomées et en partie expliquer (au moins partiellement) les blooms de *P. globosa* de moindre ampleur observés dans cette zone, par rapport à ceux se produisant en Mer du Nord, où les conditions hydrodynamiques sont moins développées.

Ce mémoire est organisé en fonction de ces trois questions clefs :

**La partie I**, présente l'étude menée en milieu naturel, relative à la caractérisation des communautés phytoplanctoniques de la Manche Orientale et de leur capacité d'utilisation des apports sporadiques en azote. Cette approche *in situ* implique au préalable d'identifier les périodes et les zones productives afin de définir la stratégie d'étude à mener. Dans le **chapitre 1** sont présentés les résultats obtenus lors des campagnes préliminaires (2002) ainsi que la stratégie mise en place sur la base de cette étude et permettant de quantifier les processus impliqués à l'échelle des cellules phytoplanctoniques (2003). Le **chapitre 2** présente le contexte hydro-biologique rencontré en Manche Orientale en 2003, et les résultats relatifs aux processus de surge uptake observés au cours



de cette année de campagne sont présentés dans un **troisième chapitre**. Les résultats mis en évidence au cours de cette étude sont discutés et interprétés dans un **quatrième chapitre**.

**La partie II** présente l'étude menée en laboratoire relative à l'étude de l'effet de la turbulence sur une espèce caractéristique de la Manche Orientale. Après avoir décrit dans un **premier chapitre** le dispositif expérimental mis en place et la stratégie d'étude, les résultats relatifs à la réponse, en terme de croissance et d'utilisation des sels nutritifs des cellules de *P. globosa*, soumises à différentes conditions de turbulence sont présentés dans un **second chapitre**. Cette espèce présentant un cycle de vie polymorphique complexe, dans un **troisième chapitre** est exposée une étude plus fine visant à caractériser les effets de la turbulence sur le cycle de vie de cette espèce phytoplanctonique. Les résultats mis en évidence dans cette étude sont discutés dans un **quatrième chapitre**.

A partir des éléments de réponse apportés par l'étude *in situ* et l'étude en laboratoire, le rôle de la turbulence à petite échelle sur le déterminisme du bloom de *P. globosa* en Manche Orientale est discuté dans une troisième partie présentant les **conclusions générales et les perspectives** de ce travail.

## La turbulence à petite échelle

Deux régimes dynamiques radicalement différents caractérisent le comportement des fluides naturels : *l'écoulement laminaire* et *l'écoulement turbulent*.

- *La turbulence* consiste en des fluctuations aléatoires de la vitesse du fluide. La vitesse d'écoulement du fluide au cours du temps à un certain point de l'espace peut alors être décomposée en deux termes (décomposition de Reynolds) : un terme moyen et un terme variable lié à la nature chaotique de l'écoulement turbulent.
- Par opposition, pour un *écoulement laminaire*, les valeurs moyennes du mouvement caractérisent le mouvement de chaque parcelle du fluide.

### Définitions

De nombreuses définitions soulignent le fait que la turbulence n'est pas une caractéristique du fluide lui-même mais une caractéristique du flux, par opposition à l'écoulement laminaire qui dépend entièrement des caractéristiques du fluide (la viscosité<sup>i</sup> en particulier). Ainsi, Hinze (1959) définit le mouvement turbulent d'un fluide comme «...une condition irrégulière du flux dont les différentes caractéristiques varient de manière aléatoire dans le temps et dans l'espace ». Cependant il n'existe pas de définition unique de la turbulence et pour approcher cette notion, il est nécessaire de préciser l'origine et les différentes caractéristiques de l'écoulement turbulent à petite échelle.

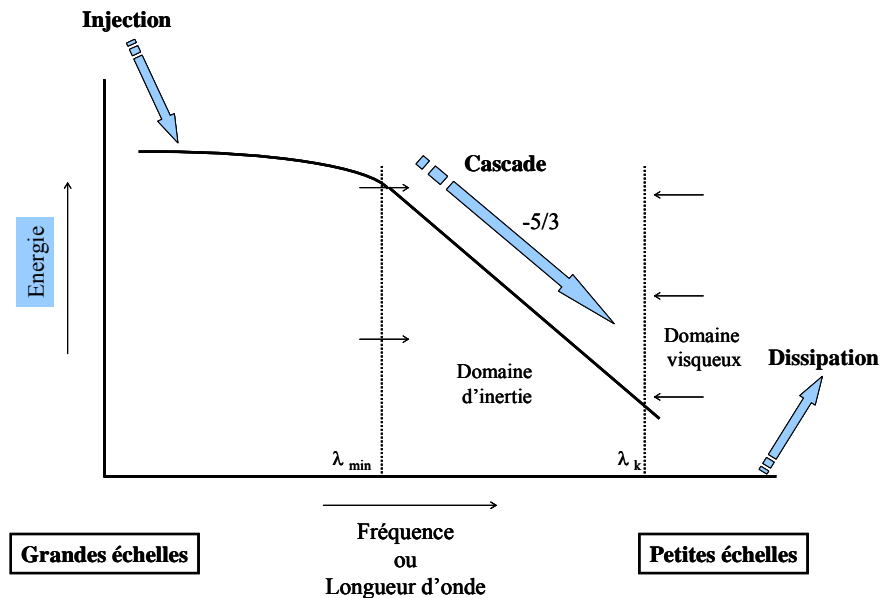
### Origines de la turbulence à petite échelle

Les mouvements turbulents sont générés par des phénomènes dynamiques majeurs de l'océan (vent, marée, ondes internes...) se produisant sur une large gamme d'échelles. A grande échelle, ces processus sont principalement anisotropiques<sup>ii</sup> : les fluctuations turbulentes horizontales sont largement supérieures aux fluctuations verticales. Cette anisotropie est liée essentiellement au fait que par nature, tout bassin océanique est anisotropique dans sa géométrie : sa profondeur est toujours très inférieure à ses dimensions horizontales. Pour les très grandes échelles (de l'ordre de  $10^5$  m) et les échelles intermédiaires ( $10^3$  à  $10^2$  m), la turbulence est principalement bidimensionnelle.

Cette quantité d'énergie introduite aux plus grandes échelles de temps et d'espace est ensuite transmise sous forme cinétique, des plus grandes aux plus petites échelles. Ce processus nommé « cascade d'énergie » (Richardson, 1922), implique une hiérarchie de tourbillons de taille décroissante depuis les grandes échelles jusqu'aux échelles plus petites (Figure A). Dans cet intervalle du spectre, appelé domaine d'inertie<sup>iii</sup>, l'énergie est donc transmise des grandes aux petites échelles sans perte d'énergie. Dans le domaine inertiel, les tourbillons perdent leur orientation et deviennent localement isotropiques<sup>iv</sup>. De plus à cette échelle, la turbulence est définie comme un processus tridimensionnel. Des travaux théoriques s'appuyant sur les hypothèses d'isotropie locale et d'homogénéité tridimensionnelle de la turbulence ont montré que le spectre de fluctuations des vitesses, aux plus petites échelles de temps et d'espace présentait une loi de décroissance en  $-5/3$ , que la turbulence soit considérée d'un point de vue spatial ou temporel (Kolmogorov, 1941 ; Okobukhov, 1941).

L'énergie cinétique turbulente cascade jusqu'aux échelles où les effets de la viscosité ne sont plus négligeables et où cette énergie est alors dissipée sous forme de chaleur. La viscosité d'un fluide, liée à ses caractéristiques moléculaires, s'oppose au mouvement turbulent en atténuant les plus petites fluctuations. La taille des plus petits tourbillons, déterminée par l'échelle d'espace à laquelle les forces de frottement visqueux équilibrent les forces inertielles, est appelée échelle de Kolmogorov<sup>v</sup> ou échelle de viscosité (Batchelor, 1953) :  $\lambda_k$  (m).

En dessous de ce point de rupture l'écoulement est laminaire, les mouvements du fluide étant gouverné principalement par les forces de frottement visqueux (Lazier et Mann, 1989). Cependant Hill *et al.* (1992) ont montré expérimentalement que les tourbillons turbulents pouvaient exister à des échelles inférieures à  $1/6 \lambda_k$ . L'échelle de Kolmogorov n'est donc pas un point de rupture précis sous lequel les tourbillons n'existent plus mais une approximation de l'échelle à partir de laquelle les forces visqueuses commencent à devenir importantes.



**Figure A :** Représentation schématique d'une cascade d'énergie des grandes vers les petites échelles (spatiales ou temporelles).  $\lambda_{\min}$  échelle de création de la turbulence et  $\lambda_k$  échelle de dissipation visqueuse (échelle de Kolmogorov). Pour des échelles supérieures à  $\lambda_{\min}$ , les propriétés moyennes du flux dépendent seulement du taux de dissipation de l'énergie cinétique ( $\epsilon$ ) et de la viscosité du fluide ( $\nu$ ). A l'échelle du domaine d'inertie ( $\lambda_k > \lambda > \lambda_{\min}$ ) l'énergie cinétique générée à grande échelle, cascade à travers une hiérarchie de tourbillons de taille décroissante jusqu'au domaine visqueux ( $\lambda > \lambda_k$ ) où elle est dissipée sous forme de chaleur.

### Caractéristiques de la turbulence à petite échelle

L'approche théorique liée au concept de cascade d'énergie introduit ci-avant, repose essentiellement sur l'analyse spectrale, associée à un moment statistique d'ordre 2 (*i.e.* la variance). Elle traduit donc le comportement moyen d'un processus et ne rend pas compte des fluctuations brutales du processus turbulent à petite échelle. Or, des travaux antérieurs réalisés par Batchelor et Townsend (1949) ont montré que le taux de dissipation de l'énergie cinétique  $\epsilon$  présentait des variations brutales et très localisées incompatibles avec l'hypothèse d'homogénéité de la turbulence à petite échelle. La turbulence doit donc être considérée comme un processus générateur d'inhomogénéité à petite échelle comme l'ont montré des analyses de distribution de la température en Manche Orientale et en Mer du Nord (Seuront, 1995). L'apparition de ces irrégularités au sein d'un champ turbulent à petite échelle correspond au phénomène d'**intermittence**. Une distribution intermittente peut être définie comme une distribution caractérisée par un grand nombre de valeurs faibles et quelques pics de fortes intensités. Des travaux récents (Seuront *et al.*, 2002) ont montré qu'à petite échelle, cette caractéristique de la turbulence était à l'origine d'une distribution hétérogène des sels nutritifs.

## Glossaire

**La viscosité** : désigne la capacité d'un fluide à s'écouler. Lorsque la viscosité augmente, la capacité du fluide à s'écouler diminue.

**i Anisotropique** : relatif aux corps et aux milieux dont les propriétés diffèrent selon la direction considérée.

**ii Domaine d'inertie** : pour un niveau du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente de la masse d'eau ( $\epsilon$ ), définissant une valeur d'échelle de Kolmogorov ( $\lambda_k$ ), la gamme d'échelle d'espace ( $\lambda_s$ ) au sein de laquelle *l'effet de la turbulence se manifeste* correspond au *domaine d'inertie* et est définie par :  $\lambda_k \leq \lambda_s \leq \lambda_{\min}$  ( $\lambda_{\min}$  : taille des plus grands tourbillons).

**iii Isotropique** : relatif aux corps et aux milieux dont les propriétés physiques sont identiques dans toutes les directions.

**iv Echelle de Kolmogorov** : l'échelle d'espace à laquelle les forces de frottement visqueux équilibrent les forces inertielles, est appelée échelle de Kolmogorov :  $\lambda_k$  (m). Elle représente le diamètre moyen du plus petit tourbillon susceptible d'exister au sein d'un écoulement turbulent  $\lambda_k$  et est estimée par l'équation suivante (Tennekes et Lumley, 1973).

$$\lambda_k = \left( \frac{\nu}{\epsilon} \right)^{\frac{1}{4}}$$

$\nu$  est la viscosité cinématique du fluide ( $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ )



---

Partie I

VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA REPONSE DES  
COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES NATURELLES AUX  
APPORTS SPORADIQUES EN AZOTE

---



## INTRODUCTION

### I. PROBLEMATIQUE

Au sein de l'environnement marin, la disponibilité des éléments nutritifs constitue le principal facteur de régulation de la production primaire et de la composition spécifique des organismes autotrophes (Worm et Sommer, 2000). Cependant, la distribution de ces éléments nutritifs varie fortement dans le temps et dans l'espace, conduisant à une hétérogénéité observable à différentes échelles.

A grande échelle, elle peut être induite par la variabilité spatio-temporelle de différents processus physiques tels que le vent (Pedersen *et al.*, 1995), les apports fluviaux (Schaffelke et Klumpp, 1998) ou encore les upwelling (Kiirikki et Blomster, 1996).

A petite échelle (*i.e.* cellule phytoplanctonique), elle est le résultat de processus et d'interactions complexes comme (i) les processus cellulaires propres aux populations planctoniques (excrétion, absorption), (ii) l'activité bactérienne, (iii) les conditions hydrodynamiques du milieu (turbulence ; Seuront *et al.*, 2002). En effet, l'intermittence est une des caractéristiques principales de la turbulence à petite échelle et peut se définir comme des variations brutales et très localisées du taux de dissipation de l'énergie cinétique (Batchelor et Townsend, 1949). L'apparition de ces irrégularités au sein d'un champ turbulent sont responsables d'une distribution hétérogène des sels nutritifs à l'échelle de la cellule phytoplanctonique (cf. appendice turbulence ; Seuront *et al.*, 2002).

Dans le milieu naturel, les cellules phytoplanctoniques sont donc soumises en permanence à un environnement nutritif variant de manière irrégulière dans le temps et l'espace (Worm et Sommer, 2000). Face à cet environnement nutritif fluctuant, le phytoplancton a développé des adaptations physiologiques particulières (Harris, 1986) parmi lesquelles l'acquisition rapide des sels nutritifs en réponse à des apports soudains (« pulses ») et appelée « surge uptake » (Collos, 1983). La capacité de certaines espèces phytoplanctoniques à utiliser de manière efficace ces points sources d'éléments nutritifs peut leur conférer un avantage compétitif, en particulier sous des conditions limitantes. Leur degré d'adaptation dépend à la fois de l'espèce considérée et des conditions environnementales dans lesquelles elles se trouvent. Par exemple, la réponse à des apports sporadiques en azote est en partie dépendante des conditions physiologiques des cellules phytoplanctoniques considérées (Elrifî et Turpin, 1987 ; Raimbault et Mingazzini, 1987), elles-mêmes sous l'influence de différents facteurs environnementaux. Les capacités plus ou moins développées des cellules phytoplanctoniques à tirer avantage d'un environnement nutritif hétérogène, peuvent jouer un rôle important sur les interactions compétitives entre les différentes



espèces pour la ressource nutritive et ainsi, avoir des conséquences à plus grande échelle sur les successions phytoplanctoniques saisonnières.

Dans les eaux côtières de la Manche Orientale, l'efflorescence phytoplanctonique printanière est caractérisée de manière récurrente par la prolifération d'une microalgue de la classe des Prymnésiophycées, *Phaeocystis globosa*. En terme de structure des communautés<sup>7</sup> phytoplanctoniques, le bloom de *Phaeocystis*<sup>8</sup> est encadré par deux efflorescences de diatomées distinctes et disparaît brutalement à la fin du printemps (Breton, 2000). Une telle succession est aussi observée en Mer du Nord au cours du printemps (Gieskes et Kraay, 1975 ; Cadée et Hegeman, 1986 ; Rousseau *et al.*, 2002 ; Stelfox-Widdicombe *et al.*, 2004) et suggère un contrôle de cette succession par différents processus biologiques et physiques. Par ailleurs, la Manche Orientale est caractérisée par un régime marégraphique mégatidal où sont recensés la majorité des éléments générateurs de turbulence (marées, vents, faibles profondeurs). Ces conditions hydrodynamiques importantes sont en partie à l'origine d'une distribution hétérogène des sels nutritifs à petite échelle comme l'ont montré Seuront *et al.* (2002). Les processus à petite échelle étant étroitement liés à la structure des communautés phytoplanctoniques, la connaissance de ces derniers et de leurs facteurs forçant est nécessaire à la meilleure compréhension du déterminisme du bloom printanier de *P. globosa*. Cependant à ce jour aucune étude n'a été menée sur la capacité des différents groupes phytoplanctoniques présents au cours du printemps sur cette zone, à utiliser ces points sources d'azote.

---

<sup>7</sup> Dans le cadre de cette étude nous serons amenés à utiliser les termes *assemblages* et *communautés* phytoplanctoniques. Barbault (1992) définit les *communautés* comme des ensembles plurispécifiques déterminés en fonction du problème étudié. Il s'agit donc d'un ensemble d'espèce dont on désire analyser la dynamique interactive. Le terme d'*assemblage* se réfère davantage à l'ensemble des espèces en présence.

<sup>8</sup> Le terme *Phaeocystis* employé par la suite dans ce manuscrit se réfère à *Phaeocystis globosa*.

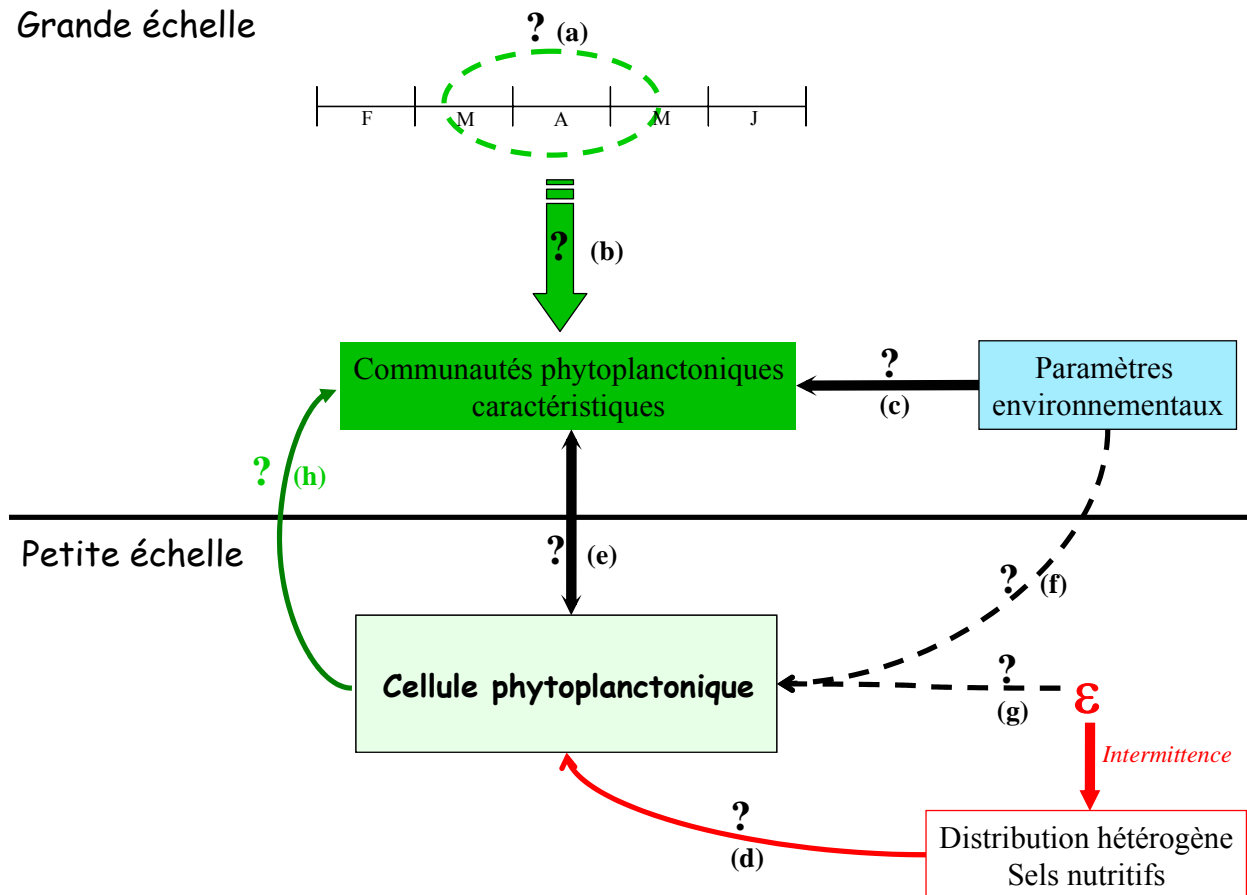
## **II. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES**

Il est donc apparu nécessaire d'une part d'étudier les processus d'acquisition de l'azote suite à un apport sporadique (surge uptake) chez les différentes communautés phytoplanctoniques se succédant au cours du printemps en Manche Orientale, et d'autre part, d'identifier les paramètres environnementaux (hydrologiques et hydrodynamiques) susceptibles de contrôler ces processus à petite échelle dans le milieu naturel. Ceci permettra à terme d'appréhender l'importance de ces phénomènes à l'échelle de la Manche Orientale dans le cadre de la succession des communautés phytoplanctoniques.

Les objectifs de cette étude (Figure I.1) sont donc :

- d'identifier les périodes et les sites productifs en Manche Orientale au cours de la période printanière (Figure I.1a), ce qui nécessite la caractérisation et l'identification des communautés phytoplanctoniques se succédant au cours du printemps en Manche Orientale (Figure I.1b).
- d'étudier la variabilité de ces communautés à différentes échelles d'observations spatiales en rapport avec les facteurs physiques, chimiques et biologiques du milieu afin d'identifier les principaux facteurs responsables de leur variabilité aux échelles d'observation considérées (Figure I.1c).
- d'étudier la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale (Figure I.1d). La question sera alors de savoir si cette variabilité est entièrement liée à celle des assemblages phytoplanctoniques (Figure I.1e) ou si d'autres paramètres environnementaux sont susceptibles d'agir sur ces processus (Figure I.1f). A cet égard, une attention particulière sera portée à la turbulence à petite échelle (Figure I.1g).
- de déterminer finalement le rôle et l'impact de ces processus à petite échelle sur la structure et la succession des communautés phytoplanctoniques en Manche Orientale à plus grande échelle (Figure I.1h).

## Grande échelle



**Figure I.1 :** Objectifs de travail. Afin d'étudier le rôle des phénomènes de surge uptake, à l'échelle de l'écosystème Manche Orientale sur les successions phytoplanctoniques saisonnières, l'objectif de cette étude est d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : **i)** Quelles sont les périodes productives (a) et les communautés phytoplanctoniques caractéristiques (b) de la période printanière en Manche Orientale ? **ii)** Quel est le rôle des différents paramètres environnementaux sur la structuration spatiale et temporelle de ces communautés phytoplanctoniques ? **iii)** Quelle est la capacité des différents assemblages phytoplanctoniques identifiés à utiliser des points sources d'azote, créés en partie par le caractère intermittent de la turbulence à petite échelle ( $\epsilon$ ) (d) ? Comment varient ces phénomènes dans le temps et l'espace ? Cette variabilité est-elle induite par la variabilité des assemblages phytoplanctoniques (e) ? **iv)** quel est le rôle des paramètres du milieu comme la turbulence à petite échelle sur ces phénomènes d'absorption ? (f, g) **v)** Ces processus identifiés à l'échelle de la cellule phytoplanctoniques peuvent-ils jouer un rôle sur les successions phytoplanctoniques à l'échelle de l'écosystème « Manche Orientale »(h) ?

### III. MISE EN OEUVRE

Répondre aux questions exposées ci-avant nécessite la mise en œuvre d'une approche *in situ* impliquant l'identification préalable des périodes et des zones productives afin de définir la stratégie d'étude à mener. Des campagnes ont donc été réalisées au cours du printemps 2002 en Manche Orientale. A partir des résultats obtenus au cours de cette étude préliminaire, une stratégie d'échantillonnage spécifique a été mise en place l'année suivante (2003).

Cette stratégie d'échantillonnage a été conditionnée par la volonté :

- (i) d'étudier les capacités des différentes communautés phytoplanctoniques se succédant au cours de la saison à utiliser des apports sporadiques en azote,
- (ii) de comparer plusieurs sites contrastés de la Manche Orientale afin de pouvoir appréhender le rôle des paramètres environnementaux sur ces processus.

Le choix de mener ces expérimentation à bord, a été conditionné par la nécessité de réaliser cette étude éco-physiologiques :

- (i) sur des cellules phytoplanctoniques fraîchement échantillonnées, afin de réaliser cette étude sur des organismes n'ayant subi aucun stress et possédant encore les mêmes caractéristiques physiologiques que celles qu'elles avaient dans le milieu.
- (ii) dans des conditions proches (lumière et température) de celles rencontrées dans le milieu naturel.

Dans le **chapitre 1** sont présentés les résultats obtenus lors des campagnes préliminaires (2002) et la stratégie d'étude mise en place lors des études de processus (2003). Après avoir décrit dans un **deuxième chapitre** le contexte hydro-biologique rencontré en Manche Orientale en 2003, les résultats relatifs aux communautés phytoplanctoniques et aux processus de surge uptake observés au cours de cette année de campagne seront présentés dans un **troisième chapitre**. Les résultats mis en évidence au cours de cette étude seront discutés et interprétés dans un **quatrième chapitre**.



## CHAPITRE 1

### STRATEGIE D'ETUDE À MESO-ECHELLE

#### I. ETUDE PRELIMINAIRE : IDENTIFICATION DES PERIODES PRODUCTIVES A WIMEREUX

Les campagnes PHABMO I (PHAeocystis Bloom Manche Orientale) du chantier PNEC<sup>9</sup> « Manche Orientale – sud Mer du Nord » ont été réalisées au cours du printemps 2002 sur le site de Wimereux, à bord du navire océanographique « Côtes de la Manche » (CNRS/INSU). Cette étude préliminaire était nécessaire à l'élaboration d'une stratégie d'échantillonnage ciblant l'étude de différents processus biologiques, en particulier l'acquisition d'azote « par pulse » par les différentes communautés phytoplanctoniques au cours du printemps 2003. Les échantillonnages menés au cours de ces campagnes de manière ponctuelle, chaque mois entre mars et juin 2002, avaient pour objectifs :

- (i) de caractériser la période de production phytoplanctonique et en particulier la période de prolifération de *P. globosa* au cours du printemps ;
- (ii) d'étudier la variabilité des différents paramètres hydrologiques, chimiques et biologiques sur un gradient côte/large ;
- (iii) d'appréhender la variabilité interannuelle de l'efflorescence phytoplanctonique printanière en Manche Orientale.

#### I.1. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ET PARAMETRES ETUDIES

Des transects côte/large réalisés une fois par mois, de mars à juin face à Wimereux (Figure I.2) ont permis d'étudier l'évolution des paramètres hydrologiques (température, salinité), chimiques (teneur en sels nutritifs) et biologiques (biomasse phytoplanctonique) au cours du printemps 2002. Les prélèvements ont été réalisés en surface (1 m) sur 4 stations le long de ces radiales au cours d'un cycle de marée.

Sur chaque station ont été mesurés :

- (i) les paramètres hydrologiques (le long de la colonne d'eau) : température et salinité,
- (ii) les teneurs en éléments nutritifs (ammonium, nitrites/nitrates, silicates<sup>10</sup>),
- (iii) les concentrations en chlorophylle *a* (Chl*a*).

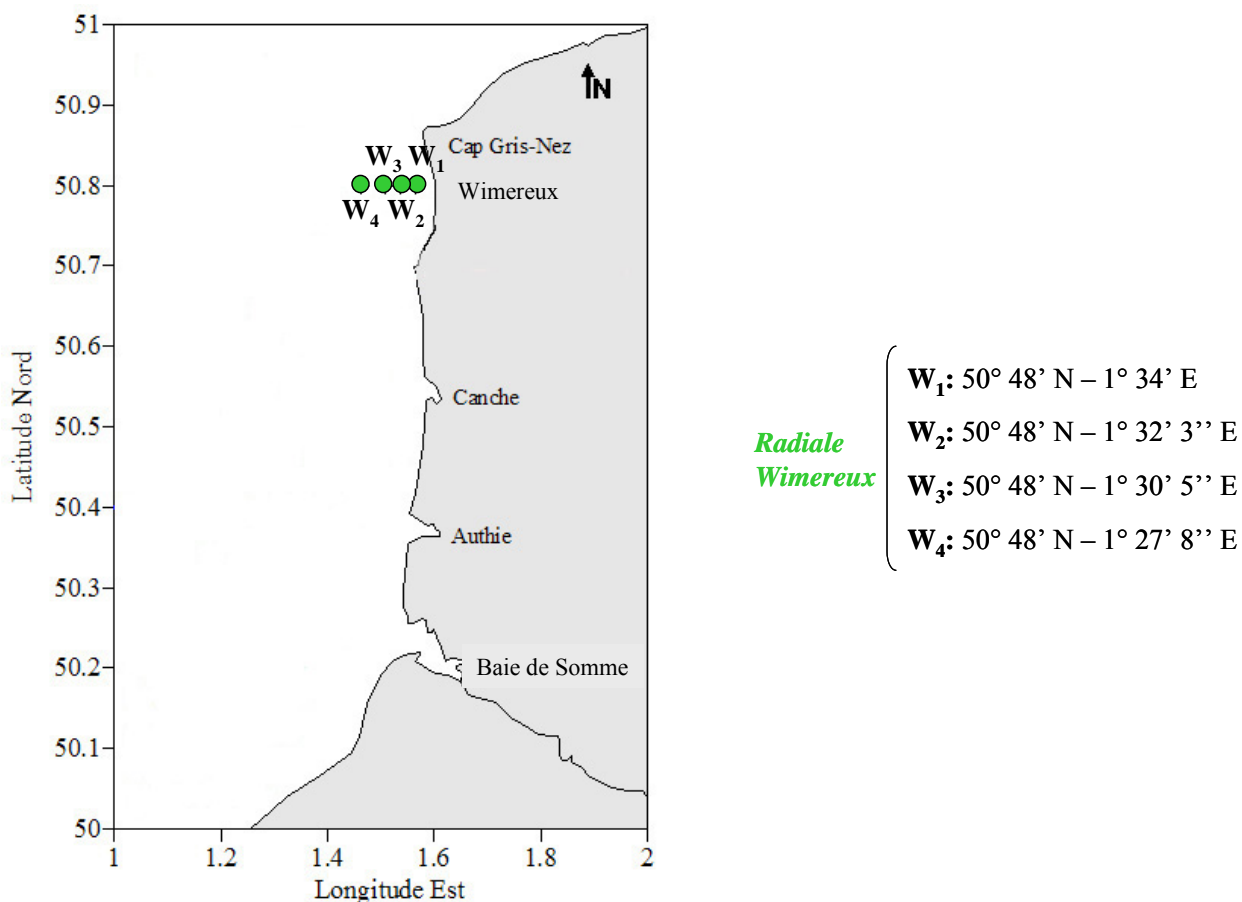
Pour ces prélèvements et analyses, le même mode opératoire a été suivi l'année suivante sur les

---

<sup>9</sup> PNEC : Programme National d'Environnement Côtier

<sup>10</sup> Les phosphates n'ont pas pu être dosés au cours des campagnes PHABMO I.

campagnes PHABMO II, décrit en détail dans la section II.1 de ce chapitre.



**Figure I.2 :** Localisation des 4 stations d'échantillonnage le long des transects côte/large ( $W_1$  : station « côte » à  $W_4$  station « large ») réalisés sur le site de Wimereux au cours des campagnes PHABMO I.

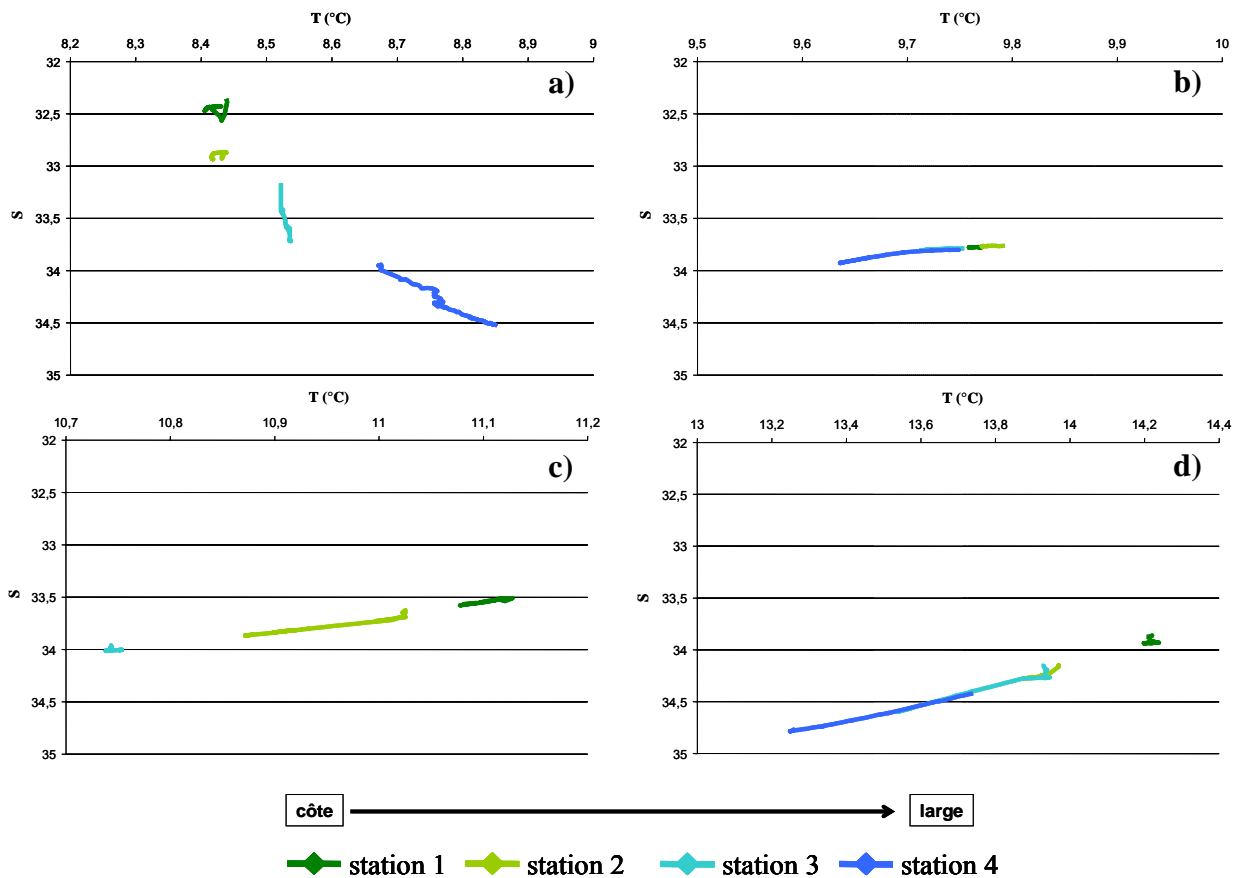
## I.2. CARACTERISATION HYDRO-BIOLOGIQUE DE L'EFFLORESCENCE PHYTOPLANCTONIQUE PRINTANIERE SUR LE SITE DE WIMEREUX EN 2002

### I.2.1. Evolution du gradient thermo-halin

Les données de température et de salinité obtenues sur chaque station au cours des différentes périodes d'échantillonnage en condition de pleine mer sont représentées sous la forme de diagrammes T/S (température/salinité ; Figure I.3). Les eaux côtières subissant l'influence des apports fluviaux présentent une dessalure par rapport aux eaux du large. Ce gradient de salinité, important au mois de mars ( $32,5 \pm 0,0^{11}$  à la côte contre  $34,5 \pm 0,0$  au large) est moins marqué au cours des mois d'avril, mai et juin. Le gradient de température croissant de la côte vers le large observé au mois de mars ( $8,4 \pm 0,0^\circ\text{C}$  à la côte contre  $8,8 \pm 0,0^\circ\text{C}$  au large), s'inverse dès le mois d'avril ( $9,8 \pm 0,1^\circ\text{C}$  et  $9,6 \pm 0,1^\circ\text{C}$  à la côte et au large respectivement). Par la suite, les eaux

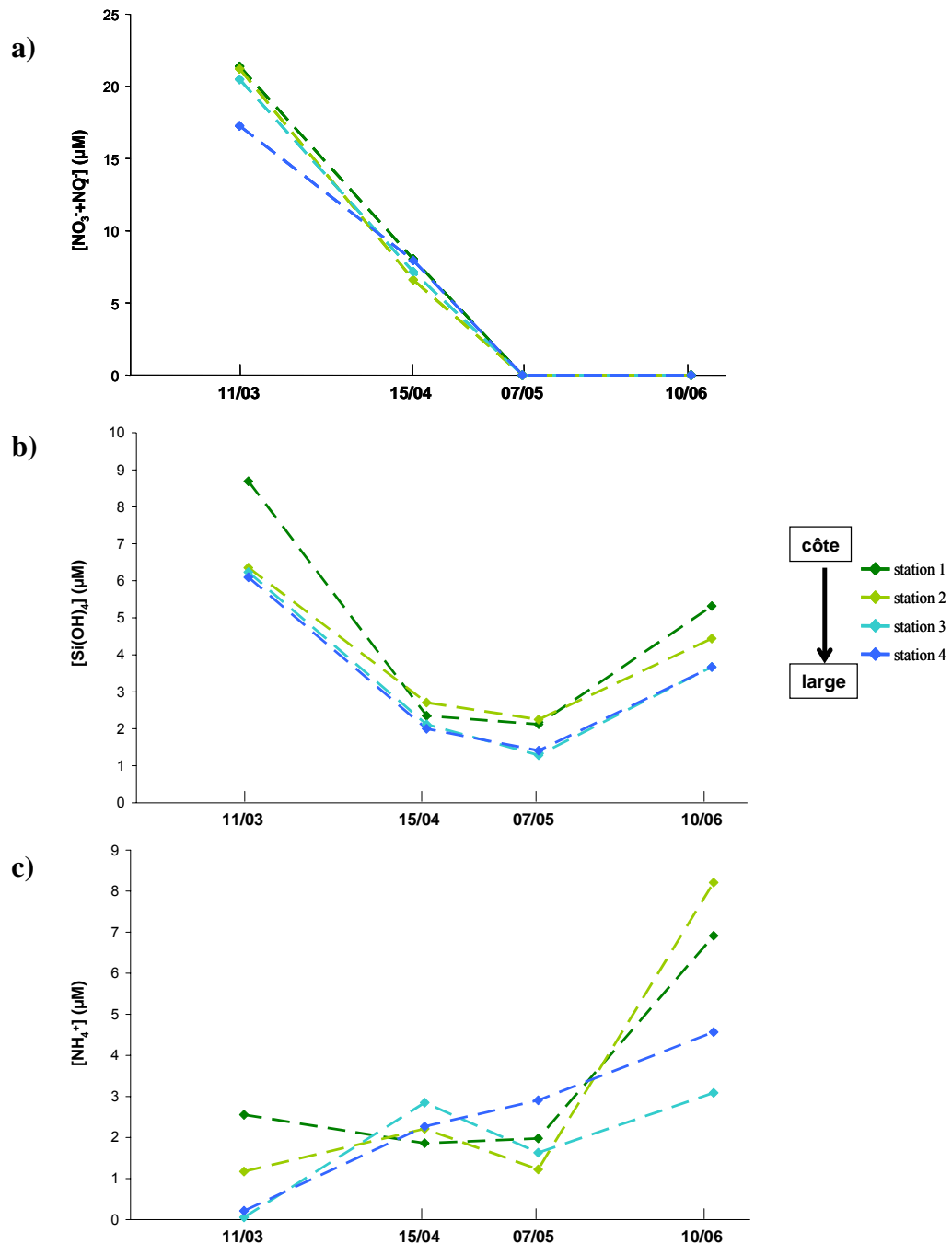
<sup>11</sup> Moyenne  $\pm$  écarts-types des valeurs mesurées sur la colonne d'eau.

côtières se réchauffent plus vite que les eaux du large et le gradient de température est maximal au mois de juin avec  $14,2 \pm 0,1^\circ\text{C}$  à la côte et  $13,3 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0,1^\circ\text{C}$  au large. Aucune stratification verticale de la colonne d'eau n'a été mise en évidence au cours du printemps 2002 sur l'ensemble de la zone (Figure I.3).



**Figure I.3 :** Evolution des caractéristiques hydrologiques (température, T°C et salinité, S) sur le site de Wimereux au cours du printemps 2002 : a) mars, b) avril, c) mai et d) juin. Représentation sous forme de diagrammes T/S, obtenus à partir des profils verticaux réalisés sur les 4 stations des transects côte (W<sub>1</sub>)/large (W<sub>4</sub>). L'échelle de l'axe des températures est différente suivant la période considérée.





**Figure I.4 :** Evolution des teneurs en éléments nutritifs sur les 4 stations des transects côte ( $W_1$ ) / large ( $W_4$ ) au cours du printemps 2002. a)  $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$  ( $\mu\text{M}$ ), b)  $\text{Si}(\text{OH})_4$  ( $\mu\text{M}$ ) et c)  $\text{NH}_4^+$  ( $\mu\text{M}$ ).

### I.2.2. Evolution des teneurs en sels nutritifs

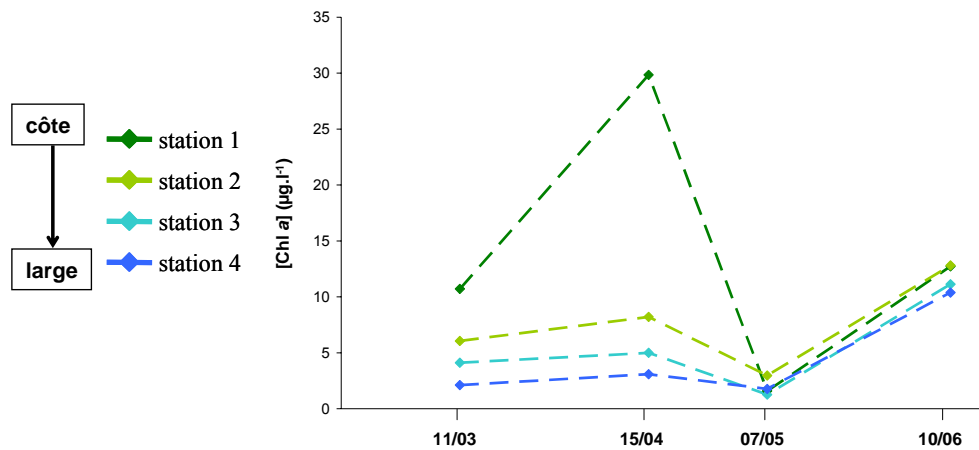
Au mois de mars les eaux côtières sont plus riches en éléments nutritifs (ammonium, nitrites+nitrates et silicates) que les eaux du large (Figure I.4). Cette différence est liée aux apports fluviatiles et aux forts taux de régénération de la matière organique au niveau de la zone côtière. Par la suite, les stocks de  $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$  et  $\text{Si}(\text{OH})_4$  évoluent de manière similaire au sein des deux masses d'eau. Les teneurs en  $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$  comprises entre 21,4 et 17,3  $\mu\text{M}$  à la côte et au large au

mois de mars, chutent dès le mois d'avril pour atteindre des valeurs proches des limites de détection aux mois de mai et juin au sein des deux masses d'eau. Les concentrations en  $\text{Si(OH)}_4$  de  $8,7 \mu\text{M}$  à la côte et de  $6,1 \mu\text{M}$  au large au mois de mars, diminuent en avril et mai, atteignant  $2,3$  et  $1,4 \mu\text{M}$  à la côte et au large respectivement. Au mois de juin le stock de  $\text{Si(OH)}_4$  est en partie reconstitué et les concentrations sont de  $5,31 \mu\text{M}$  à la côte et de  $3,7 \mu\text{M}$  au large. Cette augmentation peut être liée aux processus de dissolution de la silice biogénique contenue dans les frustules des diatomées benthiques et pélagiques (Del-Amo *et al.*, 1997). En revanche, les teneurs en ammonium évoluent différemment à la côte et au large au cours du printemps 2002 (Figure I.4c). A la côte, les concentrations constantes entre mars et mai (de l'ordre de  $2$  à  $2,6 \mu\text{M}$ ) augmentent fortement entre mai et juin pour atteindre des valeurs maximales de  $8,2 \mu\text{M}$ . Au large, les concentrations augmentent progressivement tout au long de la période d'étude pour atteindre des valeurs de  $4,6 \mu\text{M}$  au mois de juin. Cette augmentation est probablement liée aux processus de reminéralisation (Quisthoudt, 1987).

### **I.2.3. Evolution des paramètres biologiques**

#### I.2.3.1. Evolution de la biomasse phytoplanctonique - teneurs en chlorophylle *a*

Concernant la biomasse phytoplanctonique, un gradient décroissant des concentrations de la côte vers le large apparaît clairement dès le mois de mars :  $11 \mu\text{g.l}^{-1}$  à la côte contre  $2 \mu\text{g.l}^{-1}$  au large (Figure I.5). Ce gradient côte/large s'accroît au mois d'avril, période au cours de laquelle les teneurs atteignent des valeurs maximales de  $30 \mu\text{g.l}^{-1}$  à la côte et de  $3 \mu\text{g.l}^{-1}$  au large. Les concentrations chutent fortement au niveau de la zone côtière entre avril et mai pour atteindre des valeurs comprises entre  $1$  et  $3 \mu\text{g.l}^{-1}$ . Cette période est suivie d'une nouvelle augmentation de la biomasse phytoplanctonique au mois de juin. Au cours de cette dernière période d'étude, le gradient de concentration de la côte vers le large est beaucoup moins marqué et les teneurs atteignent des valeurs de  $13 \mu\text{g.l}^{-1}$  à la côte et de  $10 \mu\text{g.l}^{-1}$  dans les eaux du large.



**Figure I.5 :** Evolution de la biomasse phytoplanctonique ( $[Chl a]$  ;  $\mu g.l^{-1}$ ) sur les 4 stations des transects côte ( $W_1$ )/large ( $W_4$ ) au cours du printemps 2002.

### I.2.3.2. Evolution des communautés phytoplanctoniques<sup>12</sup>

Trois assemblages phytoplanctoniques se succèdent au cours de l'année 2002 :

- (i) Au mois de mars, les diatomées coloniales dominent la communauté phytoplanctonique et sont représentées essentiellement par les genres *Thalassionema* et *Thalassiosira* ( $10^5$  à  $10^6$  cell.l<sup>-1</sup>). La communauté phytoplanctonique est composée également de *Chaetoceros* sp., de *Paralia marina* ( $10^4$  à  $10^5$  cell.l<sup>-1</sup>) ainsi que de *Guinardia delicatula* ( $10^3$  à  $10^4$  cell.l<sup>-1</sup>).
- (ii) Le mois d'avril, caractérisé par de fortes concentrations en Chl a dans les eaux côtières, correspond à la période de prolifération de la Prymnésiophycée *P. globosa* qui domine alors la communauté phytoplanctonique ( $>10^6$  cell.l<sup>-1</sup>). Cette espèce est accompagnée par des diatomées coloniales comme les genres *Rhizosolenia* et *Paralia*.
- (iii) A partir de mai, la dominance de *P. globosa* est moins marquée ( $10^5$  à  $10^6$  cell.l<sup>-1</sup>) au profit des diatomées (*Rhizosolenia* et *Chaetoceros*) dont les concentrations cellulaires augmentent au cours de cette période ( $10^4$  à  $10^5$  cell.l<sup>-1</sup>). Le mois de juin est caractérisé par la disparition des cellules de *P. globosa* auxquelles succèdent les diatomées *Rhizosolenia* et *Chaetoceros* ( $10^5$  à  $10^6$  cell.l<sup>-1</sup>).

<sup>12</sup> Ces résultats sont issus du rapport annuel de la surveillance de la qualité du milieu littoral édité par IFREMER - Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral - Laboratoire Côtier de Boulogne-sur-Mer - Juin 2003 - « Résultats de la surveillance de la qualité du Milieu Marin Littoral ». Département Nord, Pas de Calais et Somme - édition 2003 - 58 pp.

### I.3. BILAN DE L'ANNEE 2002 ET IMPLICATIONS DANS LA STRATEGIE D'ETUDE

Les données hydro-biologiques acquises sur la zone de Wimereux au cours de l'année 2002 ont permis de mettre en évidence :

- (i) un gradient thermo-halin entre les eaux côtières et les eaux du large évoluant au cours de la saison printanière. En fin d'hiver (mars), les eaux côtières sont caractérisées par une dessalure importante et des températures inférieures à celles du large. A partir du mois d'avril, le gradient thermique s'inverse (les températures sont plus élevées à la côte qu'au large) et le gradient halin est moins marqué. Aucune stratification verticale de la colonne d'eau n'a été observée au cours de la période d'étude sur l'ensemble de la zone ;
- (ii) un gradient de sels nutritifs décroissant de la côte vers le large. Ce gradient est important en fin d'hiver (mois de mars), s'atténue en avril et mai, et est à nouveau marqué au mois de juin, en particulier pour l'ammonium et les silicates ;
- (iii) un gradient côte/large sur la zone d'étude en terme de biomasse phytoplanctonique dès le mois de mars. Les concentrations maximales en Chl $a$  (30  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) ont été mesurées à la côte au cours de la campagne du mois d'avril. Le mois de juin est caractérisé par une nouvelle augmentation de la biomasse phytoplanctonique sur l'ensemble de la zone d'étude (côte et large).

Ces observations ont permis d'élaborer la stratégie d'échantillonnage spatiale et temporelle des campagnes PHABMO II menées l'année suivante (2003) :

- (i) en 2002 le bloom de *P. globosa* s'est produit sur le site de Wimereux entre les mois de mars et mai. Le calendrier des campagnes 2003 a donc été planifié de manière à étudier les paramètres hydro-biologiques pendant les périodes qui précèdent (mars), accompagnent (avril/mai) et suivent (juin/juillet) ce bloom ;
- (ii) les données de 2002 ont permis de mettre en évidence une évolution différentielle au cours de la période printanière des paramètres hydro-biologiques entre les eaux côtières, soumises aux apports fluviaux et les eaux du large.

Il est donc apparu intéressant :

- de focaliser une étude de processus sur ces deux masses d'eau différentes : côte et large ;
- d'élargir cette étude à un autre site de la Manche Orientale, celui de la Baie de Somme, sur lequel cette influence pourrait être plus marquée (apports fluviaux plus importants), afin d'obtenir un schéma de fonctionnement de l'efflorescence printanière sur deux sites contrastés.

## II. ETUDE SYNOPTIQUE DE LA CHRONOLOGIE DU BLOOM : 2003

Au cours du printemps 2003, 4 campagnes réalisées à bord du navire océanographique « Côtes de la Manche » (CNRS/INSU) ont permis d'assurer un échantillonnage et une étude pluridisciplinaire de l'efflorescence phytoplanctonique printanière en Manche Orientale : les campagnes PHABMO II du chantier PNEC « Manche Orientale – sud Mer du Nord ». Ces différentes campagnes ont eu pour objectifs :

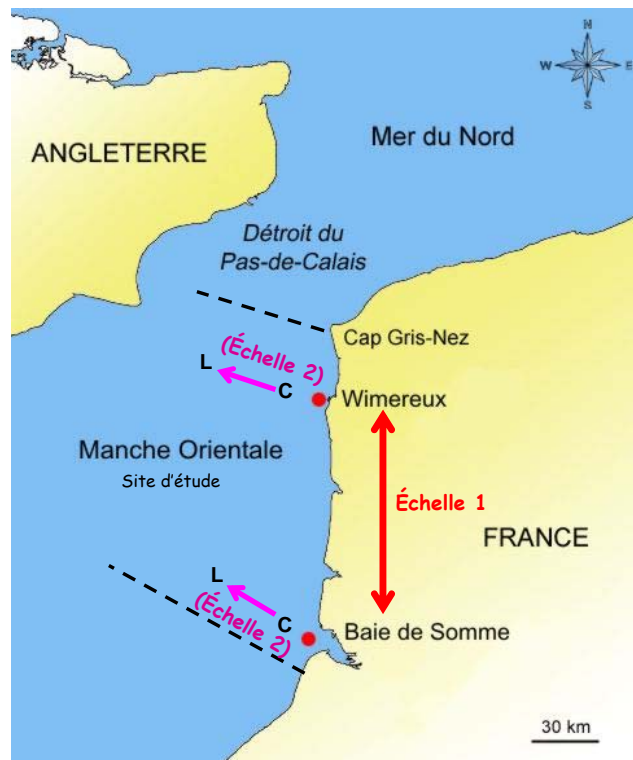
- (i) de réaliser une étude spatio-temporelle de l'efflorescence printanière de *P. globosa* en Manche Orientale au cours du printemps 2003 ;
- (ii) d'étudier l'évolution spatio-temporelle de différents processus biologiques, en particulier l'acquisition de différentes formes d'azote par pulse par les communautés phytoplanctoniques en présence au cours de cette période.

La fréquence d'échantillonnage a été adaptée à chaque objectif et reflète, tout comme le contexte spatial, un compromis optimal entre les observations réalisées au cours de la première année d'étude, les objectifs fixés pour la seconde année, les contraintes de terrain et le traitement des échantillons.

### II.1. DEFINITION DU CADRE SPATIO-TEMPOREL

La zone étudiée s'étend entre le Cap Gris Nez au nord et la limite sud de la Baie de Somme dans sa partie méridionale (Figure I.6). Face à la diversité des sites échantillonnés et des conditions environnementales associées sur la zone d'étude, la stratégie d'étude mise en place au cours des campagnes PHABMO II sous-entend une approche à méso-échelle comprenant deux sous échelles. Ainsi, au sein de cette zone d'étude deux échelles spatiales ont été choisies (Figure I.6) :

- (i) échelle 1 : le site de Wimereux et le site de la Baie de Somme
- (ii) échelle 2 : étude de deux masses d'eau au sein de chaque site : côte et large



**Figure I.6 :** Présentation des échelles spatiales d’observation de notre échantillonnage en Manche Orientale. Le site d’étude est limité au nord par le cap Gris Nez et au sud par la limite sud de la Baie de Somme (traits pointillés). Echelle 1 : deux sites contrastés de la Manche Orientale, Wimereux et Baie de Somme (points rouges). Echelle 2 : étude de deux masses d’eau, côte (C) et large (L) sur chacun des sites.

### II.1.1. Choix des échelles spatiales

La section suivante justifie le choix des échelles spatiales utilisées dans cette étude. Ce choix est fondé sur les observations réalisées l’année précédente au cours des campagnes PHABMO I (2002 ; c.f. section I).

#### II.1.1.1. Echelle 1

Les situations géographiques de deux sites d’étude choisis, Wimereux et Baie de Somme (Figure I.6) leurs confèrent des caractéristiques hydrodynamiques et biologiques différentes (cf. ci-après). En conséquence, les mécanismes à l’origine du développement du bloom printanier de *P. globosa* sont susceptibles de présenter des caractéristiques spécifiques sur ces deux zones contrastées de la Manche Orientale :

- (i) le site de la Baie de Somme situé dans la partie sud de la zone d’étude est fortement influencé par les apports fluviaux riches en éléments nutritifs et de faible salinité. En revanche le site de Wimereux, situé dans la partie nord de la zone, subit ces influences avec une intensité moindre, en raison du phénomène de dilution lié au courant résiduel de la marée orienté vers la Mer du Nord ;

- (ii) le site de Wimereux, situé dans le détroit du Pas-de-Calais, est soumis à des conditions hydrodynamiques plus intenses que les eaux côtières de la Baie de Somme (Anonyme, 1988).

Compte-tenu de la dérive résiduelle existant sur ces deux sites, la variabilité intra-site peut être aussi très importante, d'où la nécessité d'affiner les études à plus petite échelle sur chaque zone d'étude.

#### II.1.1.2. Echelle 2

Cette échelle d'observation s'intéresse plus particulièrement au gradient côte/large existant au sein d'un même site. Ce gradient a des conséquences sur les paramètres hydro-biologiques et il est donc raisonnable de penser qu'il affecte aussi les propriétés biologiques des masses d'eau. Il apparaît donc nécessaire d'étudier l'évolution de l'efflorescence printanière au sein des deux masses d'eau bien distinctes en terme de propriétés physiques, chimiques et biologiques que sont les eaux côtières et les eaux du large (Figure I.6).

#### **II.1.2. Choix de l'échelle temporelle**

Ces campagnes ont été planifiées à partir des données acquises en 2002, de manière à étudier les paramètres hydro-biologiques pendant les périodes qui précèdent, accompagnent et suivent le bloom de *P. globosa*. Ainsi le calendrier des campagnes à la mer comprenait : (i) une mission en mars, permettant de définir la situation avant le bloom de *P. globosa*, (ii) deux missions en avril et mai ciblant le bloom et (iii) une mission fin juin-début juillet visant à définir les conditions d'après bloom.

#### **II.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE**

La stratégie d'échantillonnage mise en œuvre au cours des campagnes océanographiques PHABMO II a permis d'appréhender les différentes échelles d'observation décrites dans cette section.

Des transects perpendiculaires à la côte, suivant un gradient côte/large ont été réalisés pour chaque période sur les deux sites (Wimereux et Baie de Somme ; Figure I.7a). Les prélèvements ont été réalisés en sub-surface (1 m) sur 4 stations le long de ces radiales, pendant 12 h (soit un cycle de marée). Deux à quatre radiales successives ont été réalisées au cours d'une journée d'échantillonnage, permettant un échantillonnage en deux situations de marée contrastées.

Les expériences d'absorption de différentes formes d'azote par pulse ainsi que l'étude des communautés phytoplanctoniques en présence ont été réalisées sur les stations les plus côtières et

les plus larges de chaque site d'étude de manière à se focaliser sur des assemblages phytoplanctoniques les plus représentatifs possibles des eaux côtières et du large (Figure I.7a) :

- (i) stations  $W_1$  et  $W_4$  sur le site de Wimereux ;
- (ii) stations  $S_1$  et  $S_4$  en Baie de Somme.

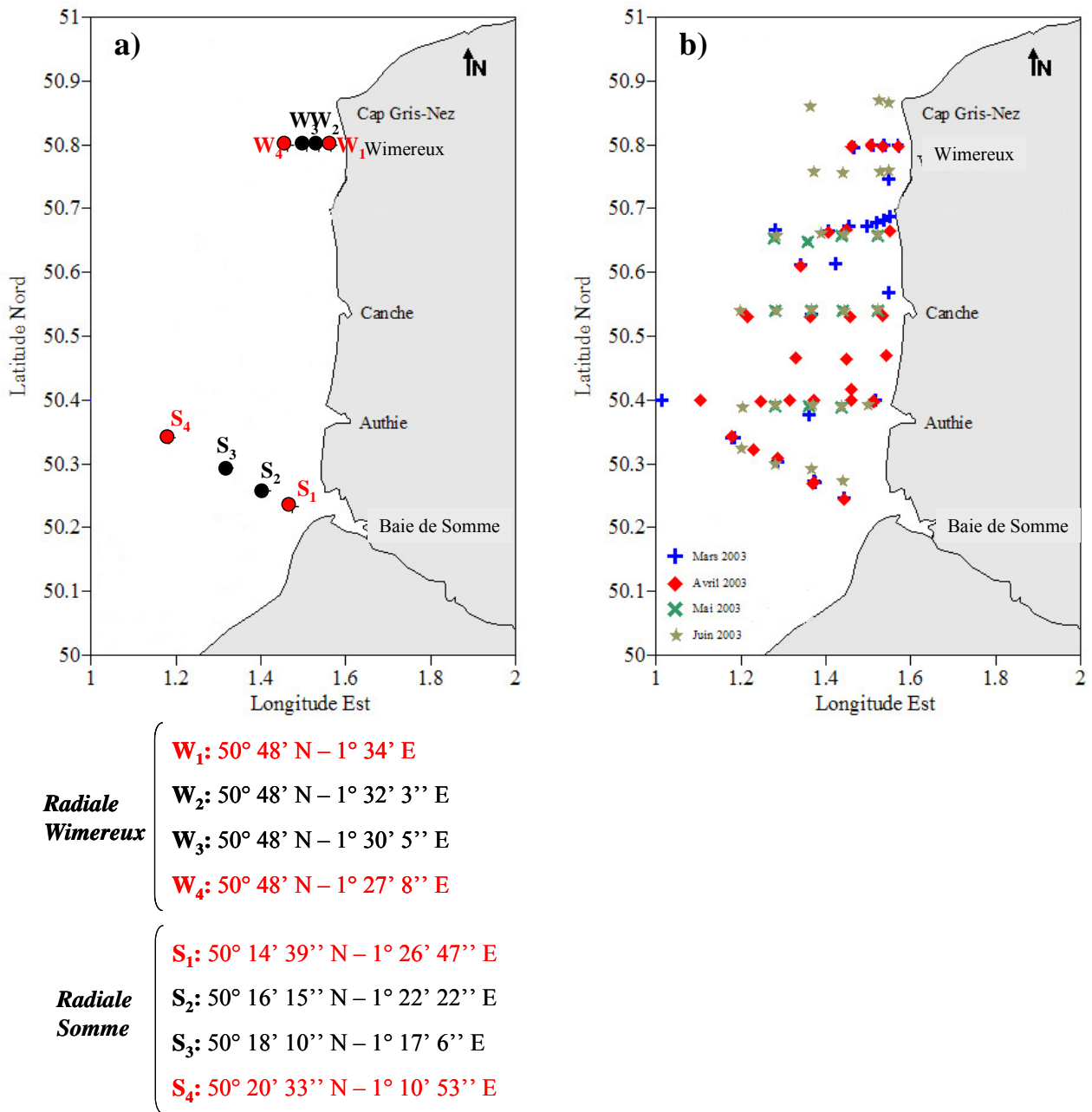
Ces expériences ont été menées à partir du mois d'avril afin de réaliser ces mesures sur des communautés phytoplanctoniques limitées en azote. L'heure à laquelle ont été réalisées ces différentes expériences a été choisie de manière à représenter un compromis optimal entre (i) la nécessité de réaliser les mesures au même moment de la journée sur un site donné entre les différentes périodes, (ii) les contraintes de terrain et (iii) le traitement des échantillons à bord. Le calendrier des différents prélèvements ainsi que les conditions de marée dans lesquelles ils ont été effectués sont résumés dans le tableau I.1. Ces mesures avaient pour objectif d'étudier l'évolution spatio-temporelle des phénomènes de *surge uptake* en relation avec les différents assemblages phytoplanctoniques se succédant sur la zone d'étude au cours du printemps 2003.

Afin d'appréhender le rôle du passé turbulent sur ces phénomènes d'acquisition de l'azote, ces mêmes expériences ont été menées sur des campagnes réalisées en dérive (suivis Lagrangien) au cours desquelles il a été possible de calculer le niveau de turbulence expérimenté par les cellules phytoplanctoniques avant leur prélèvement. La stratégie d'échantillonnage et le mode de calcul utilisés sont précisés dans la section II.3.2.

Par ailleurs, au cours des campagnes PHABMO II une étude des propriétés optiques des masses d'eau a été réalisée par l'équipe d'Hubert Loisel (Université du Littoral-Côte d'Opale) sur l'ensemble de la zone d'étude. Au cours de ces missions, un échantillonnage de l'eau de surface a été réalisé sur plusieurs stations, situées dans un premier temps (mars et avril) entre les 2 zones d'étude (Wimereux et Somme) puis entre la Baie de Seine et Wimereux sur la seconde période (juin/juillet ; Figure I.7b). Les dates et les conditions de marée des différents prélèvements sont présentées en annexes (Annexe A1).

Les données acquises au cours de ces campagnes ont permis un échantillonnage complet de la zone entre les deux limites géographiques extrêmes de la Manche Orientale (Cap Gris-Nez au nord et la Baie de Somme au sud) et une acquisition de données sur les radiales côte/large afin d'établir un suivi des différents paramètres hydro-biologiques sur l'ensemble de la zone d'étude au cours du printemps 2003.





**Figure I.7 :** Localisation des stations d'échantillonnage des campagnes PHABMO II. **a)** Stations échantillonnées le long des transects côte/large réalisés sur les sites de Wimereux et Baie de Somme. En rouge, les stations sur lesquelles des expériences d'absorption d'azote et d'étude de la structure des communautés phytoplanctoniques ont été réalisées (à partir du mois d'avril). **b)** Stations d'échantillonnage complémentaires (campagnes « optiques ») réalisées sur l'ensemble de la zone d'étude. Seules sont représentées les stations situées dans la zone d'étude.

**Tableau I.1.** : Calendrier d'échantillonnage des transects côte/large, des expériences de pulse et d'étude des communautés phytoplanctoniques réalisées au cours des missions PHABMO II, sur le site de Wimereux (W<sub>1</sub> côte ; W<sub>4</sub> large) et en Baie de Somme (S<sub>1</sub> côte ; S<sub>4</sub> large). Conditions de marée MM : marées moyennes ; ME : mortes eaux ; VE : vives eaux ; F : flot et J : jusant (d'après les données du SHOM<sup>13</sup>). Heures en T.U. (temps universel). × : stations sur lesquelles des comptages ont été réalisés. En gris foncé, sont représentés les échantillonnages qui n'ont pu avoir lieu pour cause de mauvaises conditions météorologiques. En gris pâle la période (mars) au cours de laquelle les expériences de pulse n'ont pas été réalisées.

Période	Stations	Dates	Marée	Expériences de pulse		Communautés phytoplanctoniques.
				Heures (T.U.)	F/J	
Mars	W <sub>1</sub>	16/03	MM			
	W <sub>4</sub>	//				
	S <sub>1</sub>	18/03	VE			
	S <sub>4</sub>	//				
Avril	W <sub>1</sub>	22/04	ME	08 : 30	F	×
	W <sub>4</sub>	//		13 : 00	J	×
	S <sub>1</sub>	23/04	ME	08 : 30	J	×
	S <sub>4</sub>	//		14 : 00	F	×
Mai	W <sub>1</sub>	15/05	VE	08 : 30	F	×
	W <sub>4</sub>	//		07 : 30	F	×
	S <sub>1</sub>	13/05	MM	08 : 00	F	×
	S <sub>4</sub>	//				
Juillet	W <sub>1</sub>	6/07	ME	10 : 00	J	×
	W <sub>4</sub>	//		15 : 00	F	×
	S <sub>1</sub>	10/07	ME	11 : 00	J	×
	S <sub>4</sub>	//		12 : 30	J	×

<sup>13</sup> SHOM : Servie Hydrographique et Océanographique de la Marine.

## II.3. ACQUISITION DES DONNEES

### II.3.1. Paramètres hydro-biologiques

#### II.3.1.1. Mesures *in situ* et prélèvements

Des profils verticaux de température, de salinité et d'irradiance (PAR<sup>14</sup>) ont été réalisés sur chaque station avec une bathysonde C.T.D. (Conductivity–Temperature–Depth) SEABIRD® SBE 25.

Les prélèvements d'eau de mer sont réalisés à l'aide de bouteille NISKIN® de 5 l en surface (1 m). L'eau de mer ainsi collectée est répartie en sous-échantillons pour l'analyse des différents paramètres chimiques et biologiques. Ce sous-échantillonnage a toujours été réalisé dans le même ordre chronologique sur chaque station de prélèvement.

#### II.3.1.2. Paramètres étudiés et analyses

##### a) Concentrations en sels nutritifs

##### \* Concentrations en ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>)

Le dosage se fait manuellement en raison de la grande instabilité de cet ion en solution (Koroleff, 1969) et de la cinétique de la réaction qui nécessite au moins 6 à 8 h pour être totale (Koroleff, 1969). En milieu alcalin (8 < pH < 11,5), l'ammoniac dissous réagit avec l'hypochlorite de sodium pour former une monochloramine. En présence de phénol et en milieu oxydant (excès d'hypochlorite), ce composé donne lieu à la formation de bleu d'indophénol. A 20°C la réaction catalysée par l'ion nitroprussiate, demande au moins 8 h pour se développer. La densité optique du complexe obtenu (DO) est mesurée au spectrophotomètre (6300 Spectrophotometer JENWAY®) à 630 nm et la concentration en ammonium correspondante déterminée d'après une courbe d'étalonnage réalisée préalablement au laboratoire. L'étalonnage est renouvelé à chaque changement de réactifs, qui restent stables pendant un mois à 4°C.

Des sous-échantillons de 100 ml ont été collectés *in situ* dans des flacons en verre préalablement rincés avec de l'eau de mer à analyser. Les réactifs sont ajoutés immédiatement dans chaque flacon et les échantillons sont conservés à l'abri de la lumière et à température ambiante avant l'analyse.

---

<sup>14</sup> PAR : Photosynthetic Active Radiation

### \* Concentrations en nitrites, nitrates, silicates et phosphates

Des sous-échantillons de 10 ml d'eau ont été prélevés dans des tubes en polyéthylène préalablement rincés avec de l'eau de mer à analyser. Ces échantillons sont congelés à bord (-18°C) avant analyse.

Le dosage des ions nitrites, nitrates, silicates et phosphates est réalisé au laboratoire, à l'aide de la chaîne semi-automatique Alliance<sup>®</sup> Integral Futura. L'échantillon prélevé (1 ml) progresse à travers le circuit analytique où sont injectés en continu les différents réactifs. En fin de chaîne, les densités optiques obtenues pour chaque réaction sont mesurées par un colorimètre et après étalonnage il est possible de déterminer la concentration en sels nutritifs correspondante.

Le dosage des ions nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ) utilise la méthode de Bendshneider et Robinson (1952). Ces ions forment un composé diazoïque avec le sulfanilamide en milieu acide ( $\text{pH} < 2$ ). Le composé ainsi formé réagit avec le N-naphtyl-éthylénediamine pour former un complexe coloré (rose). La concentration en nitrites est donnée par la lecture de la densité optique à 543 nm.

Les ions nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ) sont dosés par la méthode de Woods *et al.* (1967). Les ions nitrates sont réduits en nitrites après passage dans une colonne réductrice (cadmium et cuivre). Après dosage des ions nitrites ainsi produits il est possible de déterminer la concentration en nitrates par soustraction.

Les ions silicates<sup>15</sup> ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) sont dosés par la méthode de Mullin et Riley (1955). Les ions silicates réagissent avec le molybdate d'ammonium en milieu acide ( $1 < \text{pH} < 2$ ) pour former un complexe silico-molybdique. Ce dernier, réduit par l'acide ascorbique, donne un composé bleu dont le maximum d'absorbance est obtenu pour une longueur d'onde de 810 nm.

La méthode de dosage des ions phosphates<sup>16</sup> ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) utilisée est celle proposée par Murphy et Riley (1962). Les ions orthophosphates réagissent en milieu acide avec le molybdate d'ammonium pour former de l'acide molybdophosphorique. En présence d'antimoine, ce dernier est réduit par l'acide ascorbique et donne un complexe phosphomolybdique bleu dont le maximum d'absorbance est obtenu pour une longueur d'onde de 880 nm.

---

<sup>15</sup> Au pH habituel de l'eau de mer (~8,2) le silicium dissous se trouve sous la forme d'acide orthosilicique ( $\text{Si}(\text{OH})_4$  : 95%), le reste étant sous la forme ionisée ( $\text{Si}(\text{OH})_3^-$  : 5%).

<sup>16</sup> Le phosphore est un élément nutritif dont la forme majoritaire est l'orthophosphate. Dans l'eau de mer les orthophosphates sont présents sous deux formes :  $\text{PO}_4^{3-}$  (10%) et  $\text{HPO}_4^{2-}$  (90%). Par la suite les expressions « ions silicates et phosphates » se référeront à leur forme prédominante dans l'eau de mer.

*b) Biomasse phytoplanctonique*

**\* Concentrations en Chlorophylle *a***

La concentration en Chlorophylle *a* (Chl*a*) a été utilisée comme estimateur de la biomasse phytoplanctonique. Des sous-échantillons de 200 à 1000 ml (suivant la richesse en phytoplancton) sont filtrés à bord, sous faible pression, sur des filtres en fibres de verre (Whatman GF/C). Les filtres ainsi obtenus sont congelés à -18°C à bord et ensuite au laboratoire avant analyse.

L'extraction de la Chl*a* est réalisée selon la méthode trichromatique et les concentrations déterminées à partir des équations recommandées par l'UNESCO (1966). L'extraction des pigments photosynthétiques a lieu pendant 12 h avant l'analyse après dilacération des filtres dans l'acétone à 90% (5 ml, 4°C, Sigma Normapur). Les filtres sont tassés au fond des tubes par centrifugation (4 minutes à 3000 rpm). Après récupération du surnageant, la mesure de l'absorbance des extraits chlorophylliens est réalisée à l'aide d'un spectrophotomètre UVIKON 940 (Kontron instruments®) à 4 longueurs d'onde 750, 663, 645, et 630 nm, correspondant respectivement au blanc de turbidité et aux maxima d'absorption des chlorophylles *a*, *b* et *c* dans l'acétone à 90%. Les absorbances nettes sont calculées à partir des absorbances mesurées suivant les équations :

$$A_{630} = (Ab_{630} - bc_{630}) - (Ab_{750} - bc_{750}) \quad (1)$$

$$A_{645} = (Ab_{645} - bc_{645}) - (Ab_{750} - bc_{750}) \quad (2)$$

$$A_{663} = (Ab_{663} - bc_{663}) - (Ab_{750} - bc_{750}) \quad (3)$$

où,  $A_x$  et  $Ab_x$  sont respectivement les absorbances nette et brutes de l'échantillon, et  $bc_x$  celle du blanc de cuve (acétone à 90%) à la longueur d'onde  $x$  ;  $(Ab_{750} - bc_{750})$  correspond à la correction de la turbidité.

La concentration en Chl*a* est alors calculée comme :

$$[Chl a] = \frac{(11,64A_{663} - 2,16A_{645} + 0,1A_{630}) \times v}{V \times l} \quad (4)$$

où  $V$  est le volume d'eau de mer filtré (ml),  $v$  le volume d'extraction (ml) et  $l$  la longueur du trajet optique (1 cm).

### \* Taxonomie, abondance et biomasse du phytoplancton

Outre des analyses de biomasse chlorophyllienne, une étude taxonomique des communautés phytoplanctoniques a été réalisée<sup>17</sup>. Des échantillons de 100 ml ont été fixés au lugol acide sur le terrain (concentration finale 2%) puis conservés à l'obscurité et au frais (4°C) avant analyse.

Les déterminations d'abondance et de biomasse phytoplanctoniques ont été réalisées par microscopie inverse en contraste de phase (microscope LEITZ DIAVERT<sup>®</sup> grossissement  $\times 320$ ,  $\times 400$  et  $\times 630$ ). Les organismes ont été identifiés au niveau spécifique selon Sournia (1986), Ricard (1987), Paulmier (1997) et Hasle *et al.* (1997). La taille de chaque cellule a été mesurée à l'aide d'un micromètre oculaire gradué et leur forme rapportée à une forme géométrique de volume connu. Les biovolumes calculés ( $V$  ;  $\mu\text{m}^3 \cdot \text{cell}^{-1}$ ) ont été convertis en biomasses carbonées selon les équations définies par Menden-Deuer et Lessard (2000) à savoir :

Groupes phytoplanctoniques	$\text{Log}_{10} \text{pgC} \cdot \text{cell}^{-1}$
Dinoflagellés	$-0,353 + 0,864 \text{ Log}_{10} V$
Diatomées	$-0,541 + 0,811 \text{ Log}_{10} V$
Diatomées $>3000\mu\text{m}^3$	$-0,933 + 0,881 \text{ Log}_{10} V$
Chlorophycées	$-1,026 + 1,088 \text{ Log}_{10} V$
Chrysophycées	$-1,694 + 1,218 \text{ Log}_{10} V$
Prasinophycées	$-0,545 + 0,886 \text{ Log}_{10} V$
Prymnesiophycées	$-0,642 + 0,899 \text{ Log}_{10} V$

Dans le cas particulier de *P. globosa*, la conservation des échantillons au lugol n'a pas permis de préserver de manière efficace les colonies. Ainsi, les biomasses ont été calculées à partir de l'abondance des cellules de tous les stades selon Van Rijssel *et al.* (1997). De plus, parmi les flagellés dénombrés certaines cellules étaient des cellules flagellées de *P. globosa*. En conséquence, lors de l'estimation des abondances et de la biomasse, sera considéré le groupe « *P. globosa* + flagellés ».

Parallèlement aux protistes autotrophes, le dénombrement des protozoaires ciliés (*Acineta* sp., Tintinnides, Aloriqués) a été réalisé et permet d'appréhender l'importance de la boucle microbienne au cours des différentes phases du bloom.

<sup>17</sup> Les comptages ont été effectués par le Dr. Dorothée Vincent, Maître de Conférence à Université du Littoral Côte d'Opale.

### II.3.2. Paramètres hydrodynamiques : passé turbulent

Afin d'étudier le rôle de la turbulence sur les capacités d'absorption de l'azote des communautés phytoplanctoniques présentes en Manche Orientale au cours du printemps 2003, des suivis Lagrangien de 12 à 24 h ont été réalisés en zone côtière sur les 2 sites (Wimereux et Baie de Somme) au cours des différentes périodes d'échantillonnage. Le suivi d'une bouée dérivant avec le courant de marée (bouée ARGOS équipée d'un système de repérage GPS et d'une drogue flottante) a permis de calculer le passé turbulent des communautés phytoplanctoniques échantillonnées sur les sites d'étude au cours des différentes périodes (Tableau I.2.).

La marée constitue l'élément majeur responsable de l'introduction d'énergie turbulente en Manche Orientale et dans un tel environnement forcé par la marée, il est possible de calculer le niveau de turbulence auquel ont été soumises les cellules phytoplanctoniques avant leur échantillonnage. Le taux de dissipation de l'énergie cinétique,  $\varepsilon_m$ , induit par la marée est calculé suivant MacKenzie et Leggett (1993) :

$$\varepsilon_m = \frac{\phi u^3}{z} \quad (5)$$

où  $\phi$  représente la fraction de l'énergie tidale à l'origine du mélange vertical de la masse d'eau ( $\phi = 0,006$  ; Bowers et Simpson, 1987),  $u$  la vitesse de dérive entre deux stations qui correspond au déplacement lié à la composante  $M_2$  de la marée ( $m^2.s^{-1}$ ) et  $z$  la profondeur (m) de la zone sur chaque point de dérive.

**Tableau I.2.** : Calendrier d'échantillonnage et conditions de marée lors des expériences de pulses réalisées sur les eaux côtières au niveau des 2 sites d'étude, Wx : Wimereux et So : Somme. En gris, sont représentés les échantillonnages qui n'ont pu avoir lieu pour cause de mauvaises conditions météorologiques. T.U. : temps universel. F/J : conditions de marée, Flot ou Jusant. D'après les données du SHOM. MM : marées moyennes ; ME : mortes eaux ; VE : vives eaux.

Période	Site	Date	Marée	Heure (T.U.)	F/J
Avril	Wx				
	So	24/04	ME	05 : 00	J
Mai	Wx	11/05	ME	11 : 00	J
	So	14/05	VE	11 : 00	J
Juillet	Wx	07/07	ME	11 : 00	J
	So	09/07	ME	11 : 00	J

### II.3.3. Paramètres éco-physiologiques : « surge uptake »

Des incubations à petite échelle temporelle (durée totale = 2 h) ont été réalisées sur les communautés phytoplanctoniques naturelles. Ces expériences ont été menées sur chaque site et chaque période d'étude présentée ci-avant. Deux formes azotées ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) et trois concentrations différentes pour chacune d'elles ont été testées séparément. Ces enrichissements sont réalisés à bord immédiatement après le prélèvement, dans différentes bouteilles expérimentales maintenues dans des incubateurs situés sur le pont. Ce dispositif d'incubation « *in situ* simulé », a permis de réaliser des mesures :

- (iii) sur des cellules phytoplanctoniques fraîchement échantillonnées ;
- (iv) dans des conditions proches (lumière et température) de celles rencontrées dans le milieu naturel.

#### II.3.3.1. Echantillonnage des communautés phytoplanctoniques

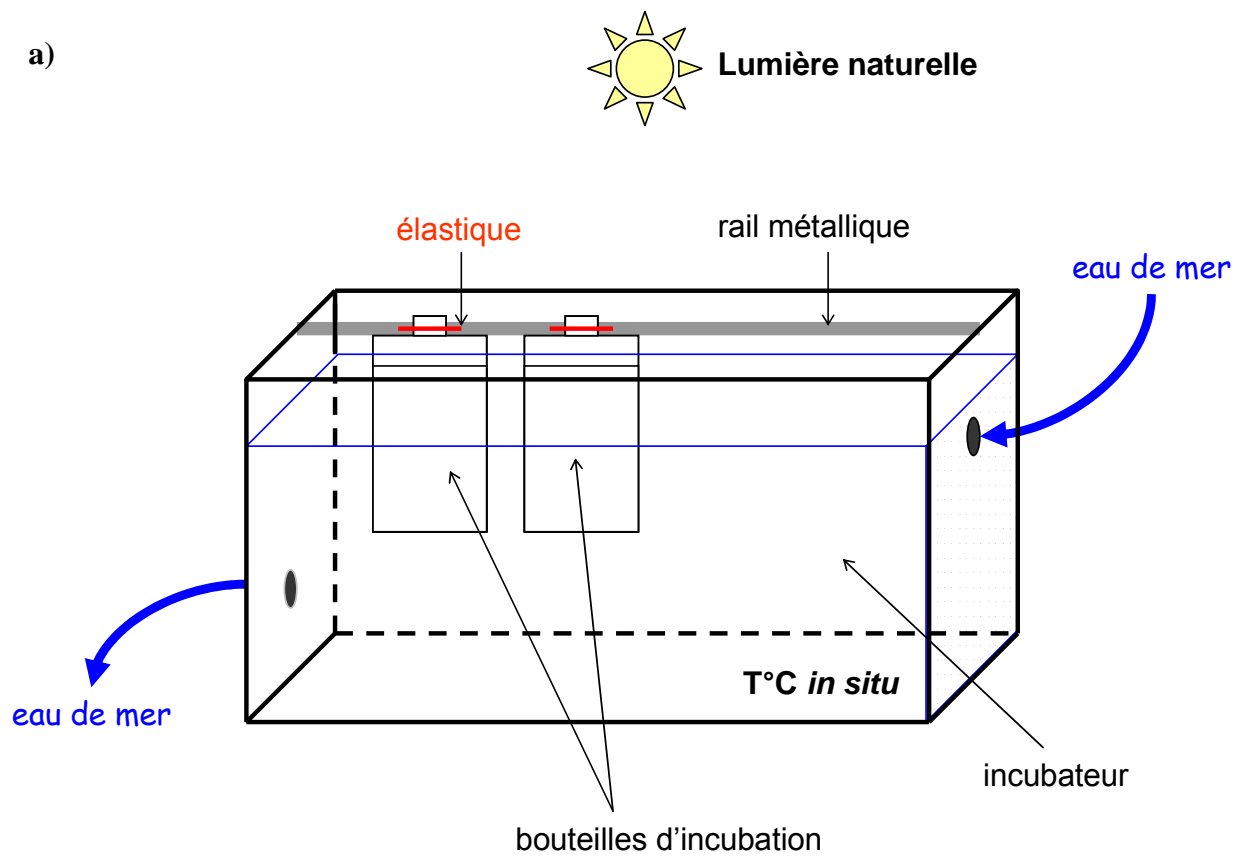
Les prélèvements sont réalisés sur les différentes stations à l'aide de bouteille NISKIN<sup>®</sup> de 30 l en sub-surface (1 m). L'eau de mer est répartie dans 7 bouteilles d'incubation en polycarbonate (1 l ; NALGENE<sup>®</sup>) préalablement rincées avec l'eau de mer naturelle, puis placées une à une dans l'incubateur situé sur le pont. Une partie du prélèvement est réservée à l'analyse du compartiment phytoplanctonique (teneur en Chl $a$ , taxonomie, abondance et biomasse du phytoplancton).

#### II.3.3.2. Incubations « *in situ* simulé »

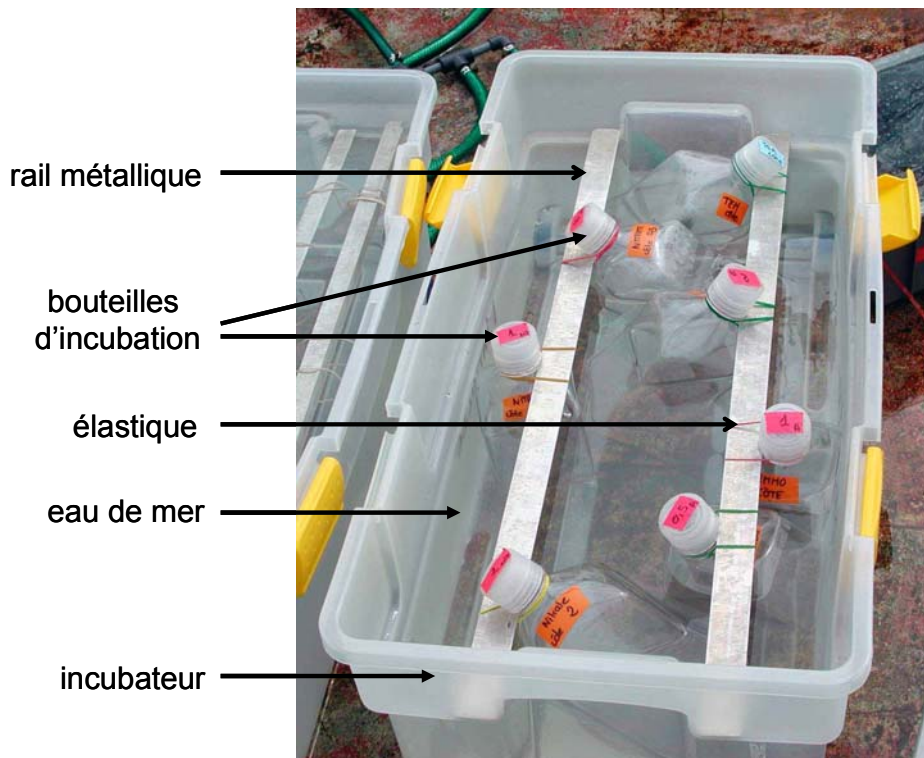
##### *a) Dispositif expérimental*

Le dispositif expérimental est constitué d'un incubateur en plastique rectangulaire placé dans des conditions de lumière naturelle (sur le pont du navire) et alimenté en continu par de l'eau de mer de surface permettant de maintenir les échantillons à la température du milieu dont ils sont issus. Les bouteilles d'incubation soigneusement fermées sont fixées avec des élastiques sur des rails métalliques placés sur la partie supérieure de l'incubateur, afin de maintenir leur ouverture hors de l'eau et éviter leur renversement au cours de l'incubation et durant les différents échantillonnages (Figure I.8).





b)



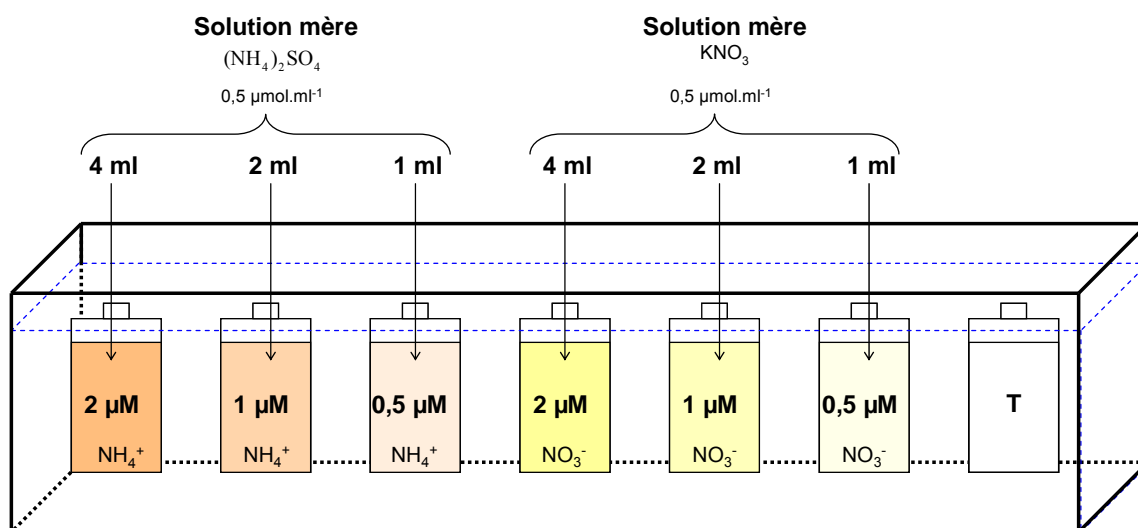
**Figure I.8 :** Dispositif d'incubation « *in situ* simulé » mis en place à bord du navire au cours des différentes campagnes PHABMO II. **a)** représentation schématique du dispositif d'incubation (seules 2 bouteilles d'incubation ont été représentées) ; **b)** photographie du dispositif avec les 7 bouteilles d'incubation. Les expériences sont réalisées à température *in situ* et sous des conditions de lumière naturelle.

## b) Protocole expérimental

## \* Enrichissements en azote

Des solutions mères de nitrates de potassium ( $\text{KNO}_3$ ) et de sulfate d'ammonium ( $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ) sont préparées au laboratoire avant chaque campagne et maintenues à bord à une température de  $4^\circ\text{C}$  (concentrations finales  $0,5 \mu\text{mol.ml}^{-1}$ ).

Pour chacune de ces formes azotées plusieurs concentrations (0,5, 1 et  $2 \mu\text{M}$ ) ont été testées séparément par ajout de différents volumes de solutions mères. Lors de chaque expérience une bouteille témoin, sans enrichissement a été suivie en parallèle des 6 bouteilles enrichies en azote (2 formes azotées  $\times$  3 concentrations ; figure I.9). Le suivi de bouteilles témoins permet d'appréhender l'absorption et/ou le relargage d'azote au cours de l'incubation lorsque aucun ajout n'est réalisé.



**Figure I.9 :** Enrichissements en azote. Concentrations du pulse et volumes de solution mère ajoutés dans chacune des bouteilles pour les deux formes azotées, ammonium (orangé) et nitrates (jaune), T « témoin » sans ajout d'azote.

Les concentrations en  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  *in situ* ont évoluées au cours des différentes périodes d'échantillonnage et au sein des différents sites d'étude. En conséquence les ajouts d'azote correspondent à un enrichissement différent, par rapport aux conditions du milieu, suivant le site et la période considérée. Pour chaque site et chaque période étudiée, les pourcentages d'enrichissement ont été calculés pour chaque forme azotée et chaque concentration testée (Annexe A2), selon la formule suivante :

$$R \% = \left( \frac{[\text{N}]_{\text{pulse}}}{[\text{N}]_{\text{pulse}} + [\text{N}]_{t_0}} \right) \times 100 \quad (6)$$

où  $[N]_{\text{pulse}}$  correspond à la concentration en azote (ammonium ou nitrates) du pulse et  $[N]_{t_0}$  la concentration en azote (ammonium ou nitrates) dans l'échantillon testé à  $t_0$ , avant l'ajout du pulse.

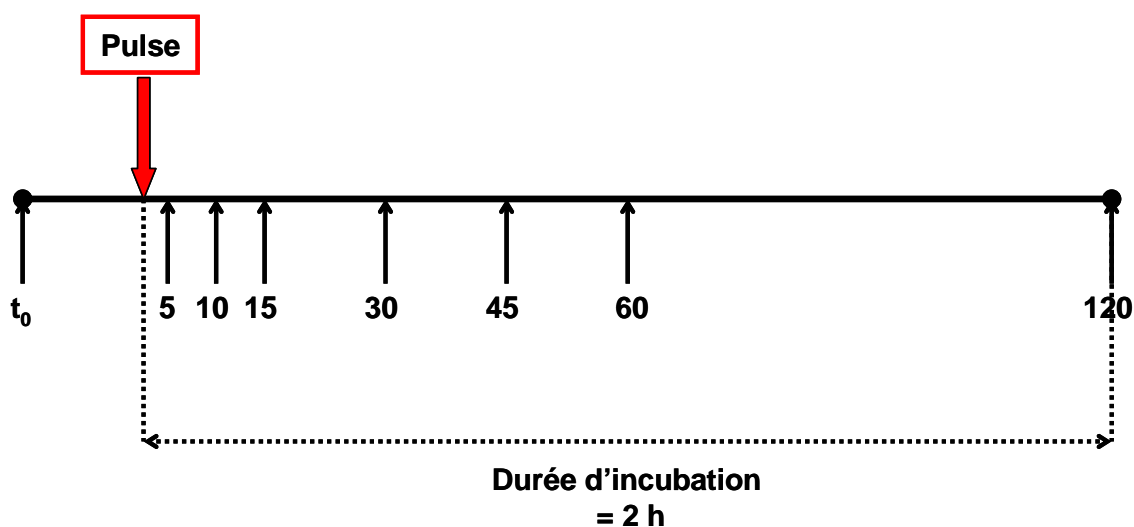
#### \* Plan d'échantillonnage

Les prélèvements sont effectués à l'aide de tubes en plastique reliés à des seringues stériles de 20 ml ; 10 ml étant destinés au dosage de  $\text{NO}_3^-$  et 10 ml pour le dosage de  $\text{NH}_4^+$ .

- Le dosage des ions ammonium est effectué selon la méthode manuelle décrite dans la section III.2.1. Cette méthode est adaptée à des petits échantillons de 10 ml (Gentilhomme et Rich, 2001). Le seuil de détection de cette méthode est estimé à  $0,05 \mu\text{atg.l}^{-1}$  (Gentilhomme et Rich, 2001). Après l'ajout des deux réactifs les échantillons sont stockés à l'obscurité et à température ambiante avant analyse.

- Les échantillons destinés au dosage des ions nitrates sont congelés à bord ( $-18^\circ\text{C}$ ) avant analyse au laboratoire selon la méthode décrite dans la section II.3.1.2.

Un premier prélèvement est effectué dans chaque bouteille expérimentale avant l'ajout d'azote, afin de connaître les concentrations en ammonium et nitrates avant enrichissement ( $t_0$ ) (Figure I.10). Par la suite les différentes bouteilles expérimentales sont enrichies l'une après l'autre selon un ordre défini, le chronomètre étant déclenché lors de l'enrichissement de la première bouteille. Après chaque ajout d'azote, les bouteilles sont agitées afin d'homogénéiser le milieu. Des mesures régulières des concentrations en azote sont réalisées au cours des expériences d'une durée totale de 2 h. Ces mesures sont réalisées à haute fréquence (5 min) au cours des 15 premières minutes, afin d'observer les phénomènes d'absorption rapide (« surge uptake » ; Glibert et Goldman, 1981). Les différents prélèvements sont toujours réalisés dans le même ordre à 7 temps différents : 5, 10, 15, 30, 45, 60 et 120 min après l'ajout (Figure I.10).



**Figure I.10** : Plan d'échantillonnage pour chaque bouteille d'incubation.  $t_0$  : avant le pulse. Prélèvement 5, 10, 15, 30, 45, 60 et 120 min après l'ajout (pulse). Durée totale d'incubation = 2 heures.

### II.3.3.3. Calcul des paramètres d'absorption de l'azote

Chaque cinétique d'utilisation de l'azote obtenue lors des différentes mesures a permis de quantifier différents paramètres. Le choix de ces paramètres a été conditionné par la volonté de mettre en évidence les phénomènes de surge uptake en réponse à un pulse au cours des deux heures d'incubation.

#### a) Taux d'absorption instantanés apparents de l'azote

Les taux d'absorption instantanés apparents de l'azote,  $\rho_{\Delta t}^*$  ( $\mu\text{mol} \cdot \mu\text{g} [\text{Chla}]^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ), ont été calculés à partir des variations de concentrations en azote mesurées entre chaque pas de temps successifs, normalisées par la biomasse phytoplanctonique en présence ( $[\text{Chla}]$ ). Ces taux ne correspondent pas à un taux d'absorption au sens strict du terme, obtenus par le biais de traceurs isotopiques  $^{15}\text{N}$  par exemple (Dugdale et Goering, 1967 ; Slawyk et Raimbault, 1995) et ont donc été définis comme des taux d'absorption apparents. Ils ont été calculés de la manière suivante :

$$\rho_{\Delta t}^* = \frac{\left( \frac{N_t - N_{t+1}}{t - t_{+1}} \right)}{[\text{Chla}]} \quad (7)$$

où  $N_t$  est la concentration en azote ( $\mu\text{M}$ ) mesurée au temps  $t$  (min),  $N_{t+1}$  la concentration en azote ( $\mu\text{M}$ ) au temps  $t_{+1}$  (min) et  $[\text{Chla}]$  la concentration en Chla ( $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ ).

A partir des différents taux d'absorption instantanés apparents mesurés sur chaque cinétique ont pu être déterminés 3 paramètres rendant compte de la capacité des différentes communautés phytoplanctoniques à utiliser des apports sporadiques en azote.

#### \* Taux d'absorption maximum et intervalle de temps au cours duquel il est mesuré : $\rho_m^*$ et $t_m$ .

Les taux d'absorption apparents maximum ont été déterminés à partir des différentes valeurs de  $\rho_{\Delta t}^*$ , obtenues sur chaque cinétique. La valeur de  $\rho_{\Delta t}^*$  rend compte de la capacité d'absorption maximale du phytoplancton suite à un pulse d'azote. L'intervalle de temps sur lequel il est mesuré traduit le temps nécessaire aux cellules phytoplanctoniques pour répondre à ce type d'apports sporadiques en azote. Si  $\rho_m^*$  est mesuré au cours des 5 premières minutes d'incubation, *i.e.*  $\rho_m^* = \rho_{5'}^*$ , l'absorption est maximale dès les 5 premières minutes suivant le pulse, ceci traduit des phénomènes de surge uptake. En revanche si  $\rho_m^*$  est mesuré plus tardivement au cours de l'incubation, un temps de latence est nécessaire aux cellules phytoplanctoniques pour répondre activement aux apports d'azote par pulse.

**\* Taux d'absorption apparent au cours des 5 premières minutes d'incubation :**

$$\rho_{5^*}$$

Ce paramètre rend compte de la capacité du phytoplancton à répondre rapidement (temps de latence < 5 min) et activement à des augmentations brutales des concentrations en azote. Des valeurs élevées de  $\rho_{5^*}$ , traduisent une adaptation des communautés phytoplanctoniques en présence à ce type d'apport en azote.

## **II.5. ANALYSES DE DONNEES**

### **II.5.1. Diagrammes T/S**

La température et la salinité sont des variables environnementales qui caractérisent les masses d'eaux océaniques. Afin de suivre l'évolution de ces paramètres hydrologiques sur l'ensemble de la zone d'étude au cours du printemps 2003, des diagrammes T/S (température/salinité) ont été réalisés à l'aide des profils verticaux obtenus sur les 4 stations des radiales côte/large effectuées sur les sites de Wimereux et de Baie de Somme. Pour chaque site et chaque période, les données utilisées sur ces représentations graphiques sont celles obtenues lors des radiales réalisées dans des conditions de pleine mer. En effet, sur la zone d'étude une structure frontale apparaît à pleine mer et disparaît 4 heures plus tard (Brylinski et Lagadeuc, 1990). Les conditions de pleine mer permettent donc un échantillonnage au sein de deux masses d'eau distinctes.

### **II.5.2. Analyses graphiques**

Les données de surface recueillies au cours des différentes campagnes (radiales biologie et optiques) ont été traitées avec le logiciel SURFER (Gloden Software) afin d'établir l'évolution spatio-temporelle des concentrations en sels nutritifs et de la biomasse phytoplanctonique (Chla) sur l'ensemble de la zone d'étude au cours du printemps 2003. Ce logiciel permet de réaliser des grilles d'interpolation à partir de données irrégulièrement distribuées dans l'espace. La méthode choisie dans cette étude est celle de « Point Kriging » (krigeage par point), qui permet l'estimation de la valeur d'un point à partir des nœuds de la grille.

### **II.5.3. Analyses multivariées**

Les analyses multivariées sont aujourd'hui largement utilisées dans le cadre d'études écologiques. Cependant l'un des travers de ce type d'analyse consiste à les appliquer de manière systématique à toutes les matrices de données écologiques. Parfois une simple représentation en

deux dimensions suffit à décrire la variabilité d'un paramètre. Pour cette raison, chaque analyse de données dans cette étude a été précédée d'une analyse approfondie des données brutes.

Les analyses réalisées dans cette étude sont de deux types : l'analyse en composantes principales (ACP ; Benzécri, 1979) et l'analyse factorielle des correspondances (AFC ; Hill, 1973, 1974). Pour ces deux types d'analyses, le nombre d'axes factoriels a été choisi selon le critère de Catell (1966) à savoir que les axes retenus pour l'analyse sont ceux qui précèdent la rupture de pente de l'histogramme des valeurs propres.

Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

#### II.5.3.1. Analyse en composantes principales (ACP)

L'ACP s'applique à des tableaux à deux dimensions croisant des individus et des variables quantitatives. L'objectif principal de l'ACP consiste d'une part à réaliser des bilans des ressemblances entre individus et d'autre part à réaliser un bilan des liaisons entre variables. Une typologie des individus est réalisée en se basant sur le principe que deux individus se ressembleront d'autant plus qu'ils posséderont des valeurs proches pour l'ensemble des variables. Dans cette analyse la distance entre deux individus utilise la métrique euclidienne. L'ensemble des variables est résumé par un petit nombre de variables synthétiques appelées composantes principales. La liaison entre deux variables est mesurée par le coefficient de corrélation linéaire.

Afin de définir le cadre spatio-temporel dans lequel les observations de surge uptake ont été réalisées au cours du printemps 2003, une ACP a été appliquée sur la matrice des coordonnées spatio-temporelles de chaque station de mesure (Ibanez, 1973; Seuront et Lagadeuc, 1998). Cette matrice comprenait : la latitude, la longitude, la profondeur (m), la date (jours juliens), l'heure de prélèvement (T.U.), les conditions de marée (flot/jusant) et le coefficient de marée. La vitesse ( $m.s^{-1}$ ) et la direction ( $/ 360^{\circ}$ ) du vent ont été introduites dans l'analyse comme indicateur du forçage physique externe. Les variables non numériques, conditions de marée et directions du vent, ont été codées avant l'analyse. Par la suite, les taux d'absorption apparents calculés au cours des 5 premières minutes d'incubation pour chaque forme azotée et chaque concentration testée, ont été introduits comme variables supplémentaires dans l'ACP, afin de caractériser leur position dans l'espace spatio-temporel des différents échantillonnages réalisés.

#### II.5.3.2. Classification hiérarchique

Afin d'affiner l'analyse du cadre spatio-temporel dans lequel ont été réalisées les expériences de surge uptake, une classification hiérarchique des différentes stations de mesure a été réalisée en utilisant les coordonnées des stations obtenues après l'ACP.

Une métrique euclidienne a été utilisée pour construire la matrice des distances. La distance euclidienne se justifie d'un point de vue écologique par la volonté de représenter exactement les différences observées entre nos stations de prélèvement et d'un point de vue mathématique par le fait que l'utilisation de cette métrique sur des données « dimensionnellement » homogènes pose peu de problèmes (Legendre et Legendre, 1984).

Le groupement des stations a été réalisé selon la méthode de la moyenne non Pondérée des Groupes Associés (UPGMA<sup>18</sup>, Sneath et Sokal, 1973). La distance entre deux classes est calculée comme la distance moyenne entre tous les objets deux à deux dans les deux classes différentes.

### II.5.3.3. Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Il s'agit d'une méthode d'ordination permettant de faire apparaître les structures spatiales et temporelles principales dans l'ordination des espèces et des stations. Cette méthode est basée sur l'étude des tableaux de contingence où l'ensemble des colonnes du tableau désigne les modalités d'une variable et l'ensemble des lignes correspond aux modalités de l'autre variable. La métrique utilisée est celle du  $\chi^2$  qui pondère chaque écart entre profil-ligne et profil-colonne en tenant compte de l'importance des effectifs des colonnes et des lignes. Dans le cas de gradients très prononcés (nombreux zéros dans la matrice de données), l'AFC est préférable à l'ACP (Hill, 1973) : ce résultat découle logiquement de l'effet de la métrique du  $\chi^2$  (coefficient asymétrique) par rapport à l'effet de la métrique euclidienne.

Afin de caractériser la variabilité spatiale et temporelle des communautés phytoplanctoniques en Manche Orientale au cours du printemps 2003, une AFC a été appliquée aux matrices de données (abondances des espèces). Cette analyse permet de faire apparaître des structures spatio-temporelles dans l'ordination des observations et des taxa et de relier l'abondance d'une espèce à une station ou un groupe de stations.

Les résultats des analyses sont présentés dans les plans des axes factoriels et par soucis de clarté :

- (i) les stations et les espèces sont représentées sur des figures séparées ;
- (ii) les noms d'espèces et de stations ont été codés et les codes utilisés sont présentés en introduction des résultats.

Une synthèse des résultats est présentée sous forme graphique : une cartographie des coordonnées des stations dans le plan des axes de l'AFC permet de rendre compte de la variabilité temporelle et

---

<sup>18</sup> Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages. Un autre type de groupement aurait pu être utilisé pour contraster les différences entre les stations : il s'agit du groupement à liens complets. L'application de cette méthode à nos données donne des résultats similaires à ceux obtenus par UPGMA. Cependant par cette méthode beaucoup de stations ne se groupaient qu'à basse similarité ce qui rendait les interprétations difficiles.

spatiale des communautés phytoplanctoniques. Les abondances des espèces structurantes (contributions relatives > 15%) ont été cartographiées afin de rendre compte des changements intervenant dans la structure des communautés aux échelles spatiales et temporelles considérées.

#### II.5.3.4. Matrice de corrélations

Afin de déterminer quelles variables environnementales et/ou biologiques covarient avec les taux d'absorption apparents mesurés sur les différentes stations échantillonnées, une matrice de corrélation a été calculée sur l'ensemble des données. Les variables utilisées présentant des valeurs et des unités de mesures très différentes, les données ont été préalablement centrées et réduites, selon la formule suivante :

$$X_r = \frac{X - \bar{X}}{\sigma} \quad (8)$$

où  $X_r$  est la valeur centrée réduite de  $X$ ,  $\bar{X}$  la moyenne et  $\sigma$  la variance.

Cette procédure permet le calcul d'une matrice de corrélation sur un jeu de données homogènes.

La matrice de corrélation obtenue se base sur le coefficient de corrélation de Pearson, calculé comme suit :

$$r = \frac{\sum xy}{\sqrt{\sum x^2 \sum y^2}} \quad (9)$$

La significativité du coefficient de corrélation de Pearson est alors testé en calculant la valeur  $t_r$  :

$$t_r = \frac{r\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}} \quad (10)$$

L'hypothèse principale,  $H_0 : r=0$  est rejetée si la valeur observée de  $|t_r|$  est supérieure à  $t_{\alpha/2}$  (pour  $\nu = n - 2$  degrés de liberté),  $n$  étant le nombre d'observations.

Le même type d'analyse a été mené sur les données obtenues au cours des campagnes de dérive afin d'étudier la relation entre le passé turbulent des cellules et leurs capacités de réponse à des apports sporadiques en azote.

Dans cette étude, seules les corrélations ayant une pertinence écologique par rapport aux objectifs fixés seront pris en compte lors de l'analyse des résultats.





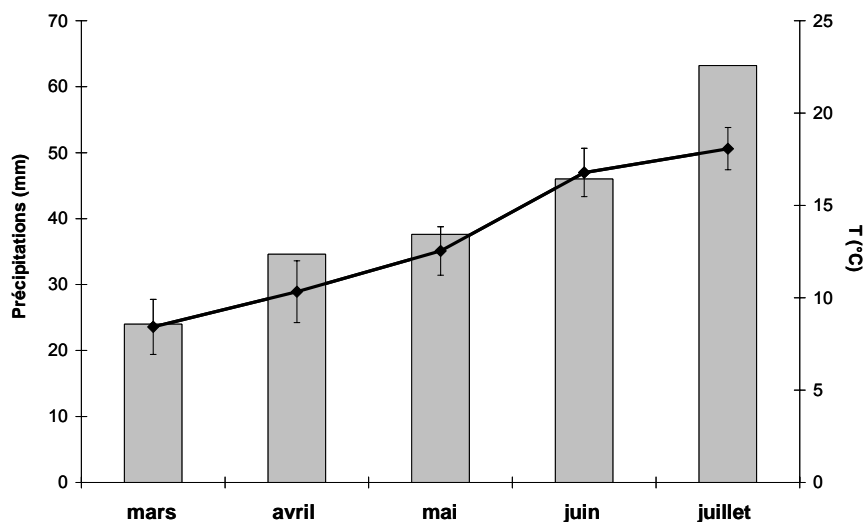
## CHAPITRE 2

### TYPOLOGIE DU DEVELOPPEMENT PHYTOPLANCTONIQUE PRINTANIER : MARS – JUILLET 2003

#### I. CONTEXTE CLIMATIQUE

Les températures atmosphériques moyennes relevées sur la zone de Boulogne au cours du mois de mars 2003, de  $8,4 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$  sont caractéristiques des conditions hivernales de cette zone (Figure I.11). Par la suite, elles augmentent progressivement au cours du temps, d'environ  $2^{\circ}\text{C}$  à  $4^{\circ}\text{C}$  par mois pour atteindre des valeurs maximales au mois de juillet avec  $18 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$ .

Dans la zone d'étude, les précipitations sont en moyenne de 40 à 60 mm entre février et août (cf. chap1). Cependant, de mars à mai 2003 les précipitations totales sur la zone de Boulogne sont restées inférieures à 40 mm (Figure I.11). Elles atteignent seulement 46,0 et 63,2 mm au cours des mois de juin et juillet respectivement. Les mois de mai et juillet 2003 ont été marqués par des événements orageux donnant parfois des valeurs comprises entre 15 et 20 mm en 24h (Données METEO France ; Annexe A3).



**Figure I.11** : Températures mensuelles moyennes ( $^{\circ}\text{C}$  ; courbe noire) et totale des précipitations (mm; barres grises) au cours du printemps 2003 sur la zone de Boulogne (Données METEO FRANCE).

Le printemps 2003 a été marqué (i) par de très faibles pluviosités sur l'ensemble de la zone d'étude (le déficit des précipitations atteint 20 à 60% sur l'ensemble de la région par rapport aux moyennes précipitées ; Boulart, 2004) et (ii) des températures élevées dès le mois de mai. L'année 2003 peut ainsi être considérée comme une année atypique du point de vue météorologique dans toute la région Nord Pas de Calais.

## II. CONTEXTE HYDRO-BIOLOGIQUE

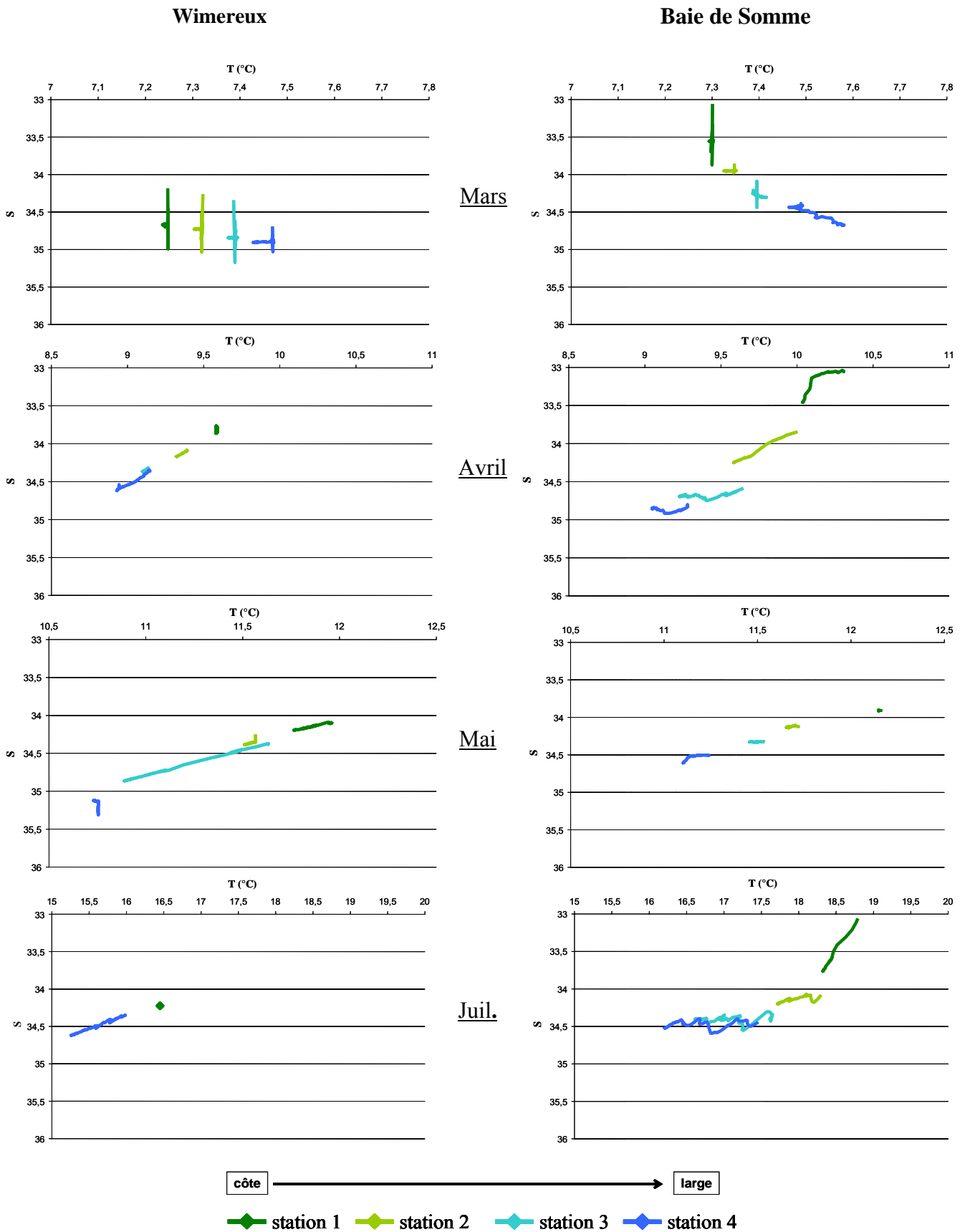
### II.1. EVOLUTION DU GRADIENT THERMO-HALIN

Les diagrammes T/S obtenus rendent compte de l'évolution des caractéristiques hydrologiques au cours de la saison printanière sur l'ensemble de la zone d'étude (Figure I.12).

Au mois de mars, les conditions hydrologiques rencontrées sur les sites de Wimereux et de la Baie de Somme sont caractéristiques de conditions hivernales : aucune stratification verticale de la masse d'eau n'est observée et il existe un gradient croissant de température entre les eaux côtières ( $7,2 \pm 0,0^{\circ}\text{C}$  en moyenne sur toute la colonne d'eau) et celles du large ( $7,4 \pm 0,0^{\circ}\text{C}$ ) sur les deux sites. Au cours de cette période, le gradient de salinité côte-large apparaît plus marqué en Baie de Somme (+ 1) par rapport au site de Wimereux (+ 0,2).

En avril, le gradient de température est inversé sur les deux sites : les températures à la côte,  $9,6 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$  à Wimereux et  $10,1 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$  en Baie de Somme, deviennent supérieures à celles du large,  $9^{\circ}\text{C}$  et  $9,1 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ , à Wimereux et en Baie de Somme respectivement. Cette inversion du gradient de température est caractéristique du passage aux conditions printanières. A Wimereux, les eaux côtières se différencient davantage des eaux du large en terme de salinité au cours de cette période, *i.e.* 33,9 à la côte contre 34,5 au large. Aucune stratification verticale de la colonne d'eau n'est observée sur le site de Wimereux au cours de cette période. En revanche, en Baie de Somme, une légère stratification apparaît à la côte : les eaux de surface ont une salinité plus faible (33) et une température plus élevée ( $10,3^{\circ}\text{C}$ ) que les valeurs moyennes mesurées sur toute la colonne d'eau ( $33,4 \pm 0,2$  et  $10,1 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ ). En avril, les mesures ont été réalisées en condition de pleine mer de mortes eaux (coefficient de 47-64). Ces conditions peuvent expliquer cette influence plus marquée des apports fluviaux de la Somme sur les eaux côtières au cours de l'échantillonnage d'avril ainsi que la différenciation plus importante des deux masses d'eau sur le site de Wimereux.

Au mois de mai les températures augmentent à la côte et au large sur les deux sites d'étude. Cependant, les températures en Baie de Somme restent supérieures à celles mesurées sur le site de Wimereux. Le gradient de température côte/large s'accroît à Wimereux (+  $1,2^{\circ}\text{C}$ ). En revanche, en baie de Somme la différence de température reste égale à  $1^{\circ}\text{C}$ , comme au cours du mois d'avril. Une légère stratification de la colonne d'eau est observée à Wimereux au niveau de la station 3, où les eaux de surface ont des températures plus élevées que celles du fond (plus salées et plus froides). Aucune stratification de la colonne d'eau n'est observée au cours de cette période en Baie de Somme.



**Figure I.12 :** Evolution de la température (T°C) et de la salinité (S) des 2 sites d'étude au cours du printemps 2003. Représentation sous forme de diagrammes T/S, obtenus lors des profils verticaux réalisées sur les 4 stations des transects côte (station 1)/large (station 4). L'échelle de l'axe des températures est différente suivant la période considérée.

Les températures atteignent des valeurs maximales en Baie de Somme au cours du mois de juillet avec  $18,4 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$  et  $16,5 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$  à la côte et au large respectivement, contre  $16,4 \pm 0,0^{\circ}\text{C}$  et  $15,6 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$  à Wimereux. En Baie de Somme, une stratification verticale de la colonne d'eau est observée à la fois au niveau de la station côtière, où les températures de surface atteignent des valeurs maximales de  $18,9^{\circ}\text{C}$  comme au niveau des stations situées plus au large. En revanche, sur la zone de Wimereux, seules les eaux du large apparaissent stratifiées au cours de cette période, et en surface les deux masses d'eau, côte et large, sont faiblement différenciées :  $15,9^{\circ}\text{C}$  et  $34,5$ , et  $16,4^{\circ}\text{C}$  et  $34,2$ , en surface et à la côte respectivement.

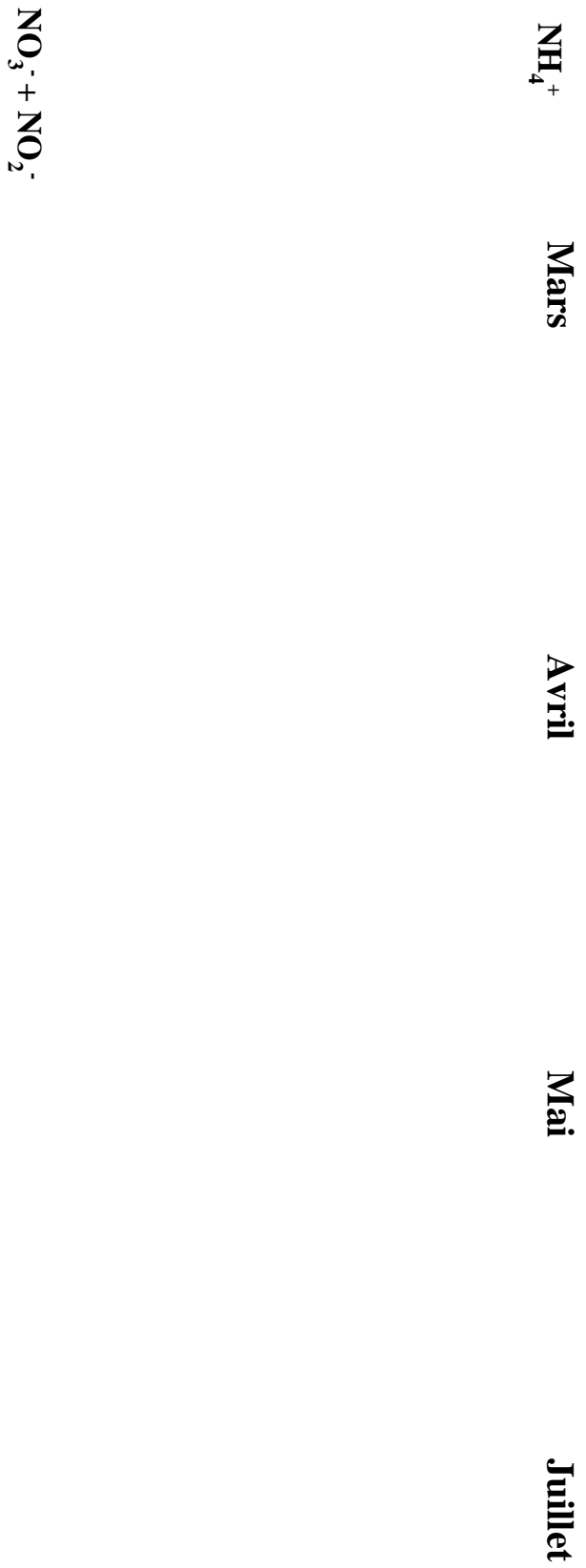
L'analyse des profils de température et de salinité a permis de visualiser le passage simultané des conditions hivernales (mars) aux conditions printanières (avril) sur les deux zones d'étude (inversion concomitante du gradient côte/large de température). Cependant, les caractéristiques hydrologiques évoluent de manière différente sur ces deux sites au cours du printemps 2003. La Baie de Somme étant plus fortement influencée par les apports fluviaux que le site de Wimereux, ces deux sites peuvent donc être considérés comme deux zones contrastées de la Manche Orientale, en terme d'hydrologie au cours du printemps 2003. Par ailleurs, si différentes masses d'eau ont pu être identifiées clairement du point de vue hydrologique au niveau de la Baie de Somme sur un gradient côte/large, cette distinction est plus difficile à mettre en évidence sur le site de Wimereux.

## **II.2. EVOLUTION DES PARAMETRES CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES**

L'analyse des paramètres hydrologiques (cf. section II.1) a permis de scinder la période d'étude en trois situations caractéristiques sur l'ensemble de la zone :

- (i) une situation hivernale (mars), caractérisée par un gradient de température croissant de la côte vers le large ;
- (ii) une situation printanière (avril et mai), caractérisée par un réchauffement des eaux côtières et une inversion du gradient thermique côte/large ;
- (iii) une situation estivale (juillet), caractérisée par l'apparition d'une stratification verticale de la colonne d'eau (augmentation des températures de surface) à la côte comme au large en Baie de Somme et seulement au large à Wimereux.

Ces trois situations serviront de cadre temporel à l'étude de l'évolution des paramètres chimiques (concentrations en ammonium, nitrites/nitrates, silicates et phosphates ; figure I.13 et 14) et de la biomasse phytoplanctonique (teneurs en *Cha* ; figure I.15).



**Figure 1.13.** Distribution des concentrations en azote en Manche Orientale au cours du printemps 2003. De gauche à droite: mars, avril, mai et juillet. De haut en bas: concentrations en  $\text{NH}_4^+$  ( $\mu\text{M}$ ) et  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  ( $\mu\text{M}$ ).

### II.2.1. Situation hivernale (mars)

Dès les campagnes réalisées au mois de mars, de fortes concentrations en *Chla* ont été mesurées en surface sur l'ensemble de la zone d'étude et l'existence d'un gradient de concentration décroissant (de 50 à 5  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) de la côte vers le large a clairement été mis en évidence (Figure I.15). Cependant, une différence apparaît entre la zone sud et la zone nord du site d'étude.

En effet, les valeurs les plus élevées ( $>50 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) sont mesurées dans la partie sud de la zone, à proximité de l'embouchure de la Somme, de l'Authie et de la Canche. A cette période, les eaux côtières apparaissent plus riches en éléments nutritifs, à l'exception de l'ammonium, que les eaux du large (Figure I.13 et 14). Les concentrations en  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  et  $\text{HPO}_4^{2-}$  sont 5 à 7 fois plus élevées à la côte par rapport aux eaux du large. Le gradient de concentrations en  $\text{NH}_4^+$  est inversé : les concentrations les plus élevées sont observées au large ( $> 4 \mu\text{M}$ ) alors que les eaux côtières en sont dépourvues (Figure I.13). Au mois de mars 2003, un gradient décroissant de silicates (de 2 à 4  $\mu\text{M}$ ) de la côte vers le large est observé sur cette zone d'étude.

Dans la partie nord de la zone (site de Wimereux), les concentrations en *Chla* sont plus faibles (30 à 40  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) et le bloom apparaît moins étendu dans cette zone que dans la partie sud (Figure I.15). A l'instar de la zone sud, les eaux côtières apparaissent appauvries en  $\text{NH}_4^+$  dès le mois de mars par rapport aux eaux du large (respectivement 0 et 2  $\mu\text{M}$  ; figure I.3). Cependant, les teneurs en  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$  et  $\text{Si(OH)}_4$ , mesurées sur cette zone au cours de cette période sont plus faibles que celles mesurées dans la partie sud. Le stock de  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  est pratiquement nul sur cette zone dès le mois de mars (Figure I.13).

### II.2.2. Situation printanière (avril et mai)

Au cours des mois d'avril et mai, les teneurs en sels nutritifs sont proches des limites de détection ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ,  $\text{Si(OH)}_4$  et  $\text{NH}_4^+$ ) voir inférieures à cette limite ( $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ ) sur l'ensemble de la zone d'étude (Figure I.13 et 14). Dans la partie sud, le passage des concentrations en  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  en dessous des limites de détection au mois d'avril, alors que les teneurs étaient de l'ordre de 35  $\mu\text{M}$  à la côte en mars, indiquent une utilisation importante ou rapide de cette forme azotée par le phytoplancton, sur cette zone entre avril et mars conduisant à l'épuisement du stock d'azote inorganique disponible. Cette réduction des stocks d'éléments nutritifs s'accompagne d'une limitation progressive de l'efflorescence printanière dès le mois d'avril. Sur la zone nord, la biomasse phytoplanctonique est concentrée à proximité des côtes et sur le site de la Baie de Somme, les teneurs en *Chla* sont comprises entre 5  $\mu\text{g.l}^{-1}$  au large et 20  $\mu\text{g.l}^{-1}$  à proximité des côtes (Figure I.15).

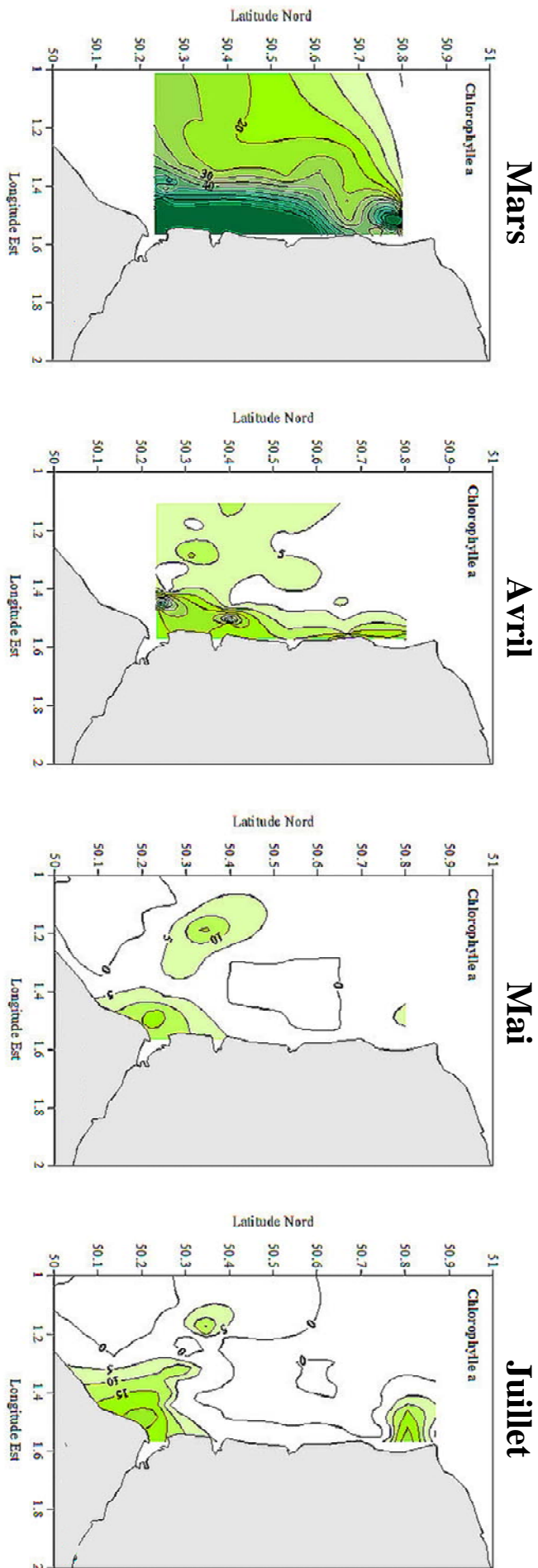




En mai, l'efflorescence phytoplanctonique est fortement réduite quantitativement et spatialement. La biomasse phytoplanctonique est localisée au niveau de l'embouchure de la Somme où les concentrations en *Chl a* sont alors comprises entre 5 et 15  $\mu\text{g.l}^{-1}$ . Cette forte diminution des biomasses phytoplanctoniques s'accompagne d'une légère augmentation des teneurs en  $\text{NH}_4^+$  à proximité des côtes.

### **II.2.3. Situation estivale (juillet)**

En juillet, les concentrations en sels nutritifs augmentent dans les eaux côtières de l'ensemble de la zone d'étude (Figure I.13 et 14). Dans la partie sud, à proximité de l'embouchure de la Somme, les teneurs en  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  atteignent des valeurs comprises entre 10 et 15  $\mu\text{M}$  et 0,5 à 2  $\mu\text{M}$  respectivement. En revanche dans la partie nord, les concentrations en  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  restent pratiquement nulles et seules les teneurs en  $\text{NH}_4^+$  augmentent dans cette zone pour atteindre des valeurs comprises entre 0,5 et 1  $\mu\text{M}$ . Les concentrations en silicates et phosphates augmentent de la même manière et des valeurs de 1  $\mu\text{M}$  et 0,6  $\mu\text{M}$  respectivement sont mesurées sur l'ensemble du site d'étude. Cette augmentation des teneurs en éléments nutritifs au cours du mois de juillet s'accompagne d'une augmentation des concentrations en *Chl a* (Figure I.15). Les plus fortes biomasses phytoplanctoniques (15  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) sont alors localisées sur deux sites, l'embouchure de la Somme et le sud du Cap Gris-Nez, la partie centrale de la zone restant pauvre en *Chl a*.



**Figure 1.15 :** Distribution de la biomasse phytoplanctonique (teneurs en chlorophylle  $a$ ;  $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) en Manche Orientale au cours du printemps 2003. De gauche à droite: mars, avril, mai et juillet.



## CHAPITRE 3

### **SURGE UPTAKE : UNE VARIABILITE INDUITE PAR LES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES ?**

L'analyse des paramètres hydro-biologiques (cf. Chapitre 2) a mis en évidence la typologie du développement phytoplanctonique printanier entre mars et juillet 2003 sur l'ensemble de la zone d'étude, dont les principaux faits marquants sont :

- (i) une période de productivité maximale au mois de mars pendant laquelle les teneurs maximales en *Chla* sont observées dans les eaux côtières de la Baie de Somme ( $> 50 \mu\text{g.l}^{-1}$ );
- (ii) une réduction significative des stocks d'éléments nutritifs en avril qui s'accompagne d'une limitation progressive de l'efflorescence phytoplanctonique. Les teneurs maximales en *Chla* sont toujours observées dans les eaux côtières de la Baie de Somme ( $20 \mu\text{g.l}^{-1}$ ). Cette limitation se poursuit au mois de mai, période au cours de laquelle la biomasse phytoplanctonique diminue fortement et l'extension spatiale du bloom est particulièrement réduite. Cette diminution importante de la biomasse phytoplanctonique s'accompagne d'une légère augmentation des teneurs en  $\text{NH}_4^+$  à proximité de la côte ;
- (iii) une reprise de l'efflorescence phytoplanctonique au cours du mois de juillet, en particulier en Baie de Somme, soutenue par l'augmentation des teneurs en éléments nutritifs ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{Si(OH)}_4$ ).

Par ailleurs, ces résultats mettent en évidence une évolution temporelle différente des paramètres hydro-biologiques à Wimereux et en Baie de Somme, ainsi que l'existence de gradients côte/large marqués sur chacun de ces deux sites d'étude.

C'est dans ce contexte qu'ont été réalisées entre avril et juillet 2003 des expériences d'enrichissement en azote ( $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$ ) couplées à une étude de la structure des différents assemblages phytoplanctoniques, afin :

- (i) d'étudier la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de « surge uptake » en Manche Orientale ;
- (ii) de déterminer si cette variabilité peut être expliquée par la présence de différentes espèces phytoplanctoniques et/ou par le rôle d'autres paramètres environnementaux, tels que le passé turbulent.

## I. CONTEXTE SPATIO-TEMPOREL DES EXPERIENCES DE SURGE UPTAKE

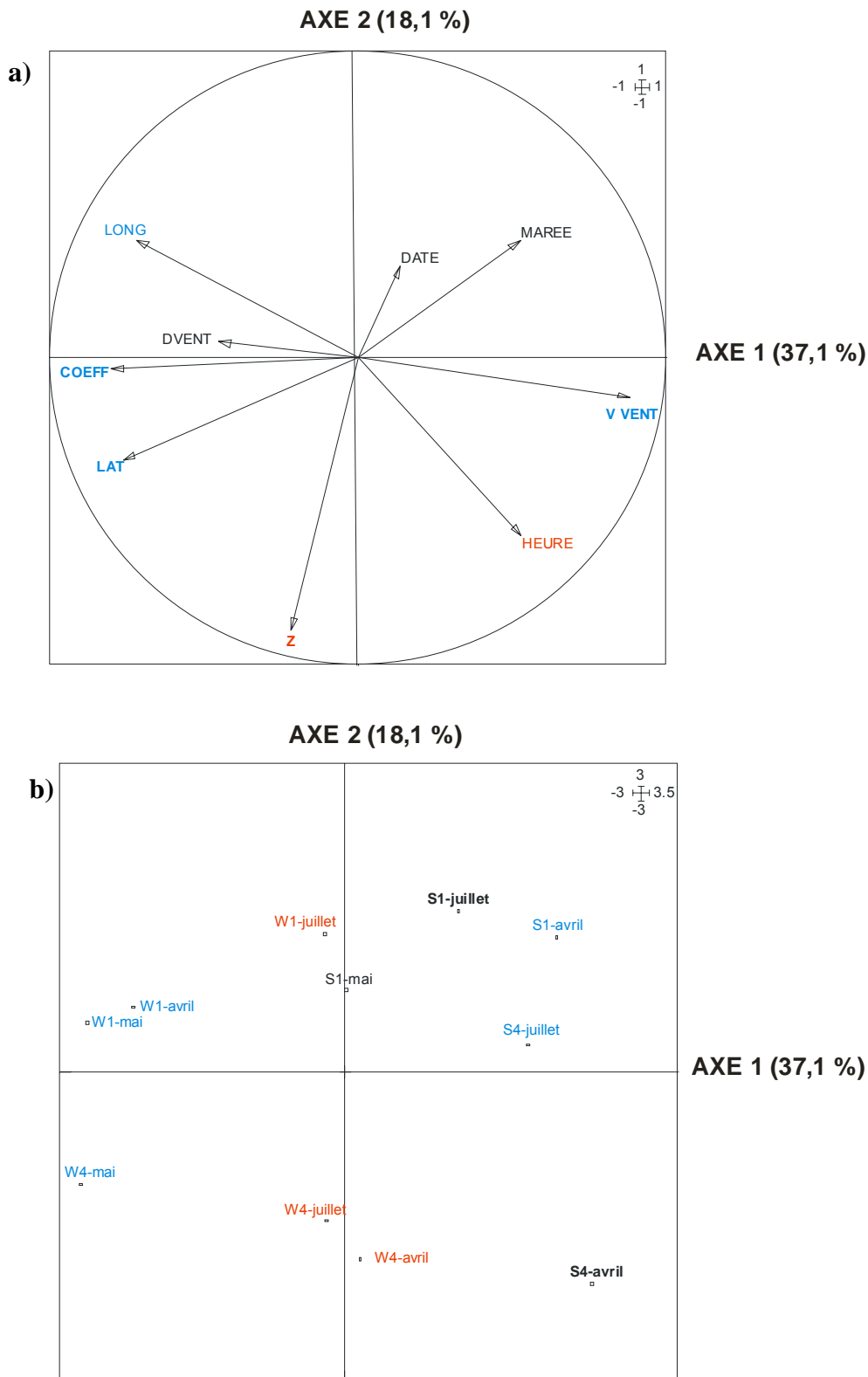
Dans cette étude, les mesures de surge uptake ayant été réalisées à différentes périodes sur les stations de la côte et du large des deux sites d'étude (Wimereux et Baie de Somme), il s'est avéré indispensable de définir le cadre spatio-temporel de ces différentes observations. Dans ce cadre, une ACP a été réalisée sur les différentes observations (stations d'échantillonnage) et les variables spatio-temporelles définissant ces stations (c.f. section II.5.3.1. Chapitre 1). Par la suite, des paramètres d'absorption mesurés sur chaque station ont été introduits comme variables supplémentaires dans l'ACP, afin de caractériser leur position dans l'espace spatio-temporel des différents échantillonnages réalisés (c.f. section II.5.3.1. Chapitre 1).

### I.1. CODAGE DES VARIABLES ET DES OBSERVATIONS

Pour faciliter la représentation graphique des variables et des stations échantillonnées, différentes abréviations ont été utilisées (Tableau I.3). Les différentes stations ont été codées suivant la zone d'étude (« S » pour le site de Baie de Somme et « W » pour le site de Wimereux). Sur chaque site, les stations côtières correspondent aux stations « 1 » et celles du large aux stations « 4 » ; le mois de prélèvement est accolé à chaque code de station (ex : W<sub>1</sub>-avril, W<sub>1</sub>-mai).

**Tableau I.3 :** Liste des abréviations utilisées, relatives aux variables spatio-temporelles présentées dans le cadre des graphiques de l'analyse en composante principale.

Abréviation	Variable
LAT	Latitude
LONG	Longitude
Z	Profondeur (m)
DATE	Date (jours juliens)
HEURE	Heure en T.U.
MAREE	Flot/jusant
COEFF	Coefficient de marée
V VENT	Vitesse du vent (m.s <sup>-1</sup> )
D VENT	Direction du vent (/ 360°)



**Figure I.16 :** Analyse spatio-temporelle des observations de surge uptake. Cercle des corrélations des variables (a) et projections des observations (b) sur le plan 1 – 2 issu de l’ACP réalisée sur les paramètres environnementaux [9 variables × 11 observations]. Les variables et les stations structurant les axes sont indiquées en bleu (gras) pour l’axe 1, en rouge pour l’axe 2 et en noir gras pour les deux axes.

## I.2 RESULTATS DE L'ACP APPLIQUEE A LA MATRICE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

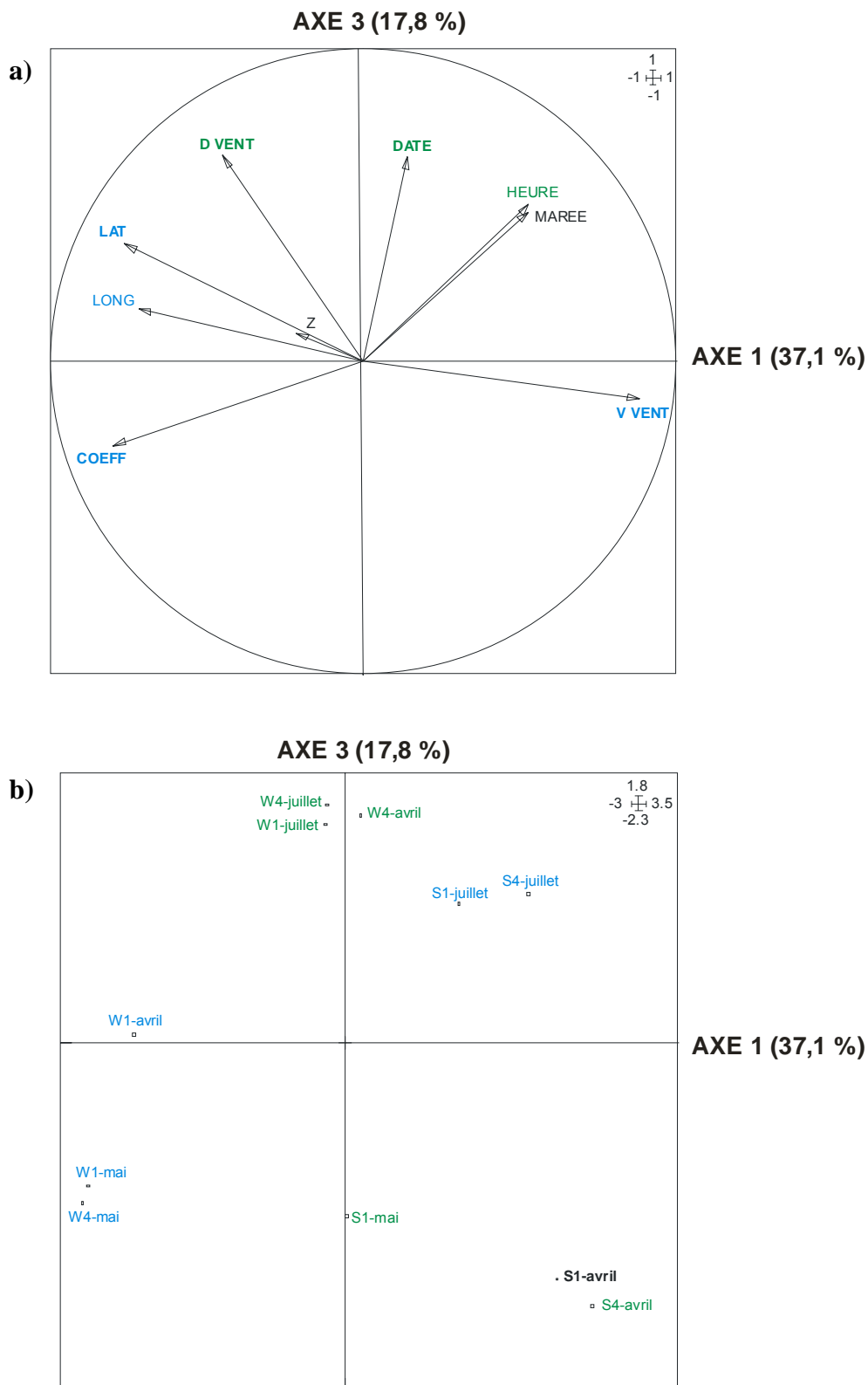
Les résultats de cette analyse [9 variables  $\times$  11 observations] montrent que les trois premiers axes restituent 73,0% de l'inertie totale du nuage de points : 37,1% pour l'axe 1, 18,1% pour l'axe 2 et 17,8% pour l'axe 3 (Annexe A4).

Le rôle des variables et des stations dans la structuration des axes 1, 2 et 3 est déterminé par l'analyse de leurs contributions relatives à l'inertie totale des axes ; ces valeurs exprimés en pourcentage sont présentés entre parenthèses dans la description des résultats qui suit. Seules les variables et observations ayant une contribution  $\geq 20$  % seront prises en compte (Annexe A5).

La projection des variables et des stations dans les 3 plans de l'ACP permet de définir le contexte environnemental (position géographique, forçage physique) de chaque groupe de stations.

• La projection des observations sur le plan bidimensionnel défini par les axes 1 et 2, met en évidence (Figure I.16) :

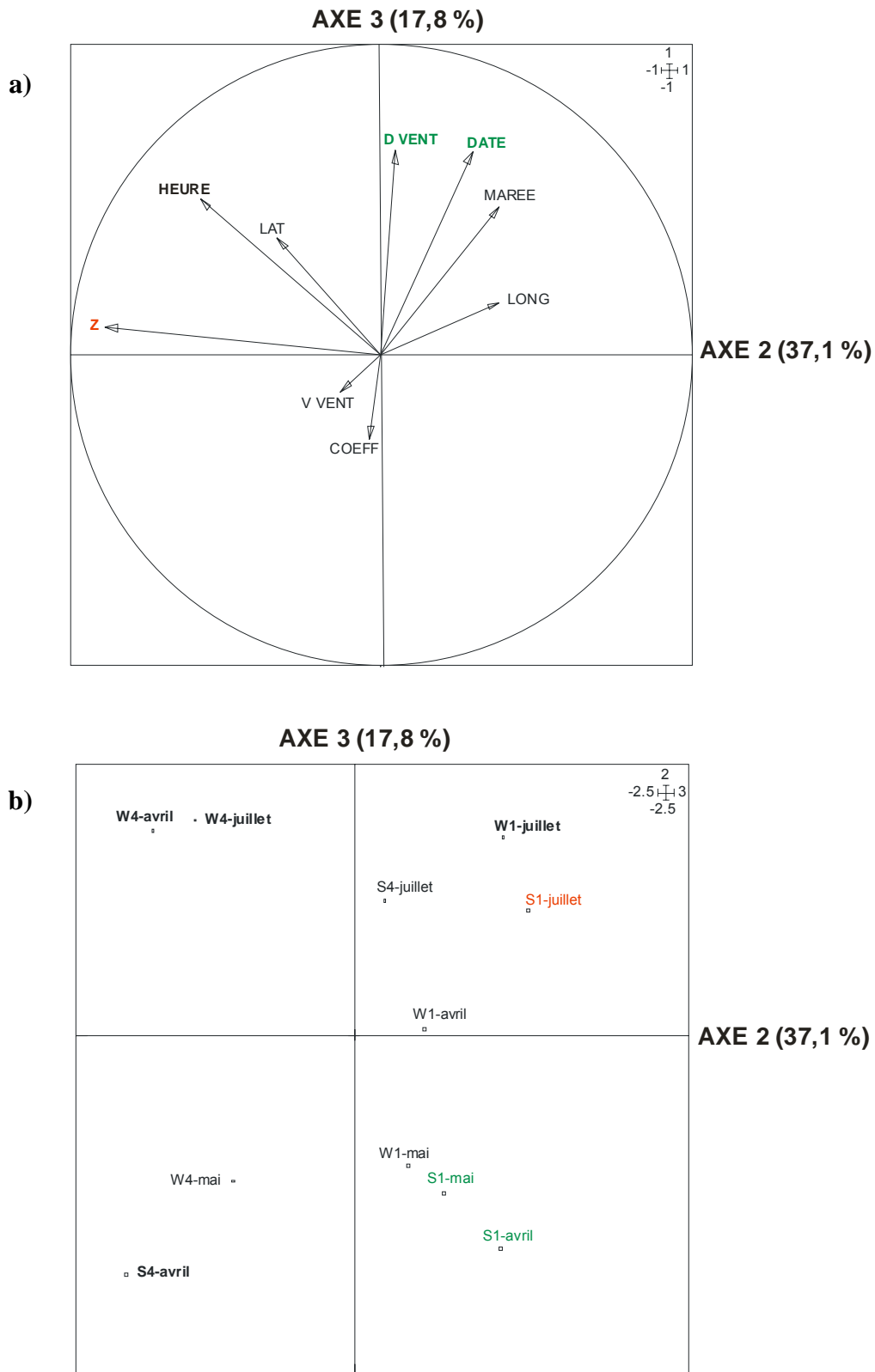
- (i) sur l'axe 1, l'opposition entre la vitesse du vent (78,2% ; Figure I.16a) qui caractérise les stations S1-juillet (25,3%), S1-avril (42,8%), S4-juillet (43,7%) et S4-avril (45,7% ; Figure I.16b) échantillonnées en Baie de Somme (partie positive de l'axe), et le coefficient de marée (63,6%) et la latitude (57,9% ; Figure I.16a) qui caractérisent les stations W1-avril (55,2%), W1-mai (75,4%) et W4-mai (62,1% ; Figure I.16b) du site de Wimereux (partie négative de l'axe). L'axe 1 rend donc compte d'un gradient nord/sud très marqué, lié d'une part à la vitesse du vent (plus importante sur le site de la Somme qu'à Wimereux) et d'autre part à la latitude et aux coefficients de marée (plus importants sur les sites de Wimereux, en particulier au cours des mois d'avril et mai) ;
- (ii) sur l'axe 2, structuré essentiellement par la profondeur (78,7% ; Figure I.16a) un gradient côte/large marqué sur les deux sites d'étude avec : dans la partie positive de l'axe, les stations côtières W1-juillet (33,3%) et S1-juillet (42,8%) caractérisées par de faibles profondeurs (Figure I.16b), dans la partie négative de l'axe, les stations du large W4-juillet (29,7%) et W4-avril (31%), caractérisées par des profondeurs plus importantes (Figure I.16b).



**Figure I.17 :** Analyse spatio-temporelle des observations de surge uptake. Cercle des corrélations des variables (a) et projections des observations (b) sur le plan 1 – 3 issu de l’ACP réalisée sur les paramètres environnementaux [9 variables × 11 observations]. Les variables et les stations structurant les axes sont indiquées en bleu (gras) pour l’axe 1, en vert pour l’axe 3 et en noir gras pour les deux axes.



- La projection des observations sur le plan défini par les axes 1 et 3 met en évidence (Figure I.17) :
  - (i) sur l'axe 1, le gradient nord/sud sur la zone d'étude, entre les stations échantillonnées à Wimereux et celles de la Baie de Somme ;
  - (ii) sur l'axe 3, l'opposition entre les stations S1-mai (26,9%), S1-avril (21,3%) et S4-avril (21,4% ; partie négative de l'axe) et les stations W4-juillet (35,9% ; Figure I.17b), W4-avril (21,5%) et W1-juillet (39,1% ; partie positive de l'axe). L'axe 3 structuré de manière équivalente par la direction du vent (42,9 %) et la date (42,5 %), met en évidence l'évolution saisonnière des observations (Figure I.17a). Les vents dominants orientés nord en avril, sont de secteur sud en mai et de secteur sud/sud-ouest en juillet. Le changement de direction du vent dominant marque le passage d'une saison à une autre sur l'ensemble de la zone d'étude. La station W4-avril (21,5%) située dans la partie positive de l'axe (période de juillet) est caractérisée par des vents forts de secteur nord/nord-ouest, très différents de ceux rencontrés au cours de la même période sur le site de la Somme.
- Enfin, la projection des observations sur le plan défini par les axes 2 et 3 (Figure I.18) permet de confirmer la signification de ces axes, à savoir :
  - (i) l'axe 2, représentatif du gradient côte/large, les stations côtières étant situées dans la partie positive de l'axe et les stations du large dans la partie négative ;
  - (ii) l'axe 3, illustrant l'évolution saisonnière des paramètres environnementaux sur la zone d'étude, avec dans la partie positive les stations échantillonnées en juillet et dans la partie négative les stations d'avril et mai.



**Figure I.18 :** Analyse spatio-temporelle des observations de surge uptake. Cercle des corrélations des variables (a) et projections des observations (b) sur le plan 2 – 3 issu de l’ACP réalisée sur les paramètres environnementaux [9 variables × 11 observations]. Les variables et les stations structurant les axes sont indiquées en rouge (gras) pour l’axe 2, en vert pour l’axe 3 et en noir gras pour les deux axes.

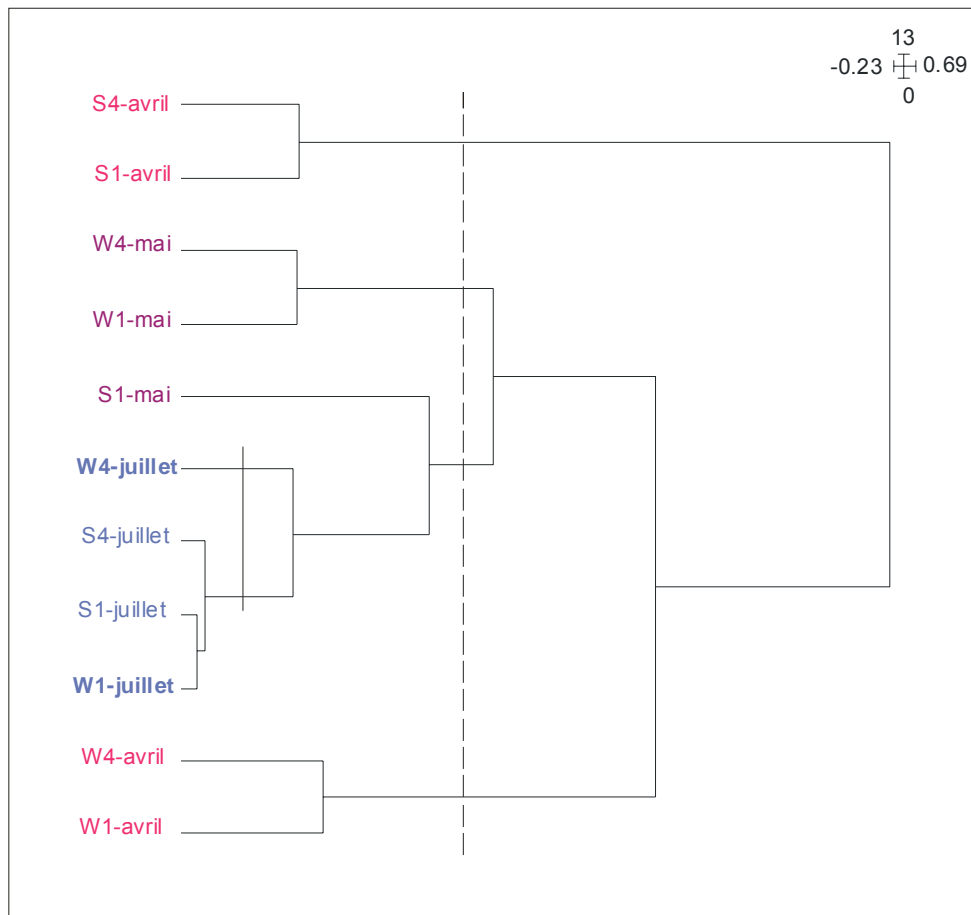
Afin d'affiner l'analyse du cadre spatio-temporel des observations de surge uptake, une classification hiérarchique des différentes stations de mesure a été réalisée en utilisant les coordonnées des stations obtenues après l'ACP (Figure I.19). L'analyse de la classification hiérarchique met en évidence 4 groupes de stations :

- (i) un 1<sup>er</sup> groupe constitué des stations de la Baie de Somme échantillonnées en avril ;
- (ii) un 2<sup>ème</sup> groupe constitué des stations du site de Wimereux échantillonnées en mai ;
- (iii) un 3<sup>ème</sup> groupe correspondant aux stations du site de Wimereux et de la Baie de Somme échantillonnées en juillet, ainsi que la station S1 mai ;
- (iv) un 4<sup>ème</sup> groupe constitué des stations échantillonnées en avril sur le site de Wimereux.

Ces résultats mettent en évidence l'existence d'un gradient nord/sud très marqué en avril. A cette période, le site de Wimereux est soumis à des vents forts (5 à 6 m.s<sup>-1</sup>) de secteur nord/nord-ouest (en particulier au large), alors que les stations de la Somme sont soumises à des vents de moindre intensité (4 m.s<sup>-1</sup>) de secteur est/nord-est. Les transects côte/large sont réalisés avec 1 à 2 jours de décalage entre les deux sites. Ce délai est suffisant pour observer une modification des vents dominants sur la zone et conduire à une forte différenciation des stations de Wimereux et de celles de la Baie de Somme au cours du mois d'avril.

Au mois de mai, un gradient nord/sud est à nouveau observé. Il apparaît cependant moins marqué qu'au cours de moi d'avril (indices de similarité plus faibles). A cette période, le site de Wimereux est soumis à des vents faibles (2 m.s<sup>-1</sup>) de secteur sud, alors que la station côtière de la Baie de Somme est soumise à des vents forts (5 m.s<sup>-1</sup>) de secteur ouest.

En revanche une situation relativement homogène est observée en juillet, malgré l'existence d'un gradient côte/large assez marqué (niveau de similarité plus faible) sur le site de Wimereux. En juillet l'échantillonnage sur le site de Wimereux a été réalisé en conditions de mortes eaux (faibles marnages). D'autre part la station du large et de la côte ont été échantillonnées respectivement en période de flot et de jusant. Ces conditions particulières d'échantillonnage en juillet, sont à l'origine d'un gradient côte/large marqué sur ce site à cette période.



**Figure I.19 :** Contexte spatio-temporel des observations de surge uptake Classification hiérarchique des différentes stations d'étude, d'après les coordonnées issues de l'ACP réalisée sur les paramètres spatio-temporels [9 variables  $\times$  11 observations]. En rose le mois d'avril, en mauve le mois de mai et en bleu le mois de juillet.

### I.3 CARACTERISATION DES OBSERVATIONS DE SURGE UPTAKE DANS L'ESPACE SPATIO-TEMPOREL

#### I.3.1. Choix d'un paramètre caractéristique des phénomènes de surge uptake

Afin d'étudier la capacité des différents assemblages phytoplanctoniques à utiliser des apports sporadiques en azote, les taux d'absorption apparents ont été calculés sur chaque intervalle de temps (c.f. section II.3.3.3. Chapitre 1). A partir des différentes valeurs obtenues, nous avons déterminé :

- (i) le taux d'absorption apparents maximum,  $\rho_m^*$  ;
- (ii) l'intervalle de temps  $t_m$  sur lequel il a été mesuré.

Les valeurs de  $t_m$  observées sur chaque cinétique sont reportées dans le tableau I.4. Par souci de clarté, les différents intervalles de temps entre deux mesures ont été codés (Tableau I.5). Pour 60,3 % des observations, les taux d'absorption apparents maximum sont observés au cours du

premier intervalle de temps, c'est-à-dire au cours des cinq premières minutes suivant l'ajout d'azote (ammonium ou nitrates).

En conséquence, afin d'étudier l'évolution spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale, seul le paramètre  $\rho_5^*$  sera utilisé par la suite.

**Tableau I.4:** Intervalles de temps sur lesquels sont mesurés les taux d'absorption maximum de l'azote,  $t_m$ , pour chaque stations d'étude, chaque forme ( $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ ) et chaque concentration testée (0,5, 1 et 2  $\mu\text{M}$ ). Les mesures de  $\rho_m^*$  réalisées au cours des 5 premières minutes d'incubation sont identifiées en gris ( $t_m = 1$ ).

Stations	$\text{NH}_4^+$			$\text{NO}_3^-$		
	0,5 $\mu\text{M}$	1 $\mu\text{M}$	2 $\mu\text{M}$	0,5 $\mu\text{M}$	1 $\mu\text{M}$	2 $\mu\text{M}$
W1-avril	3	1	3	1	1	6
W4-avril	1	1	1	1	3	1
S1-avril	5	3	3	1	3	1
S4-avril	6	1	4	1	2	1
<b>W1-mai</b>	1	1	1	2	2	6
<b>W4-mai</b>	1	1	1	1	1	2
<b>S1-mai</b>	4	2	1	1	1	1
W1-juillet	1	1	1	2	3	2
W4-juillet	4	1	1	1	1	1
S1-juillet	1	2	2	1	1	1
S4-juillet	1	2	2	1	2	1

**Tableau I.5 :** Codage de différents intervalles de mesures  $\Delta t$  (min). Codes utilisés dans le tableau I.3.

$\Delta t$ (min)	Code
$t_0 - 5$ min	1
5 min – 10 min	2
10 min – 15 min	3
15 min – 30 min	4
30 min – 45 min	5
45 min – 60 min	6
60 min – 120 min	7

### I.3.2. Projections des variables supplémentaires dans les 3 plans de l'ACP

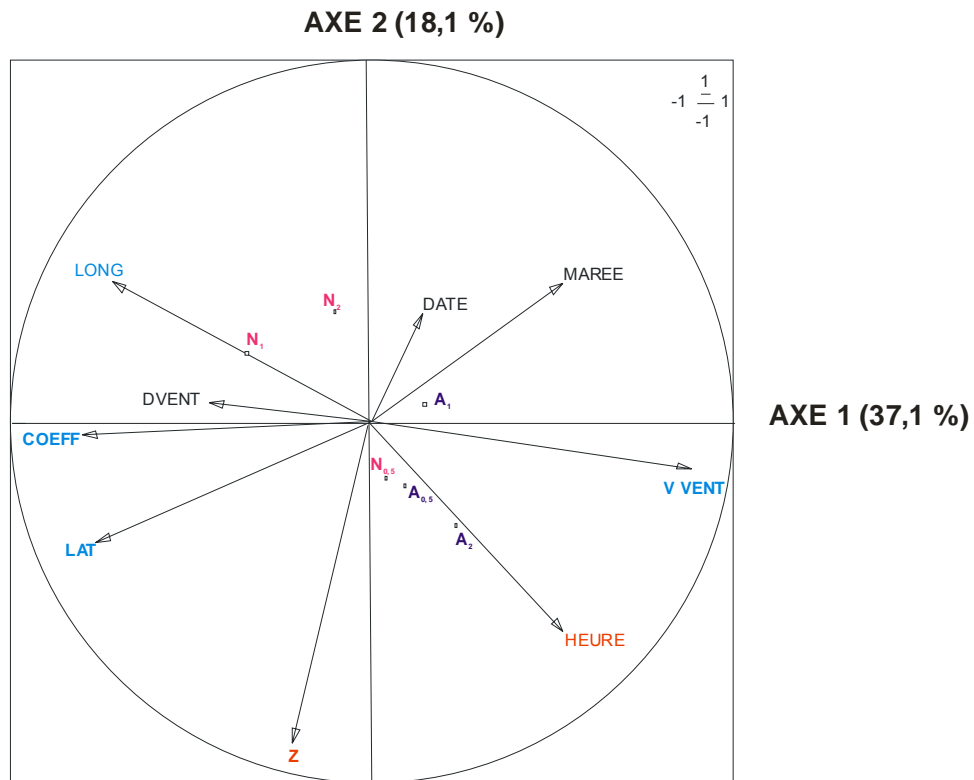
Afin de caractériser la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale au cours du printemps 2003, les taux d'absorption apparents ( $\rho_5^*$ ) mesurés sur chaque station pour chaque forme azotée et chaque concentration, ont été introduits comme variables supplémentaires et projetés dans les plans bidimensionnels définis par les 3 axes principaux de l'ACP. Par souci de clarté, les observations de surge uptake ont été codées avant leur projection dans les 3 plans (Tableau I.6).

**Tableau I.6 :** Liste des abréviations utilisées, relatives aux variables supplémentaires (taux d'absorption apparents de l'azote  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$  pour les différentes concentrations testées,  $[\text{N}]_{\text{pulses}}$ ) présentées dans le cadre des graphiques de l'analyse en composantes principales.

Abréviations	Signification des variables supplémentaires
$A_{0,5}$	$\rho_5^*, \text{NH}_4^+ ; [\text{NH}_4^+]_{\text{pulse}} = 0,5 \mu\text{M}$
$A_1$	$\rho_5^*, \text{NH}_4^+ ; [\text{NH}_4^+]_{\text{pulse}} = 1 \mu\text{M}$
$A_2$	$\rho_5^*, \text{NH}_4^+ ; [\text{NH}_4^+]_{\text{pulse}} = 2 \mu\text{M}$
$N_{0,5}$	$\rho_5^*, \text{NO}_3^- ; [\text{NO}_3^-]_{\text{pulse}} = 0,5 \mu\text{M}$
$N_1$	$\rho_5^*, \text{NO}_3^- ; [\text{NO}_3^-]_{\text{pulse}} = 1 \mu\text{M}$
$N_2$	$\rho_5^*, \text{NO}_3^- ; [\text{NO}_3^-]_{\text{pulse}} = 2 \mu\text{M}$

La projection des données de surge uptake dans le plan 1 - 2 de l'ACP (Figure I.20) met en évidence :

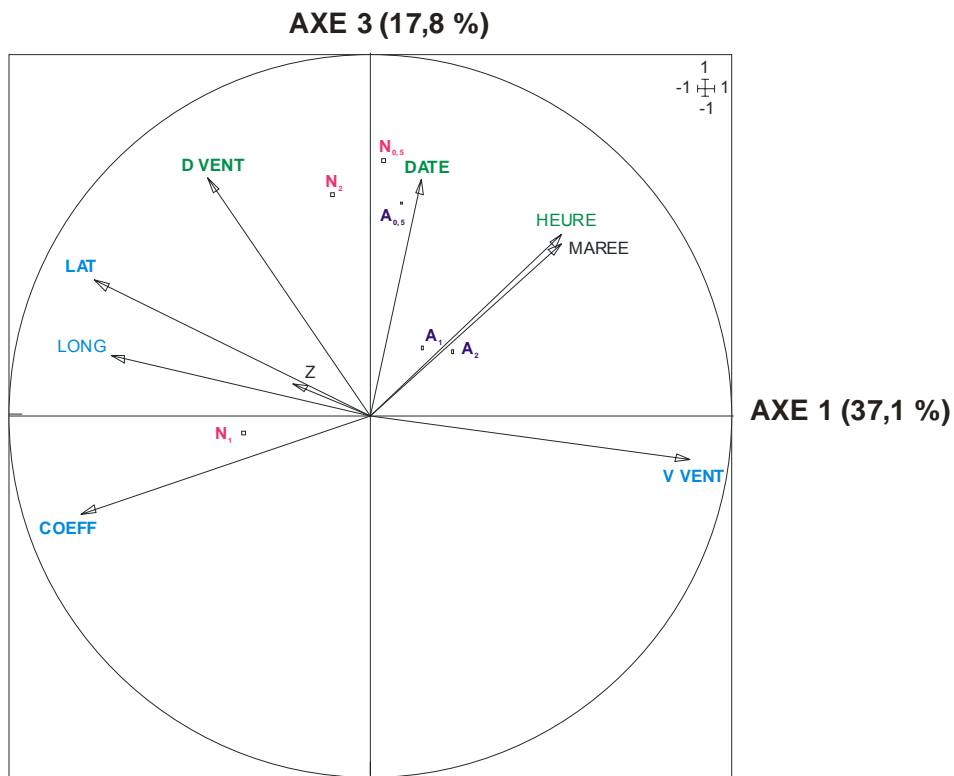
- (i) l'existence d'un gradient nord/sud des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale au cours de la période d'étude, dépendant de la forme et de la concentration en azote considérée, les données de surge uptake se répartissant à la fois dans les parties positive et négative de l'axe 1. Cependant ces données n'apparaissent pas associées aux variables structurants l'axe 1 (vitesses du vent, coefficient de marée et latitude) et semblent plutôt opposées à la longitude ;
- (ii) l'existence d'un gradient côte/large du surge uptake sur l'ensemble de la zone d'étude, mais aussi et surtout, un surge uptake très dépendant de l'heure solaire à laquelle ont été réalisées ces mesures.



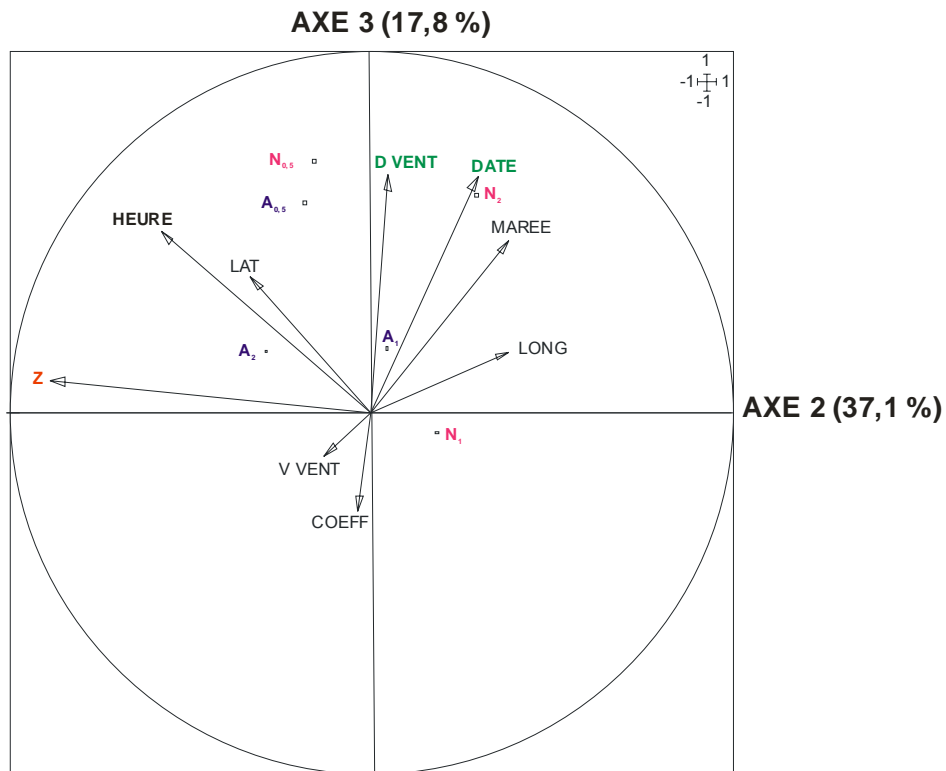
**Figure I.20 :** Caractérisation de la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake. Cercle des corrélations des variables environnementales et des variables supplémentaires sur le plan 1 – 2 issu de l’ACP. Taux d’absorption apparents de l’ammonium, (A ; bleu foncé) et des nitrates (N ; rose) pour les différentes concentrations testées.

Les projections des variables supplémentaires dans les plans 1 - 3 (Figure I.21), et 2 - 3 (Figure I.22) font apparaître l’importance :

- (i) de la date de prélèvement : l’augmentation des taux d’absorption apparents avec la date de prélèvement laissent en effet supposer une augmentation des phénomènes de surge uptake au cours de la saison ;
- (ii) de l’heure solaire à laquelle ont été réalisées ces mesures.



**Figure I.21 :** Caractérisation de la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake. Cercle des corrélations des variables environnementales et des variables supplémentaires sur le plan 1 – 3 issu de l’ACP. Taux d’absorption apparents de l’ammonium, (A ; bleu foncé) et des nitrates (N ; rose) pour les différentes concentrations testées



**Figure I.22 :** Caractérisation de la dynamique spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake. Cercle des corrélations des variables environnementales et des variables supplémentaires sur le plan 2 – 3 issu de l’ACP. Taux d’absorption apparents de l’ammonium, (A ; bleu foncé) et des nitrates (N ; rose) pour les différentes concentrations testées.



➤ **L'introduction des taux d'absorption apparents de l'ammonium et des nitrates pour les différentes concentrations testées dans les plans bidimensionnels, définis par les 3 axes principaux de l'ACP, a permis de caractériser l'espace spatio-temporel des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale au cours de la période d'étude. Ainsi, nous avons mis en évidence l'existence de gradients nord/sud et côte/large de ces phénomènes ainsi qu'une évolution saisonnière marquée sur l'ensemble de la zone d'étude.**

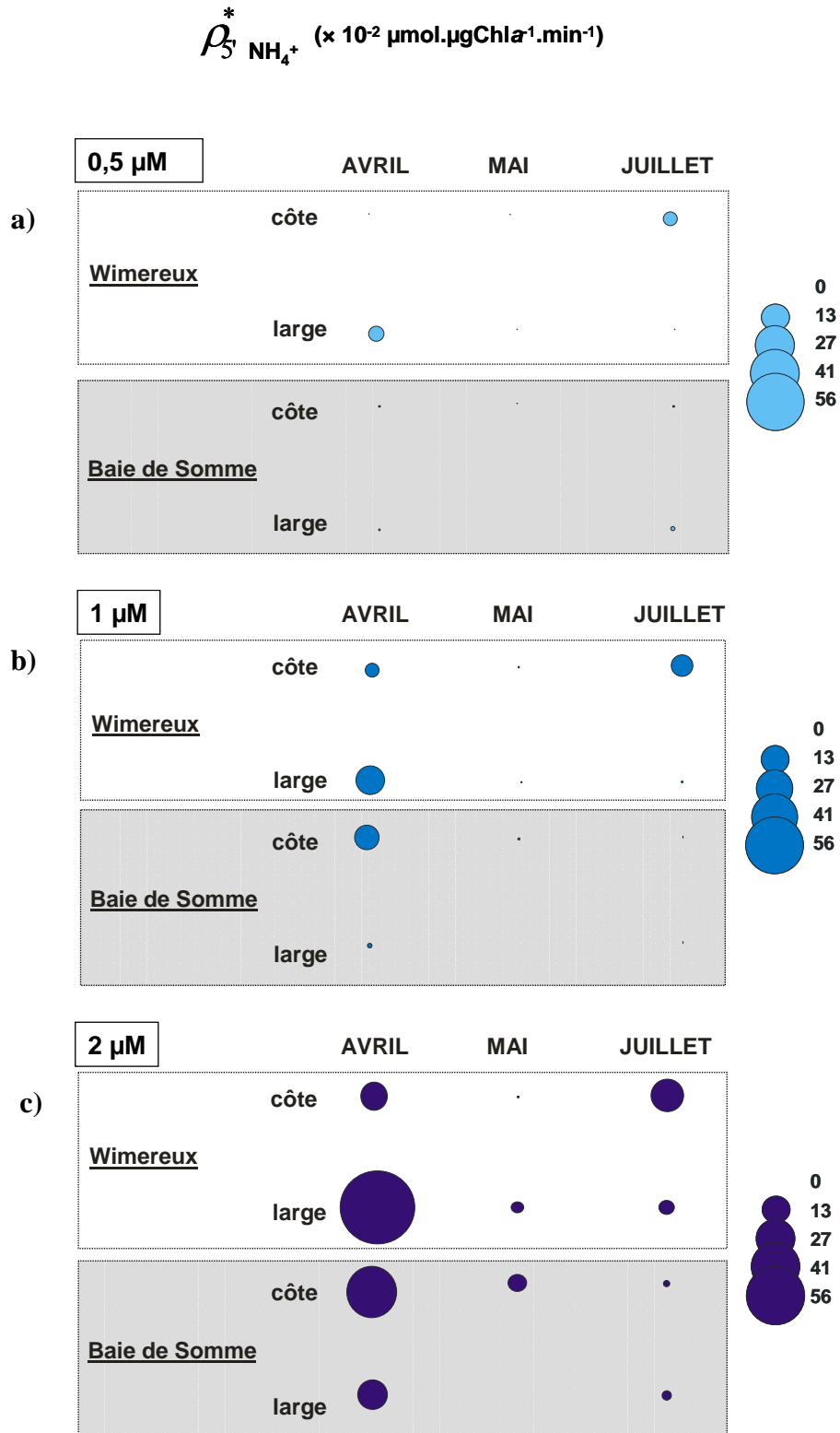
## **II. VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES PHENOMENES DE SURGE UPTAKE**

Afin d'étudier plus en détail l'évolution spatio-temporelle du phénomène de surge uptake mise en évidence dans la section I de ce chapitre, une cartographie des valeurs de surge uptake obtenues sur chaque station et pour chaque concentration testée a été réalisée pour les deux formes azotées utilisées,  $\text{NH}_4^+$  (Figure I.23) et  $\text{NO}_3^-$  (Figure I.24).

### **II.1. ABSORPTION APPARENTE D'AMMONIUM EN REPOSE A UN PULSE**

#### **II.1.1. Rôle des concentrations en $\text{NH}_4^+$ du pulse**

L'augmentation de la teneur en  $\text{NH}_4^+$  de l'ajout est à l'origine d'une augmentation des taux d'absorption apparents (Figure I.23). Cette augmentation est observée sur l'ensemble des stations et au cours des différentes périodes étudiées. Ainsi, les taux d'absorption mesurés à la station Wimereux large (W4) en avril, de  $11,5 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  sont 2 et 5 fois plus élevés pour des concentrations de pulse de 1 et 2  $\mu\text{M}$ , comparativement à des concentrations de 0,5  $\mu\text{M}$  (Figure I.23).



**Figure I.23 :** Taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  mesurés au cours des 5 premières minutes ( $\rho_5^* \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) pour les trois concentrations testées : a) 0,5  $\mu\text{M}$ , b) 1  $\mu\text{M}$  et c) 2  $\mu\text{M}$ .

### II.1.2. Evolution temporelle

Les taux d'absorption étant relativement faibles pour des concentrations de pulse de 0,5 et 1  $\mu\text{M}$ , les observations réalisées pour les ajouts de 2  $\mu\text{M}$  sont celles qui rendent le mieux compte de l'évolution spatio-temporelle des processus de surge uptake en Manche Orientale (Figure I.23b). En conséquence, cette concentration sera utilisée dans la suite de notre description, sachant que des évolutions similaires sont observées pour les concentrations 0,5 et 1  $\mu\text{M}$ .

Les 3 périodes d'étude montrent des réponses différentes sur l'ensemble de la zone :

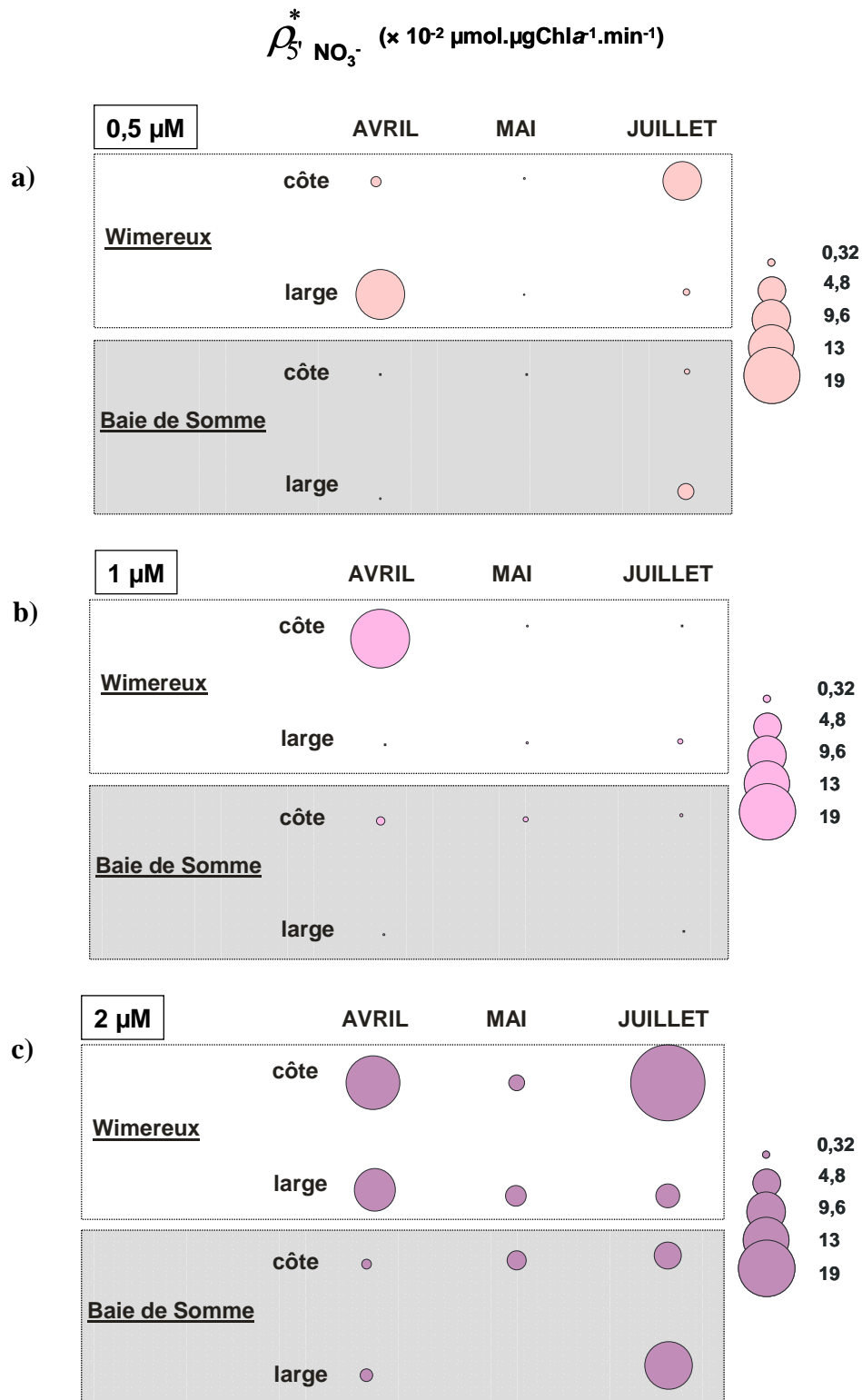
- (i) le mois d'avril, caractérisé par des taux d'absorption maximum :  $55,3 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  ;
- (ii) le mois de mai, au cours duquel les taux d'absorption sont 15 fois plus faibles qu'au cours du mois d'avril ;
- (iii) le mois de juillet caractérisé par la reprise des phénomènes de surge uptake à un niveau intermédiaire par rapport à avril et mai, soit  $11,5 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ , à la côte à Wimereux (W1).

### II.1.3. Hétérogénéité spatiale

A l'exception du mois de mai, les taux d'absorption apparents  $\rho_5^*$  sont généralement plus élevés sur le site de Wimereux qu'en Baie de Somme (Figure I.23). De plus, un gradient côte/large, évoluant au cours du temps est observé sur chacun de ces sites.

Sur le site de Wimereux, un gradient croissant des taux d'absorption de la côte vers le large est observé au mois d'avril ( $55,3 \times 10^{-2}$  au large contre  $8,89 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  à la côte). Au mois de juillet, le gradient côte/large est inversé et le taux d'absorption maximal est mesuré à la côte, où il atteint alors des valeurs de  $11,5 \times 10^{-2}$  contre  $2,8 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  au large.

Sur le site de la Baie de Somme, le mois d'avril est caractérisé par un gradient décroissant de la côte vers le large :  $28,5 \times 10^{-2}$  à  $9,6 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ . Au cours du mois de juillet, les taux d'absorption apparents restent faibles sur l'ensemble de la zone, et aucun gradient côte/large marqué n'est observé à cette période ; les valeurs de  $\rho_5^*$  varient alors de 0,8 et  $1,4 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  entre la côte et le large respectivement.



**Figure I. 24 :** Taux d'absorption apparents de  $\text{NO}_3^-$  mesurés au cours des 5 premières minutes ( $\rho_{5'}^* \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) pour les trois concentrations testées : **a)** 0,5  $\mu\text{M}$ , **b)** 1  $\mu\text{M}$  et **c)** 2  $\mu\text{M}$ .

## II.2. ABSORPTION APPARENTE DES NITRATES EN REPONSE A UN PULSE

### II.2.1. Rôle des concentrations en $\text{NO}_3^-$ du pulse

A l'instar de l'ammonium, les valeurs maximales d'absorption au cours des 5 premières minutes d'incubation ont été observées pour des concentrations élevées de 2  $\mu\text{M}$  (Figure I.24). Cependant, l'effet de la teneur en  $\text{NO}_3^-$  du pulse apparaît plus complexe que celle décrite précédemment pour  $\text{NH}_4^+$ . Ainsi pour des teneurs de 1  $\mu\text{M}$ , les taux d'absorption sont fortement réduits par rapport à ceux mesurés pour des ajouts de plus faibles (0,5  $\mu\text{M}$ ) et plus fortes concentrations (2  $\mu\text{M}$ ), sur la majeure partie des stations étudiées (Figure I.24b). Seule la station côtière de Wimereux au mois d'avril se distingue par des taux d'absorption élevés de  $15,1 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ , après un pulse de  $\text{NO}_3^-$  de 1  $\mu\text{M}$ .

### II.2.2. Evolution temporelle

L'évolution temporelle des taux d'absorption apparents en  $\text{NO}_3^-$  montre un schéma différent de celui décrit précédemment pour  $\text{NH}_4^+$  (Figure I.24) :

- (i) le mois d'avril est caractérisé par des taux d'absorption élevés :  $9,8 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  ;
- (ii) au mois de mai, les taux d'absorption sont fortement réduits et les valeurs maximales sont observées au large de Wimereux ( $1,6 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) ;
- (iii) les valeurs maximales sont observées au cours du mois de juillet :  $18,9 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ .

### II.2.3. Hétérogénéité spatiale

Les taux d'absorptions les plus élevées sont recensés sur le site de Wimereux tout au long de la période d'étude (Figure I.24). En avril, le rapport entre les taux d'absorption mesurés à la côte et au large varient suivant la concentration en nitrates ajoutée. Ainsi pour des ajouts de 0,5  $\mu\text{M}$ , le gradient est croissant de la côte vers le large ( $2,59 \times 10^{-2}$  et  $12,8 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$  respectivement), alors que pour des concentrations plus élevées (1 et 2  $\mu\text{M}$ ), les taux d'absorption mesurés à la côte sont plus élevés que ceux mesurés au large. Le taux d'absorption maximal ( $15,1 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) est mesuré sur cette zone au niveau de la zone côtière après l'ajout de 1  $\mu\text{M}$  (Figure I.24b). Cette tendance disparaît en mai, période au cours de laquelle les taux d'absorption sont fortement réduits. En revanche, en juillet un gradient côte/large apparaît

clairement et le taux d'absorption maximal ( $18,9 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) est alors mesuré à la côte (Figure I.24c).

En Baie de Somme, les taux d'absorption faibles en avril ( $< 0,5 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) sur l'ensemble de la zone augmentent en mai pour des concentrations de pulse de 2  $\mu\text{M}$  ( $1,35 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ). Enfin en juillet, le taux d'absorption mesuré au large ( $7,9 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) est supérieur à celui observé à la côte ( $2,9 \times 10^{-2} \mu\text{mol} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ ) après un ajout de 2  $\mu\text{M}$  (Figure I.24c).

➤ **Les résultats obtenus mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle des phénomènes de surge uptake en Manche Orientale au cours de la période d'étude, dépendante de la forme d'azote considérée,  $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ .**

**D'un point de vue temporel**, différents schémas sont observés au cours des trois périodes d'étude :

(i) le mois d'avril est caractérisé par des taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  maximum ;

(ii) le mois de mai est caractérisé par une chute importante des phénomènes de surge uptake sur l'ensemble de la zone, pour les deux formes d'azote ;

(iii) la période de juillet correspond à une reprise des phénomènes de surge uptake et est caractérisée par des taux d'absorption apparents de  $\text{NO}_3^-$  maximum.

**D'un point de vue spatial**, cette forte hétérogénéité est observée sur les deux échelles étudiées :

(i) entre les deux sites d'étude, Wimereux et Baie de Somme, les taux d'absorption apparents ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) sont plus importants à Wimereux qu'en Baie de Somme et ce, quelle que soit la période considérée ;

(ii) au sein d'un même site entre les eaux côtières et les eaux du large. Ce gradient côte/large évoluent au cours du temps sur chaque site d'étude, et suivant la forme d'azote considérée (Tableau I.7).

**Tableau I.7 :** Gradients côte/large des taux d'absorption apparents de l'azote ( $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$ ) sur chaque site d'étude (Wimereux et Somme), au cours des différentes périodes d'étude (avril, mai et juillet). C : côte et L : large.  $C < L$  : gradient croissant de la côte vers le large ;  $C > L$  : gradient décroissant de la côte vers le large.  $C \approx L$  : absence de gradient. Période de mai en Somme : pas de données au large.

Période	Formes azotées	Wimereux	Somme
Avril	$\text{NH}_4^+$	$C < L$	$C > L$
	$\text{NO}_3^-$	$C < L$ (0,5 $\mu\text{M}$ ) ; $C > L$ (2 $\mu\text{M}$ )	$C \approx L$
Mai	$\text{NH}_4^+$	$C < L$	
	$\text{NO}_3^-$	$C \approx L$	
Juillet	$\text{NH}_4^+$	$C > L$	$C > L$
	$\text{NO}_3^-$	$C > L$	$C < L$

Cette variabilité peut être liée :

- (i) en premier lieu, aux assemblages phytoplanctoniques se succédant sur chaque site d'étude au cours de la saison. Différentes espèces peuvent développer des capacités d'absorption différentes vis-à-vis des apports sporadiques en azote ( $\text{NH}_4^+$  et/ou  $\text{NO}_3^-$ ) ;
- (ii) à d'autres paramètres environnementaux, présentant eux-mêmes une forte variabilité spatiale et temporelle tels que les paramètres hydrologiques (température, salinité, irradiance, concentrations en azote initiales) et hydrodynamiques (turbulence).

Afin d'appréhender le rôle des différents assemblages phytoplanctoniques sur la variabilité des processus de surge uptake, il est nécessaire de caractériser les successions phytoplanctoniques sur chaque site d'étude, en terme d'abondance, de biomasse et de structure des communautés.

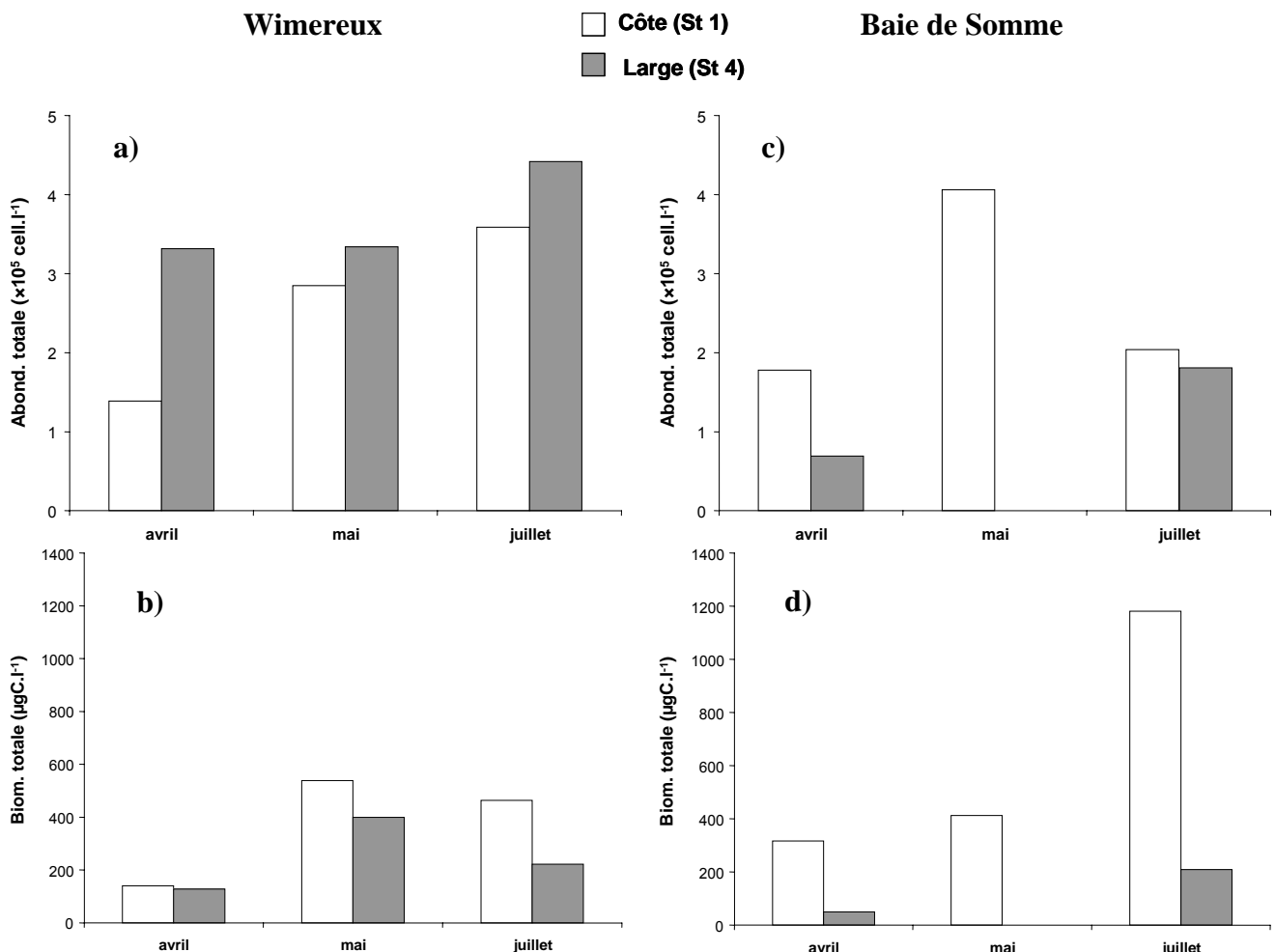
### III. ABONDANCES, BIOMASSES ET STRUCTURE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

#### III.1. EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES STOCKS

Les abondances phytoplanctoniques observées à Wimereux, comprises entre  $1,4 \times 10^5$  et  $4,4 \times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$ , sont du même ordre de grandeur que celles observées en Baie de Somme où elles varient entre  $0,7 \times 10^5$  et  $4,6 \times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$  (Figures I.25). De la même manière, les biomasses phytoplanctoniques totales mesurées sur les sites de Wimereux et de la Baie de Somme et variant respectivement de 128,1 à 539,0  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  et de 49,4 à 412,3  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  sont du même ordre de grandeur, sauf au cours du mois de juillet où elles atteignent des valeurs maximales de 1183,3  $\mu\text{gC.l}^{-1}$  dans les eaux côtières de la Baie de Somme (Figure I.25).

Sur le site de Wimereux, le gradient côte/large d'abondance phytoplanctonique est très marqué pour toutes les périodes d'échantillonnage et augmente régulièrement entre avril et juillet, passant de  $1,4$  à  $3,6 \times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$  à la côte et de  $3,3$  à  $4,4 \times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$  au large (Figure I.25a). La biomasse carbonée totale est au contraire plus importante dans les eaux côtières et les valeurs maximales sont observées au mois de mai, atteignant  $539,0 \mu\text{gC.l}^{-1}$  à la côte et  $399,6 \mu\text{gC.l}^{-1}$  au large (Figure I.25b).

En terme de biomasse et d'abondance, les eaux côtières du site de la Baie de Somme sont plus riches que les eaux du large (Figure I.25c et d). Les abondances phytoplanctoniques varient de  $0,7$  à  $4,1 \times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$ , les valeurs maximales étant relevées en mai à la côte, alors que les biomasses variant de  $49,4$  à  $1181,3 \mu\text{gC.l}^{-1}$  présentent des valeurs maximales à la côte en juillet.



**Figure I.25 :** Evolution des abondances **a)** et **c)** (Abondance Totale ;  $\times 10^5 \text{ cell.l}^{-1}$ ) et des biomasses **b)** et **d)** (Biomasse Totale ;  $\mu\text{gC.l}^{-1}$ ) phytoplanctoniques sur les deux masses d'eau côtière (blanc) et du large (gris) sur les deux sites d'étude.

Numériquement les diatomées dominent sur l'ensemble de la zone en mai et juillet (82 à 97% de l'abondance totale; Tableau I.8) et représentent alors plus de 58% de la biomasse carbonée. Au mois d'avril, cette dominance des diatomées est moins marquée dans les eaux côtières des deux



sites d'étude (50,0% et 45,9%, pour Wimereux et Somme respectivement ; Tableau I.8) et *P. globosa*/flagellés constitue alors le deuxième groupe dominant (40,0% à Wimereux et 51,1% en Baie de Somme). Les cellules de *P. globosa* étant de petite taille<sup>19</sup> (5 µm), ce groupe contribue peu à la biomasse carbonée totale (< 1%). Les dinoflagellés, de relativement grande taille (> 50 µm), bien que peu abondants en avril et mai (respectivement 3,7 et 0,5% de l'abondance totale), contribuent à 33,4 et 41,9% de la biomasse totale dans les eaux du large sur le site de Wimereux (Tableau I.8).

**Tableau I.8 :** Abondances et biomasses absolues (et relatives, %) des 3 groupes phytoplanctoniques principaux (diatomées, dinoflagellés et *P. globosa*/flagellés) sur chaque station échantillonnée au cours de la période d'étude.

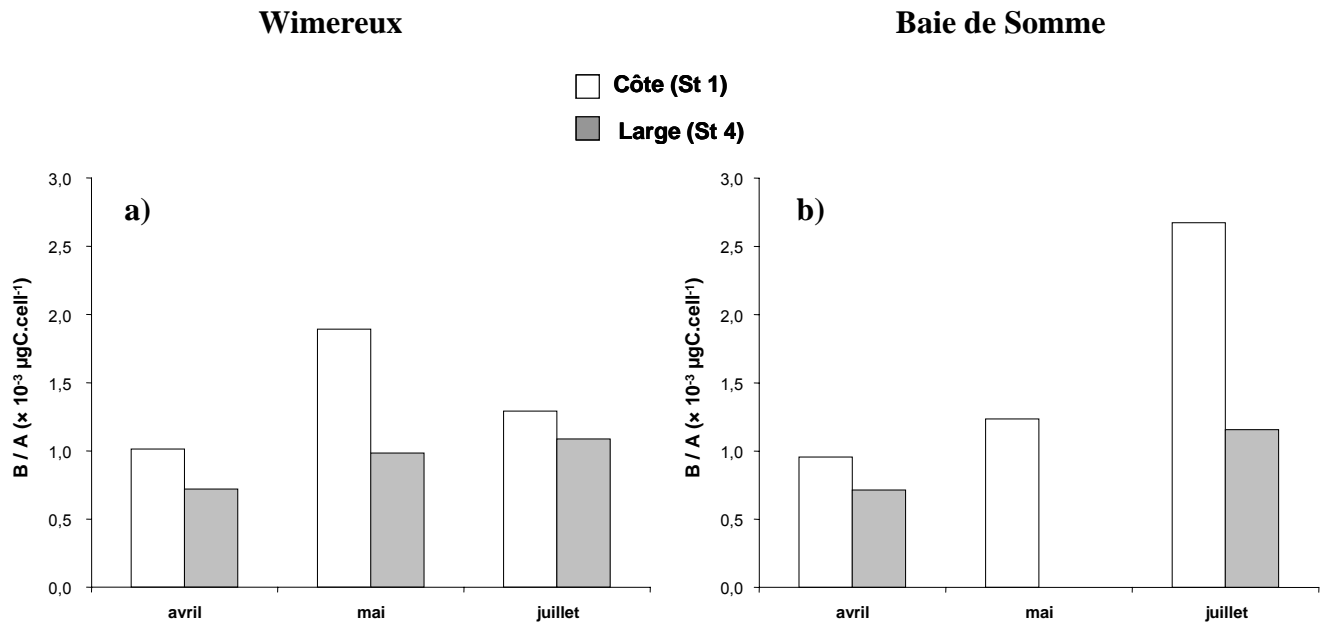
	Diatomées		Dinoflagellés		<i>P. globosa</i> + flagellés	
	Abondance ( $\times 10^5 \text{cell.l}^{-1}$ )	Biomasse ( $\mu\text{gCl}^{-1}$ )	Abondance ( $\times 10^5 \text{cell.l}^{-1}$ )	Biomasse ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ )	Abondance ( $\times 10^5 \text{cell.l}^{-1}$ )	Biomasse ( $\mu\text{gC.l}^{-1}$ )
<b>W1-avril</b>	0,5 (50,0)	118,5 (84,4)	0,1 (10,0)	18,3 (13,0)	0,4 (40,0)	3,6 (2,6)
<b>W1-mai</b>	2,7 (95,4)	525,3 (97,5)	0,03 (1,3)	13,7 (2,5)	0,1 (3,3)	0,0 (0,0)
<b>W1-juillet</b>	2,9 (82,1)	337,4 (72,8)	0,4 (11,3)	126,2 (27,2)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)
<b>W4-avril</b>	1,6 (87,8)	208,4 (65,9)	0,1 (3,7)	105,8 (33,4)	0,1 (7,1)	2,2 (0,7)
<b>W4-mai</b>	3,9 (97,1)	240,0 (58,0)	0,02 (0,5)	172,9 (41,9)	0,1 (1,7)	0,4 (0,1)
<b>W4-juillet</b>	1,9 (91,0)	1175,4 (99,5)	0,01 (6,2)	5,9 (0,5)	0,1 (2,7)	0,0 (0,0)
S1-avril	1,5 (45,9)	125,5 (99,0)	0,1 (2,6)	0,5 (0,4)	1,7 (51,1)	2,1 (1,7)
S1-mai	3,1 (92,1)	383,6 (96,0)	0,2 (5,2)	16,0 (4,0)	0,1 (2,6)	0,0 (0,0)
S1-juillet	4,1 (92,9)	216,2 (97,4)	0,3 (6,3)	2,0 (0,9)	0,03 (0,8)	3,7 (1,7)
S4-avril	3,6 (52,3)	36,9 (74,74)	0,03 (4,3)	0,4 (0,9)	0,3 (42,1)	12,0 (24,3)
S4-juillet	1,7 (93,6)	207,9 (99,4)	0,1 (5,5)	1,2 (0,6)	0,02 (1,0)	0,0 (0,0)

Les contenus cellulaires en carbone, calculés à partir des rapports entre biomasse et abondance phytoplanctonique totale, permettent d'appréhender la structure de taille des assemblages phytoplanctoniques en présence sur les différentes stations échantillonnées (Figure I.26). Sur les deux sites d'étude, les assemblages phytoplanctoniques présentent une structure de taille plus importante dans les eaux côtières par rapport aux eaux du large au cours des différentes périodes étudiées. Les tailles maximales sont observées à la côte, au cours de périodes marquées par la dominance (abondance et biomasse) de diatomées de grande taille :

- (i) en mai à Wimereux :  $1,9 \times 10^{-3} \mu\text{gC.cell}^{-1}$  (Figure I.26a) ;

<sup>19</sup> Dans la suite de ce travail les adjectifs caractérisant la taille des cellules phytoplanctoniques se réfèrent à des cellules isolées de petite taille (< 30 µm), de taille intermédiaire (30-40 µm) et de grande taille (> 50 µm).

(ii) en juillet en Baie de Somme :  $2,7 \times 10^{-3} \mu\text{gC.cell}^{-1}$  (Figure I.26b).



**Figure I.26 :** Evolution des rapports Biomasse/Abondance (B/A) phytoplanctonique totale ( $\mu\text{gC.cell}^{-1}$ ) au sein des deux masses d'eau côtière (blanc) et du large (gris) sur les deux sites d'étude, Wimereux (a) et Baie de Somme (b).

### III.2. STRUCTURE ET VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

La structure et la variabilité des assemblages phytoplanctoniques sur les différentes stations échantillonnées entre avril et juillet 2003 sur la zone d'étude ont été étudiées grâce à une analyse factorielle des correspondances (AFC), appliquée à la matrice des abondances phytoplanctoniques [43 taxa  $\times$  11 observations]. Cette analyse rend compte à la fois de l'évolution spatiale et temporelle de tous les taxa<sup>20</sup> (dominants ou non) échantillonnés au cours de la période d'étude.

#### III.2.1. Codage des variables et des observations

Pour faciliter la représentation graphique des taxa et des stations échantillonnées, différentes abréviations ont été utilisées (Tableau I.9). Les différentes stations ont été codées suivant la zone d'étude, « S » pour le site de Baie de Somme et « W » pour le site de Wimereux, sur chaque site les stations côtières correspondent aux stations « 1 » et celles du large aux stations « 4 » et le mois de prélèvement est accolé à chaque code de station (ex : W<sub>1</sub>-avril, W<sub>1</sub>-mai).

<sup>20</sup>Taxa : Groupes d'organismes vivants qui descendent d'un même ancêtre et qui ont certains caractères communs. Le terme taxa est préféré à celui d'espèce car tous les protistes énumérés n'ont pas été identifiés au même niveau taxonomique.

**Tableau I.9** : Liste des abréviations utilisées, relatives aux espèces phytoplanctoniques présentées dans le cadre des graphiques de l'analyse factorielle des correspondances, appliquée à la matrice des abondances [43 taxa × 11 observations].

Abréviation	Genre / Espèce	Abréviation	Genre / Espèce
CRY	<i>Cryptophyta</i> sp.	PROTO	<i>Protoperdinium</i> sp.
		DICT	<i>Ditctyocha</i> sp.
PHAEO	<i>Phaeocystis globosa</i>	PLEU	<i>Pleurosigma</i> sp.
		ODON	<i>Odontella sinensis</i>
COSC	<i>Coscinodiscus</i> sp.	RSET	<i>Rhizosolenia setigera</i>
SCOQ	<i>Skeletonema costatum</i>	RIMB	<i>Rhizosolenia imbricata</i>
AGLA	<i>Asterionellopsis glacialis</i>	PSEU	<i>Pseudonitzschia pseudodelicatissima</i>
BROC	<i>Broeckmaniella brockmannii</i>		
CHAET	<i>Chaetoceros</i> sp.	KATO	<i>Katodinium</i> sp.
CDAN	<i>Chaetoceros danicus</i>	PRORO	<i>Prorocentrum micans</i>
CSOC	<i>Chaetoceros socialis</i>	TORO	<i>Torodinium</i> sp.
DIP	<i>Diploneis</i> sp.	GYMNO	<i>Gymnodinium</i> sp.
DYT	<i>Ditylum brightwelli</i>	GYRO	<i>Gyrodinium</i> sp.
CPEL	<i>Cerataulina pelagica</i>	GLAC	<i>Gyrodinium lachryma</i>
GSTRI	<i>Guinardia striata</i>	PRORO	<i>Prorocentrum</i> sp.
GFLA	<i>Guinardia flaccida</i>	NANO	<i>Nanodinoflagellés</i>
GDEL	<i>Guinardia delicatula</i>	FLAG	<i>Flagellés</i>
DFRA	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>		
LDAN	<i>Leptocylindrus danicus</i>		
TROT	<i>Thalassiosira rotula</i>	CIL	<i>Ciliés aloriqués</i>
TNIT	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	MRUB	<i>Myrionecta rubra</i>
MEL	<i>Melosira</i> sp.	ACIN	<i>Acineta</i> sp.
NAV	<i>Navicula transitans</i>		
NLONG	<i>Nitzschia longissima</i>		
NITZ	<i>Nitzschia</i> sp.		
RAPH	<i>Raphoneis amphiceros</i>		

### III.2.2. Résultats de l'AFC appliquée à la matrice des abondances phytoplanctoniques

Les deux premiers axes de l'AFC expliquent 49,0 % de la variance totale, soit 27,4 % pour l'axe 1 et 21,6 % pour l'axe 2 (Annexe A6). Par souci de clarté, les stations et les taxa sont représentés séparément. Le rôle des stations et des taxa dans la structuration des axes 1 et 2 est déterminé par l'analyse de leurs contributions relatives à l'inertie totale des axes ; ces chiffres exprimés en pourcentage sont présentés entre parenthèses dans la description des résultats qui suit. Seules les variables et observations ayant une contribution  $\geq 15$  % seront prises en compte (Annexe A7). La variabilité spatio-temporelle des assemblages phytoplanctoniques apparaît clairement dans le plan 1-2 de l'AFC (Figure I.27).

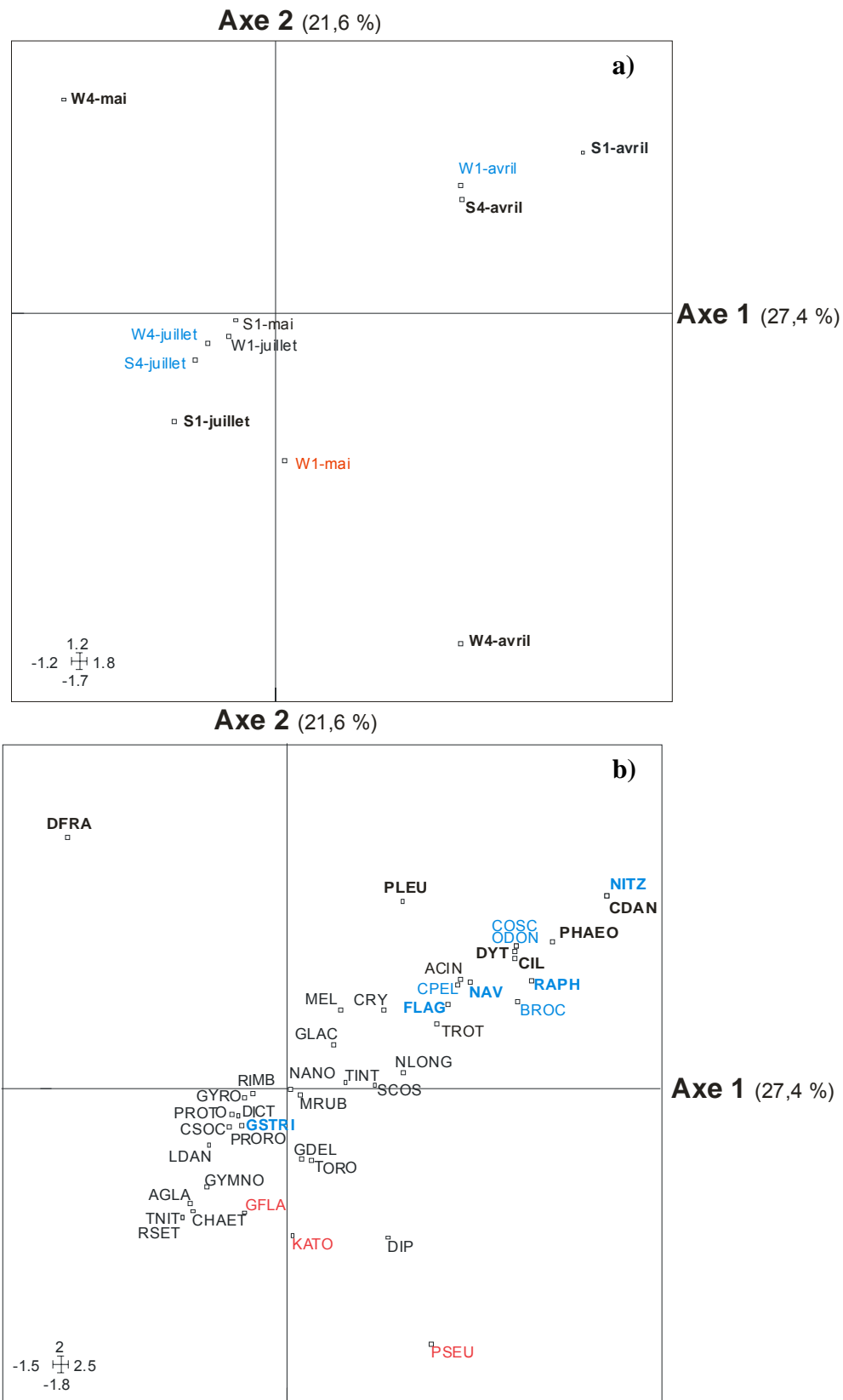
L'axe 1 reflète la structure des communautés phytoplanctoniques d'avril sur la zone d'étude. En effet, cet axe est essentiellement structuré par les stations échantillonnées en avril, qui présentent des coordonnées positives le long de l'axe 1 : S1-avril (70,6 %), S4-avril (38,2 %), W1-avril (17,2 %) et W4-avril (13,4 %) (Figure I.27a). Ces stations d'avril sont caractérisées par une grande variété d'espèces phytoplanctoniques dont principalement :

*Phaeocystis globosa* (73,7 %), des flagellés (71 %; figure I.27b), des ciliés (69,5 %), *Raphoneis amphiceros* (66,2 %), *Navicula transitans* (61,5 %), *Nitzschia* sp. (53,3 %), et *Chaetoceros danicus* (53,3 %) ;

et dans une moindre mesure (< 50%) :

des diatomées de grande taille telles que *Brockmaniella brockmannii* (49,6% ; figure I.27b), *Odontella sinensis* (47,3%), *Coscinodiscus* sp. (47,3%; figure I.5b), *Ditylum Brightwelli* (47,2%) et *Cerataulina pelagica* (45,2%).

Ces stations d'avril s'opposent aux stations échantillonnées en mai et juillet qui présentent des coordonnées négatives le long de l'axe 1 (Figure I.27a) : W4-mai (35,0%), S4-juillet (16,7%), W4-juillet (15,9%) et S1-juillet (14,3%). Ces stations sont caractérisées par un assemblage phytoplanctonique beaucoup moins diversifié, dominé essentiellement par la diatomée *Guinardia striata* (45,6 % ; figure I.27b) et *Dactyliosolen fragilissimus* (28,6%).



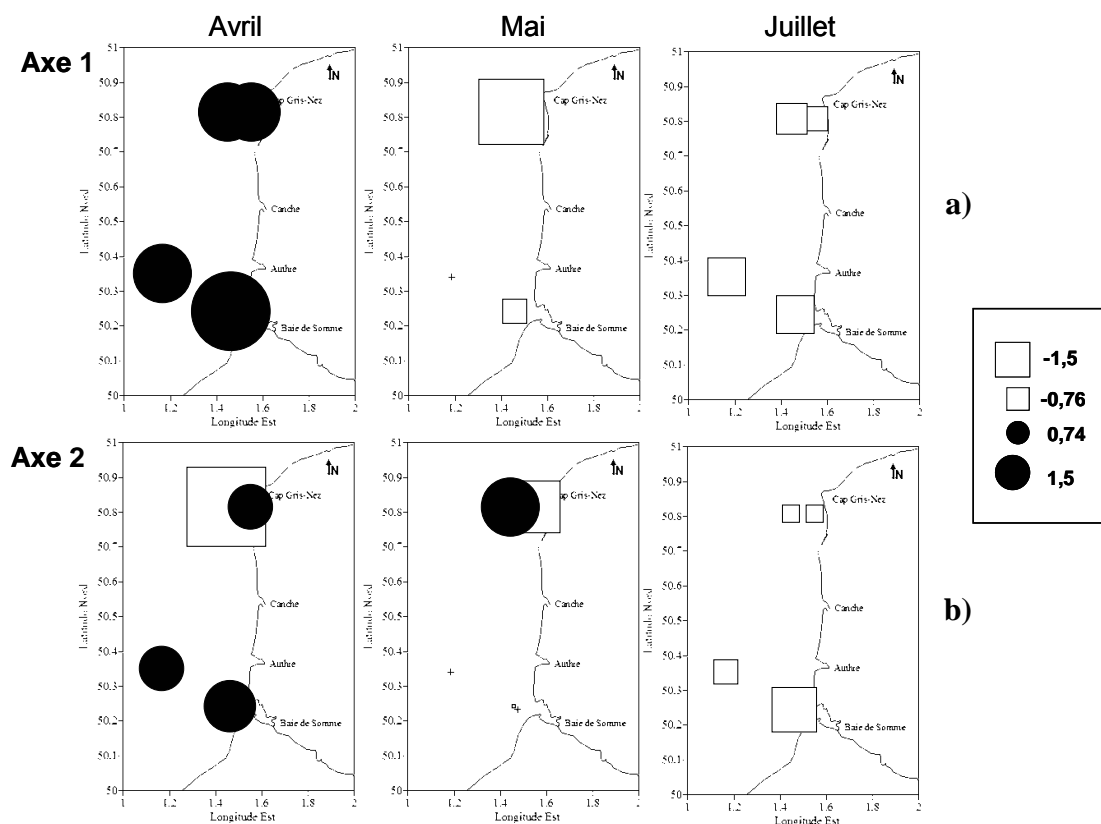
**Figure I.27 :** Projections des stations **(a)** et des espèces **(b)** dans le plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice des abondances phytoplanctoniques [43 taxa × 11 observations] échantillonnées entre avril et juillet 2003. Les taxa et les stations structurant les axes sont indiqués en bleu (gras) pour l'axe 1, en rouge pour l'axe 2 et en noir gras pour les deux axes.

L'axe 2 reflète davantage la variabilité spatiale des assemblages phytoplanctoniques sur la zone de Wimereux (gradient côte/large) au cours des mois d'avril et mai (Figure I.27a). En effet cet axe est essentiellement structuré dans sa partie négative par les stations W1-mai (61,9%), W4-avril (40,2%) et dans une moindre mesure par la station S1-juillet (15,1%), et caractérisées :

- (i) par le taxon *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (40,1%) pour W4-avril (figure I.27a) ;
- (ii) par un dinoflagellé *Katodinium* sp. (26,3% ; figure I.27b) et une diatomée *Guinardia flaccida* (24,2%), pour la station W1-mai (figure I.27b).

Elles s'opposent aux stations W4-mai (33,1%), S1-avril (18,3%) et S4-avril (13,5%) qui présentent des coordonnées positives le long de l'axe 2 (Figure I.27a), caractérisées par les taxa *D. Brightwelli* (15,7% ; figure I.27b), *C. danicus* (17,6%), *P. globosa* (20,3%) et par la présence de ciliés (20,6%). La diatomée *D. fragilissimus* (28,6%) est caractéristique de la station W4 en mai et *Pleurosigma* sp. (48,9%) de la station W1 en avril.

Les principaux faits marquant de l'évolution spatio-temporelle des assemblages phytoplanctoniques en Manche Orientale au cours de la période d'étude apparaissent dans la cartographie des coordonnées des stations le long des axes 1 et 2 (Figure I.28).

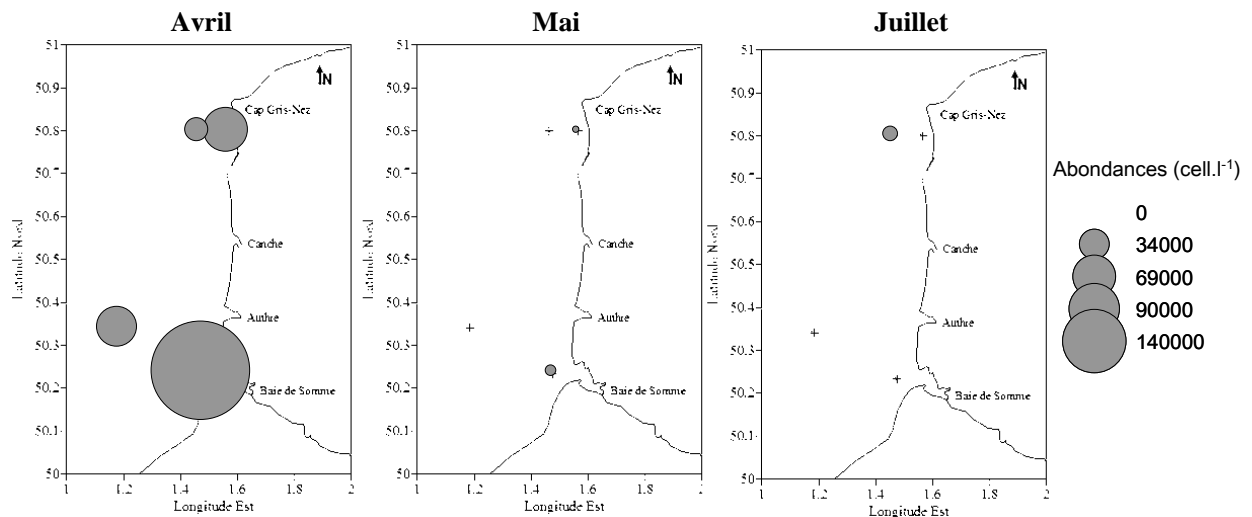


**Figure I.28 :** Communautés phytoplanctoniques. Cartographie des coordonnées des stations (variables) sur les axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des taxa phytoplanctoniques échantillonnés entre avril et juillet 2003 en Manche Orientale.

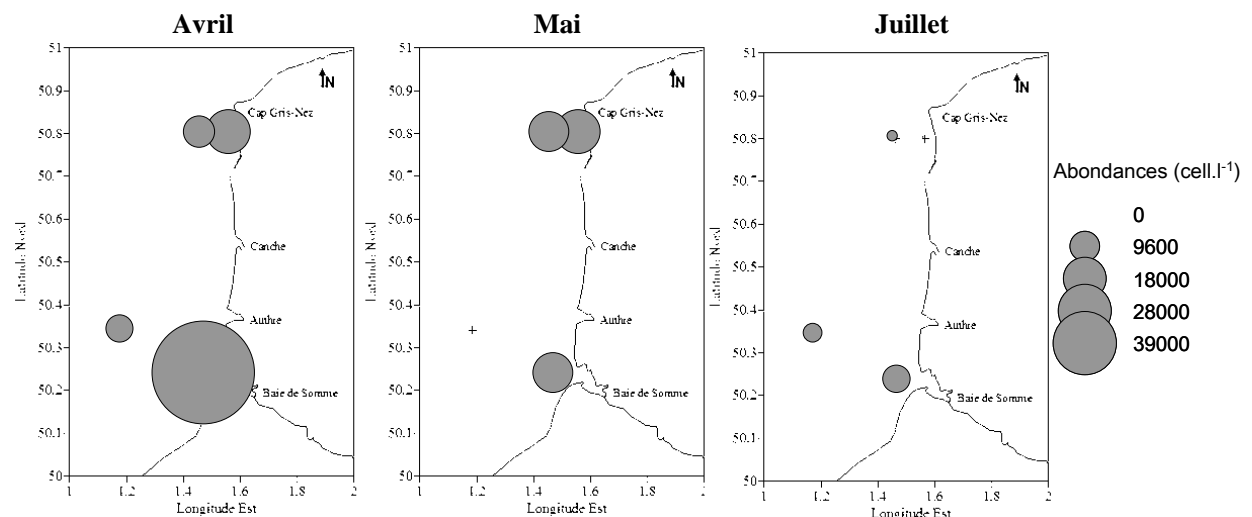
• L'axe 1 fait ainsi apparaître 2 phases temporelles distinctes pour l'ensemble des stations de la zone d'étude :

**Le mois d'avril**, où toutes les stations de la zone montrent des coordonnées positives le long de l'axe 1 (Figure I.28a). Cette période est caractérisée par la dominance de *P. globosa* (Figure I.29) sur l'ensemble de la zone. Cette espèce est alors accompagnée par de nombreux flagellés (Figure I.29) et ciliés (Figure I.30), et par un cortège de diatomées dont principalement *R. amphiceros* (Figure I.31). Ces taxa sont caractéristiques du mois d'avril sur l'ensemble de la zone d'étude. Cependant, leurs abondances sont plus élevées en Baie de Somme qu'à Wimereux et diminuent de la côte vers le large sur chacun de ces sites.

***Phaeocystis globosa***

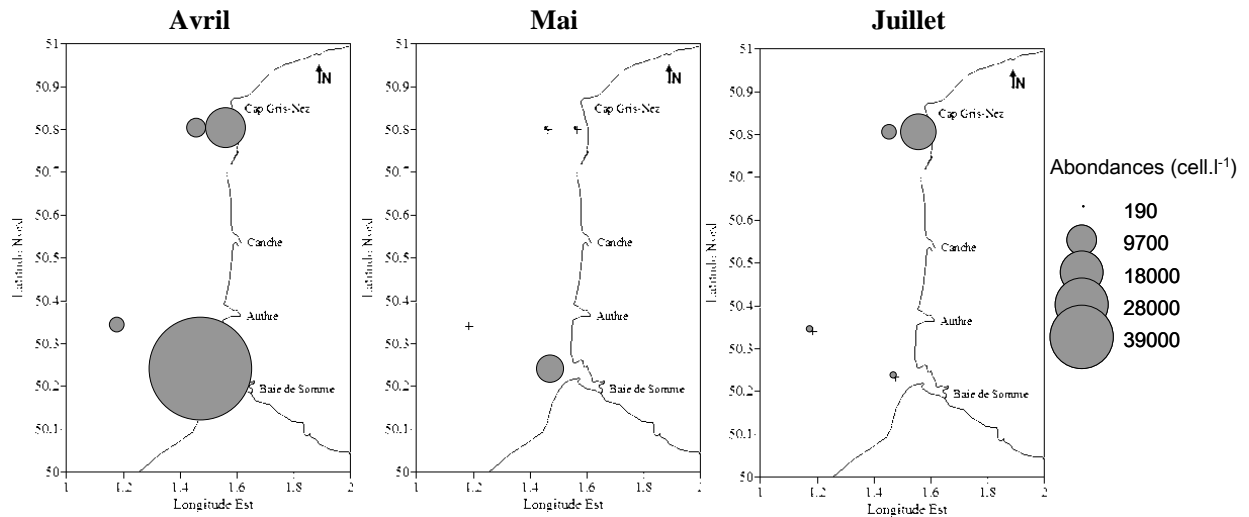


**Flagellés**

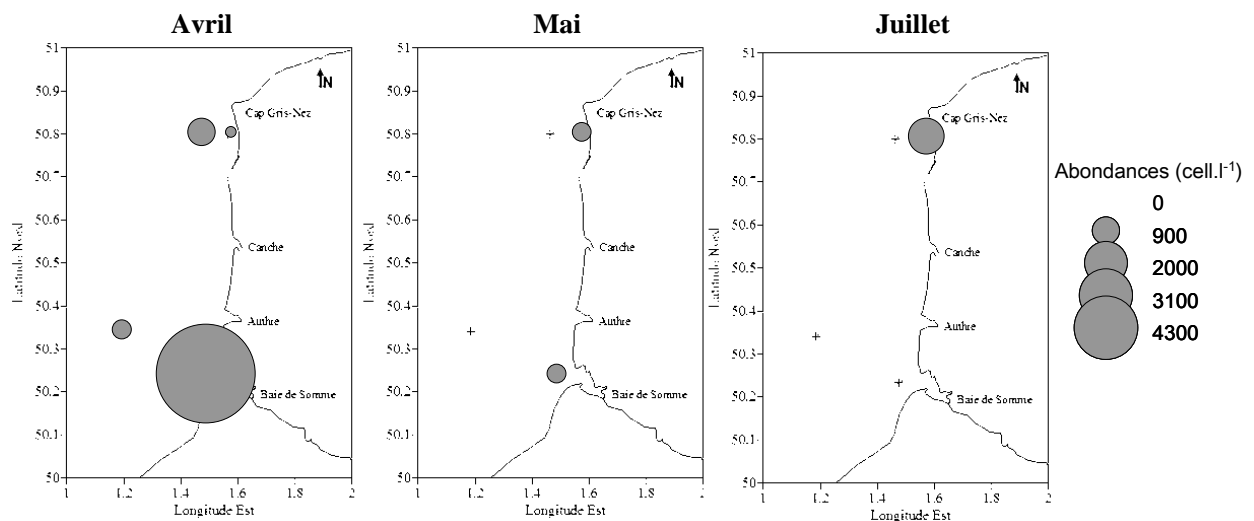


**Figure I.29 :** Taxa ubiquistes caractéristiques du mois d'avril 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *P. globosa* et des flagellés au cours des mois d'avril, mai et juillet.

## Ciliés



**Figure I.30 :** Taxon ubiquiste caractéristique du mois d'avril 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) des ciliés au cours des mois d'avril, mai et juillet.

*Raphoneis ampiceros*

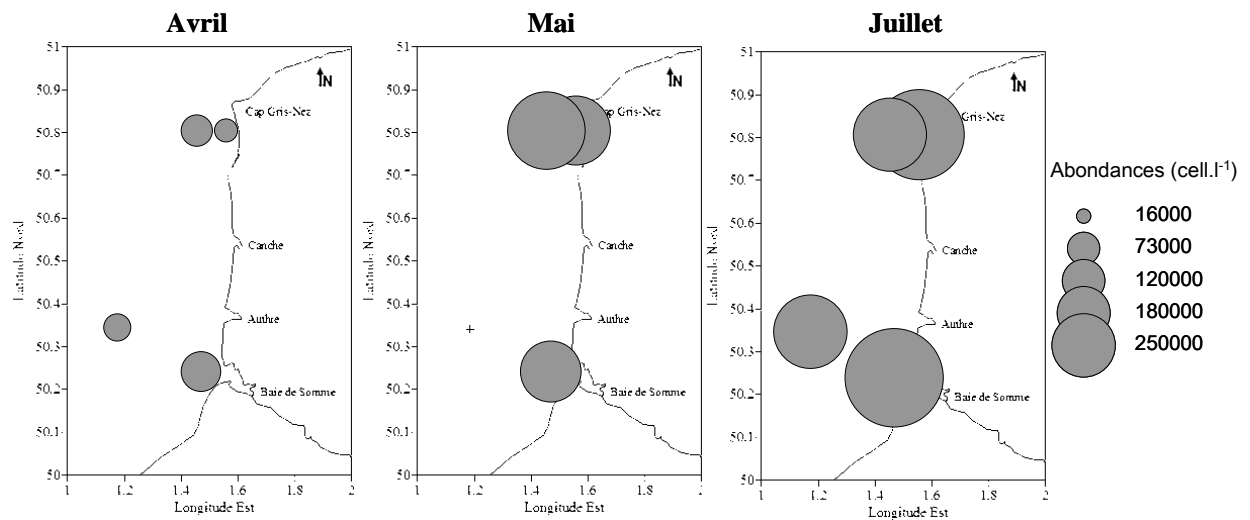
**Figure I.31 :** Taxon ubiquiste caractéristique du mois d'avril 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) d'une diatomée caractéristique *Raphoneis ampiceros* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Les mois de mai et juillet**, où la majorité des stations échantillonnées présentent des coordonnées négatives le long de l'axe 1 (Figure I.28a). Ces deux périodes sont caractérisées par la dominance des diatomées et plus particulièrement du taxon *G. striata* et *D. fragilissimus* (Figure I.32). *G. striata* est présente en forte abondance durant les mois de mai et juillet sur l'ensemble de la zone, les abondances les plus élevées étant observées en juillet à la côte en Baie de Somme (Figure I.32). La diatomée *D. fragilissimus* est un cas particulier au sein des espèces caractéristiques de la période mai/juillet. Elle n'est abondante en mai que sur le site de Wimereux et atteint alors un maximum d'abondance à  $18 \times 10^4 \text{ cell.l}^{-1}$ .

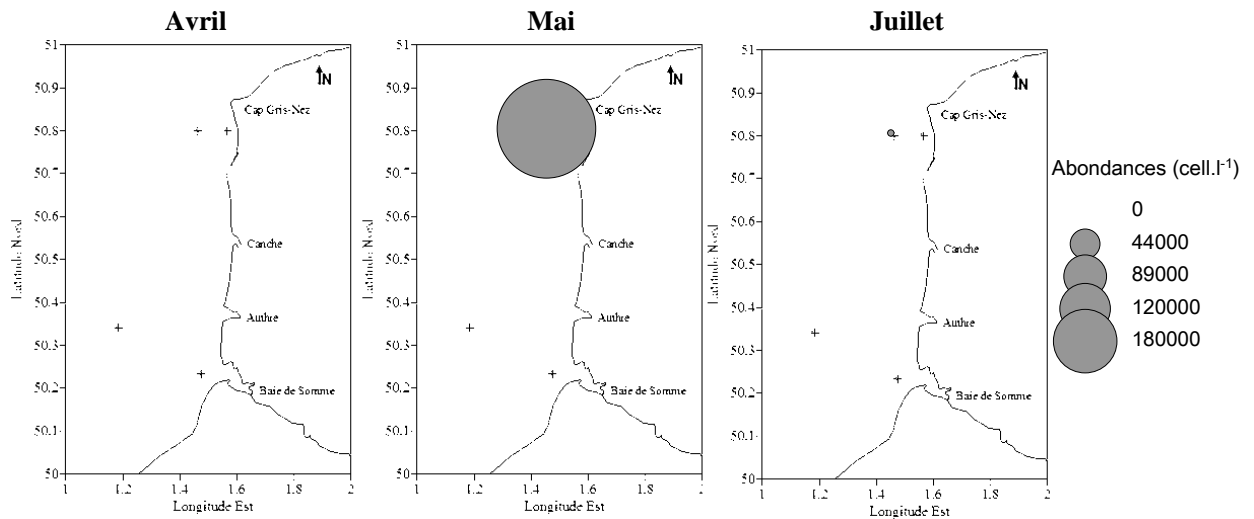


Dans une moindre mesure, d'autres diatomées sont caractéristiques de cette période sur l'ensemble de la zone, telles que *Rhizosolenia imbricata*, *Leptocylindrus danicus*, *Guinardia delicatula* et constituent alors un assemblage phytoplanctonique printanier (Figure I.33), le début d'été (juillet) étant caractérisé par l'apparition d'une diatomée coloniale de grande taille (cellule isolée ; 50 µm), *Asterionellopsis glacialis* (Figure I.34).

***Guinardia striata***

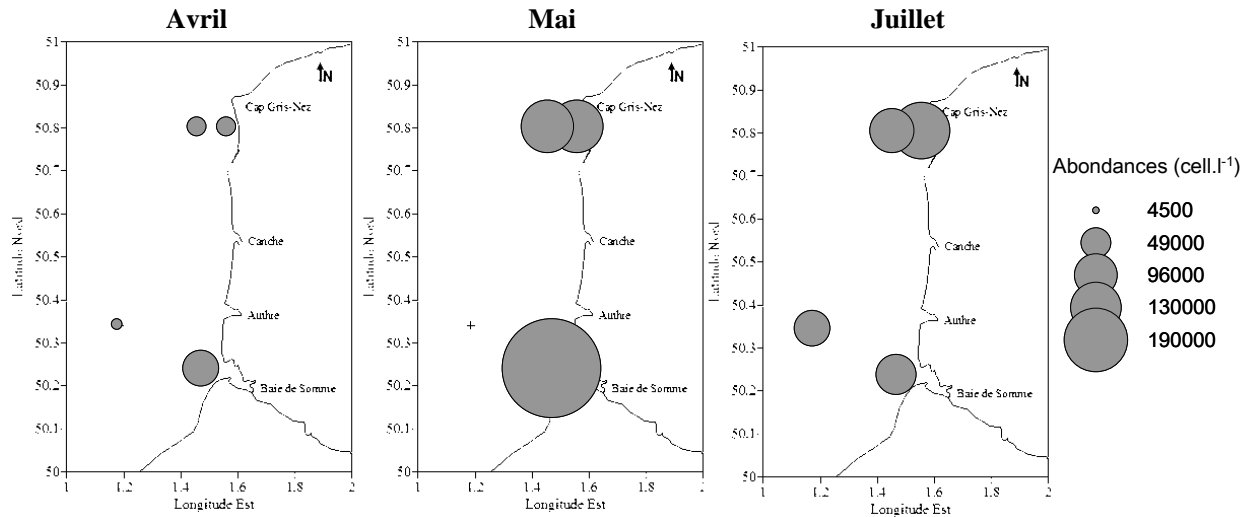


***Dactyliosolen fragilissimus***

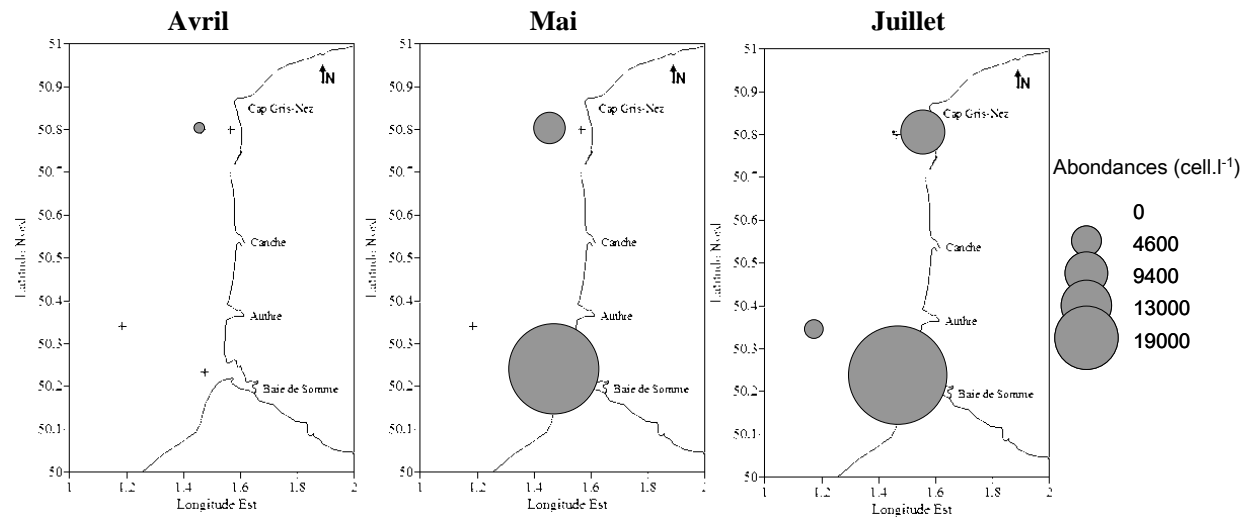


**Figure I.32 :** Taxa caractéristiques des mois de mai et juillet 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Guinardia striata* et *Dactyliosolen fragilissimus* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

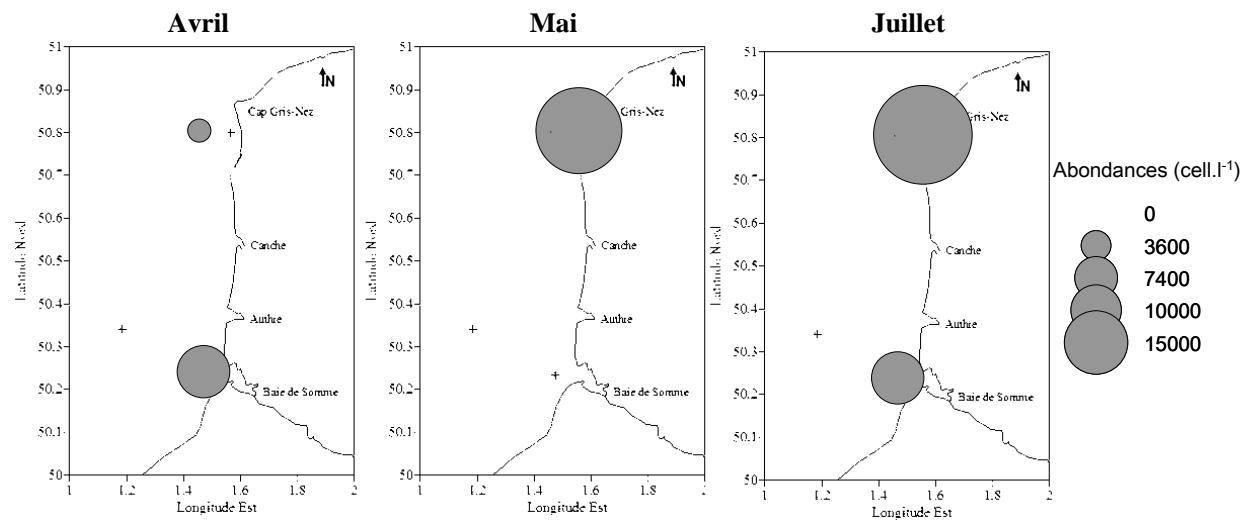
***Rhizosolenia imbricata***



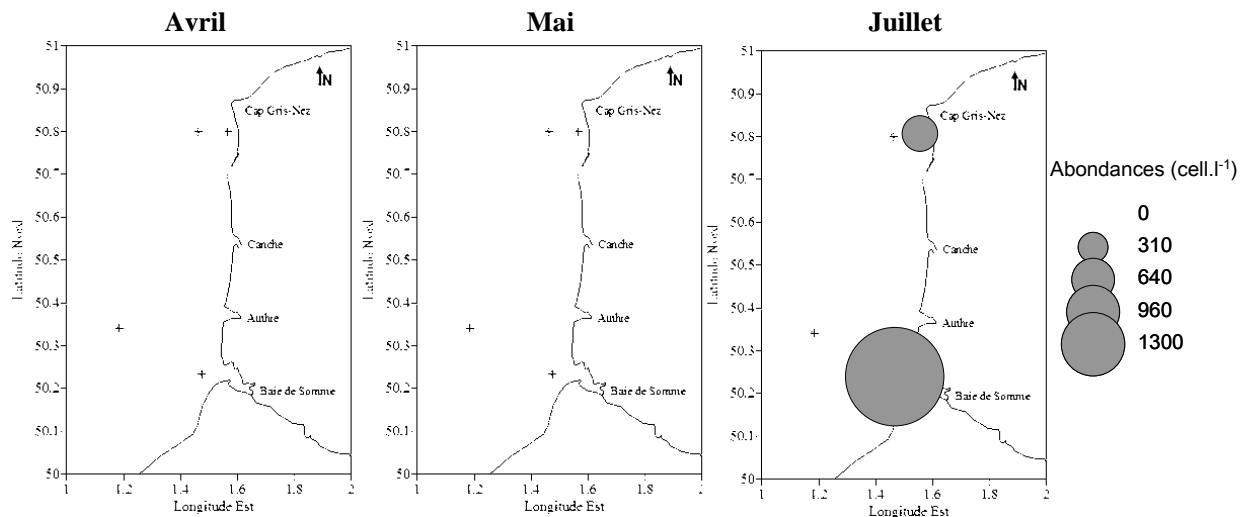
***Leptocylindrus danicus***



***Guinardia delicatula***



**Figure I.33 :** Taxa caractéristiques des mois de mai et juillet 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *Rhizosolenia imbricata*, *Leptocylindrus danicus* et *Guinardia delicatula* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

*Asterionellopsis glacialis*

**Figure I.34 :** Taxon caractéristique du mois de juillet 2003 en Manche Orientale. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) d'*Asterionellopsis glacialis* au cours des mois d'avril, mai et juillet.

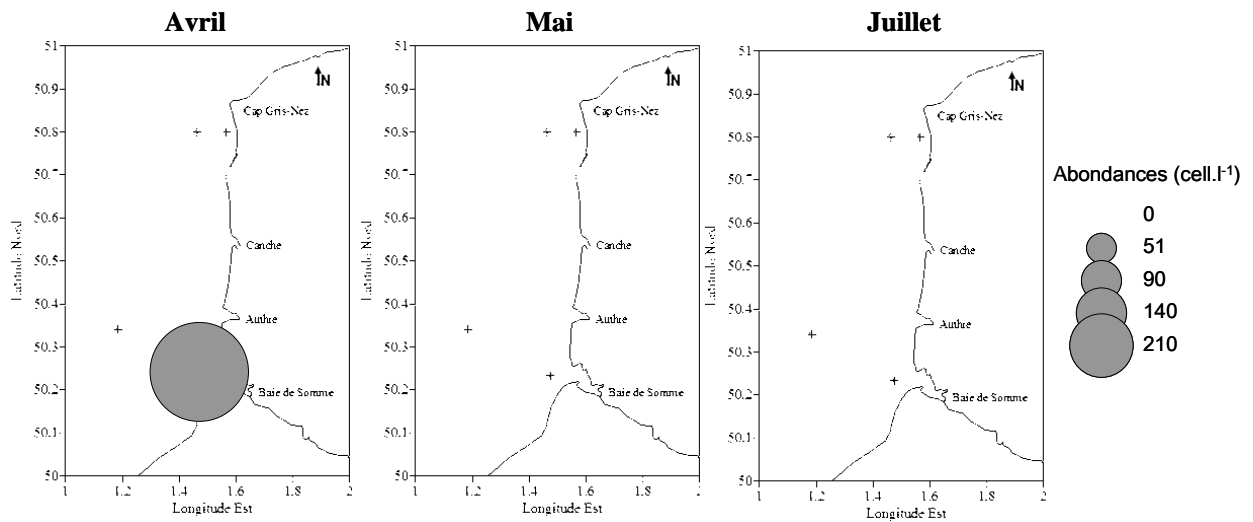
• L'axe 2 met en évidence la variabilité spatiale des assemblages phytoplanctoniques au cours de ces différentes phases, d'une part entre les deux sites d'étude (Wimereux et Baie de Somme) et d'autre part entre les deux masses d'eau (côte et large) d'un même site (Figure I.28b).

**Au mois d'avril**, les assemblages phytoplanctoniques sont relativement homogènes entre les stations de la Baie de Somme (côte et large) et la station côtière du site de Wimereux. Ces trois stations présentent des coordonnées positives le long de l'axe 2. Cependant, la station côtière du site de la Baie de Somme se différencie légèrement des 2 autres stations par la présence des diatomées *C. danicus*, *Nitzschia* sp et *C. pelagica* (Figure I.35). Seule la station du large de Wimereux, présentant des coordonnées négatives le long de cet axe se distingue fortement des autres stations au mois d'avril, ceci étant lié à la présence de la diatomée *P. pseudodelicatissima* (Figure I.36) et de Cryptophycées (Figure I.37), mais aussi à la faible abondance des autres espèces phytoplanctoniques présentes sur ce site (*P. globosa*, flagellés, *R. amphiceros* et ciliés)

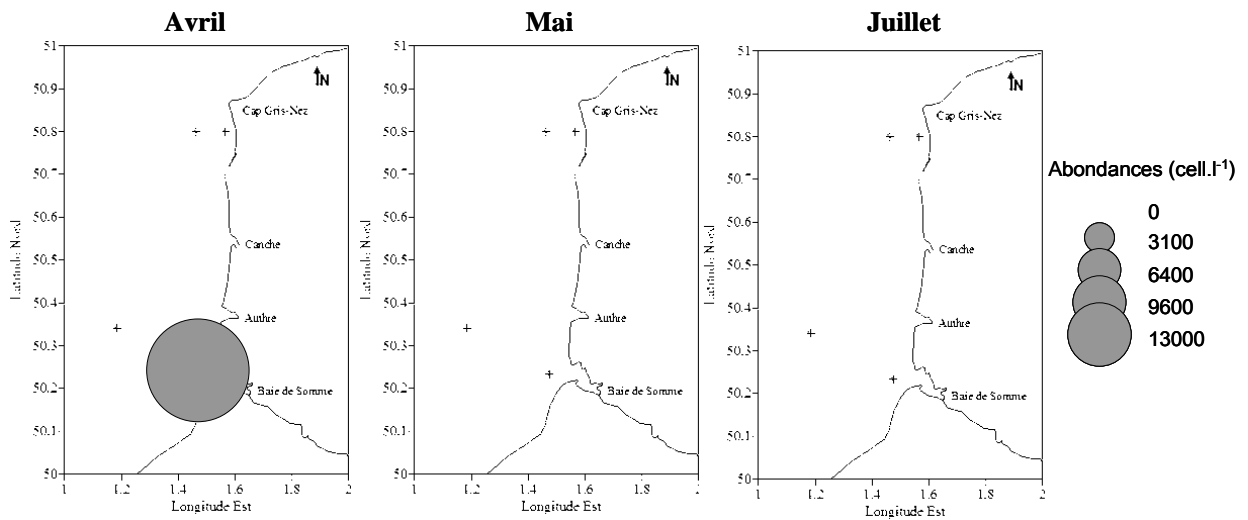
Ainsi, au cours de cette période, certaines espèces semblent inféodées à un site donné c'est le cas :

- (i) des cryptophycées inféodées au site de Wimereux. Leurs abondances sont maximales au niveau de la zone côtière au cours du mois d'avril, diminuent au mois de mai, pour atteindre à nouveau des valeurs élevées au mois de juillet (Figure I.37) ;
- (ii) de *C. pelagica* observée d'avril à juillet sur le site de la Baie de Somme. Les abondances sont maximales dans les eaux côtières de cette zone au cours du mois d'avril et diminuent au cours de la saison pour être nulles au mois de juillet, période durant laquelle elle reste abondante au large (Figure I.35).

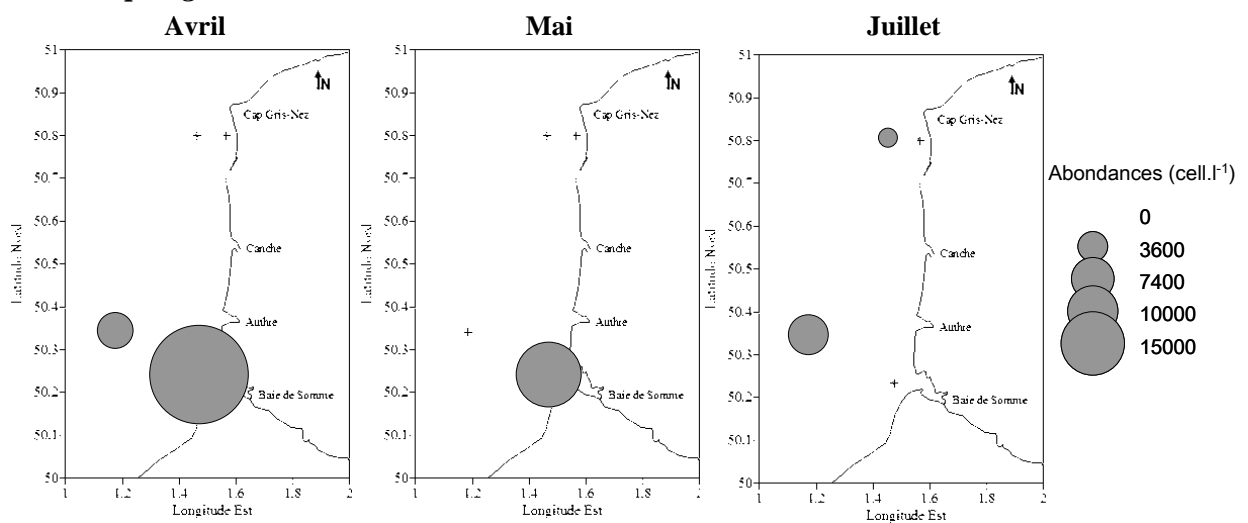
*Chaetoceros danicus*



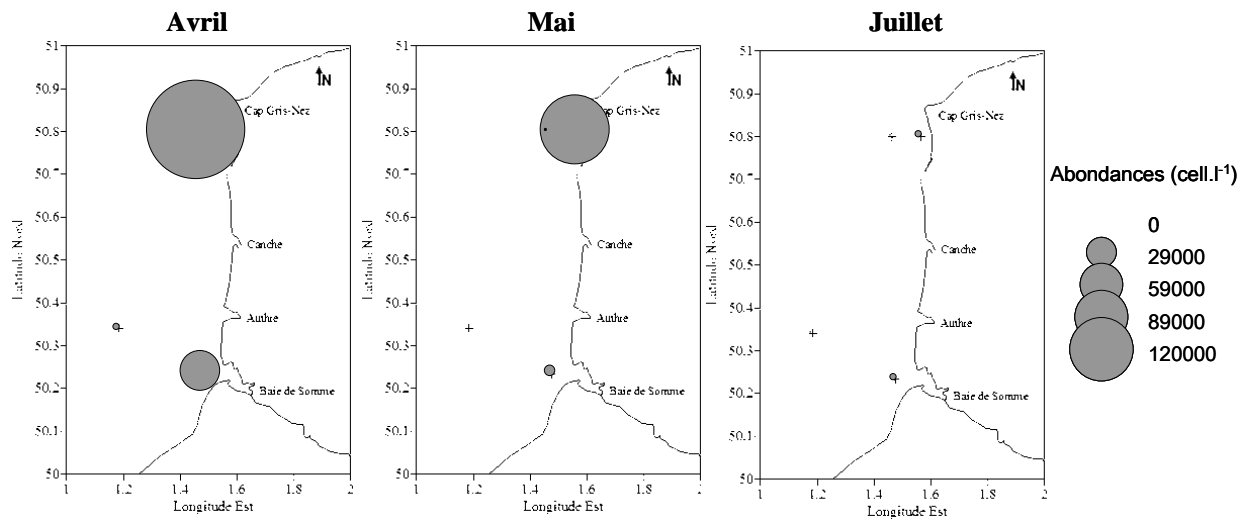
*Nitzschia* sp.



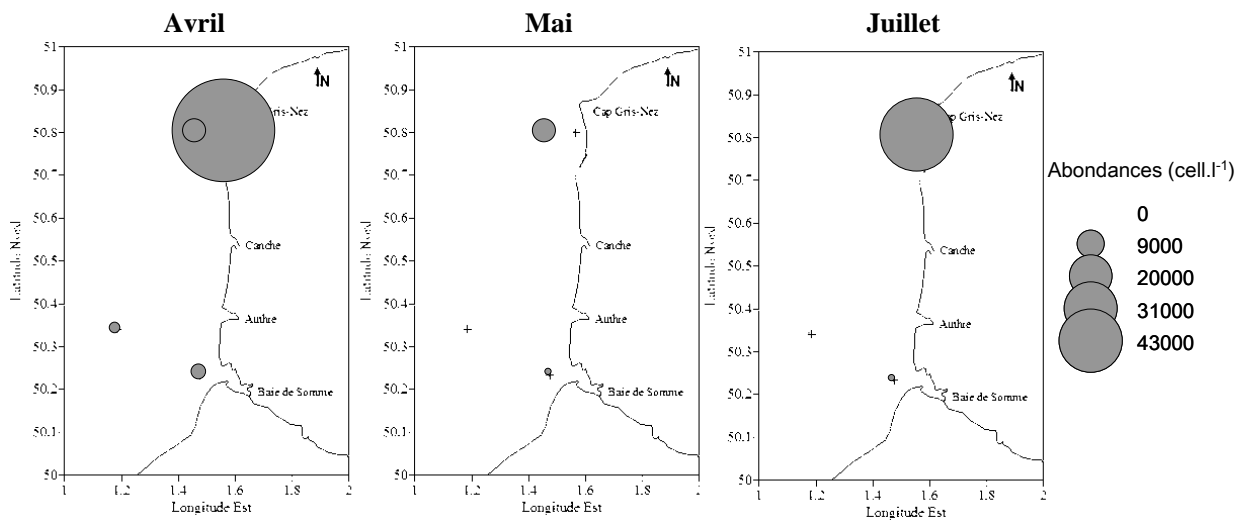
*Cerataulina pelagica*



**Figure I.35 :** Taxa caractéristiques du mois d’avril sur le site de la Baie de Somme. Cartographie des abondances (cell.l<sup>-1</sup>) de *C. danicus*, *Nitzschia* sp. et *C. pelagica* entre avril et juillet 2003 en Manche Orientale.

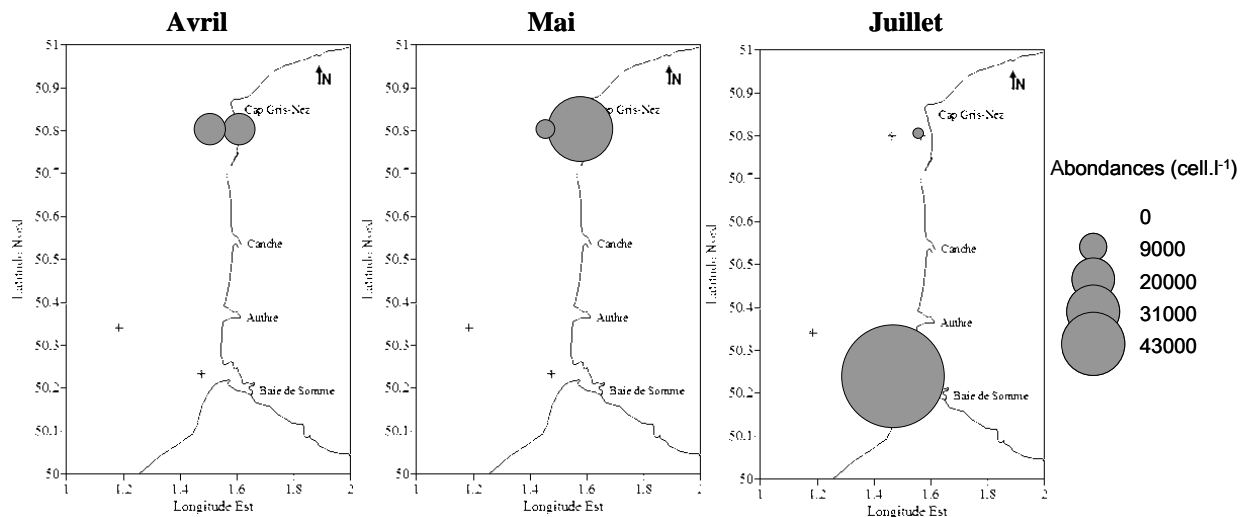
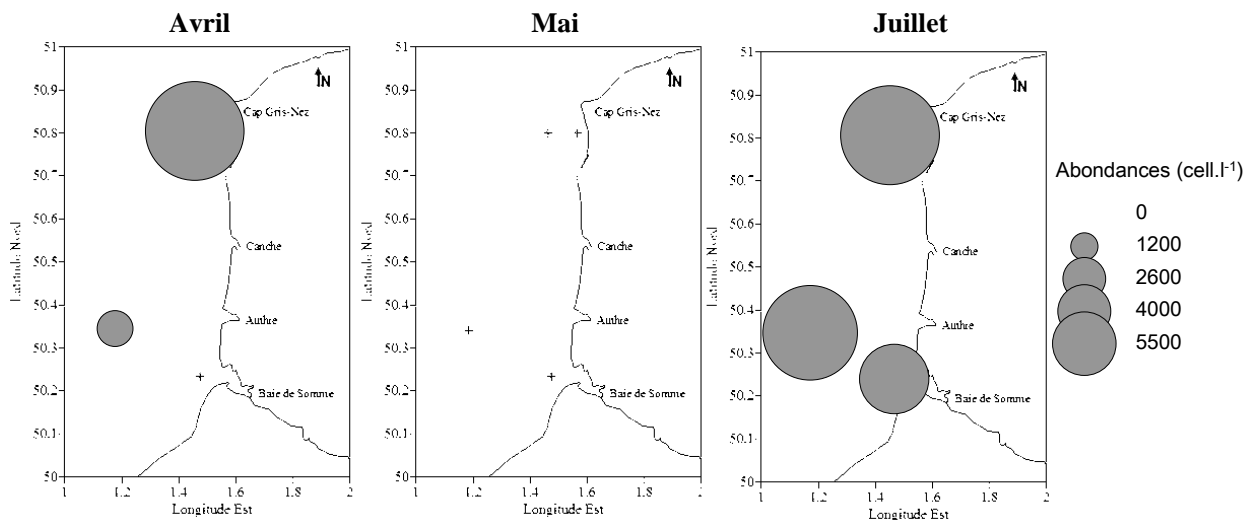
*Pseudonitzschia pseudodelicatissima*

**Figure I.36 :** Taxon caractéristique du mois d'avril sur le site de Wimereux. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) de *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (diatomophycée) au cours des mois d'avril, mai et juillet.

*Cryptophyta* sp.

**Figure I.37 :** Taxon caractéristique du mois d'avril sur le site de Wimereux. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) de *Cryptophyta* sp. au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Au mois de mai**, un gradient côte/large est à nouveau observé sur le site de Wimereux, la station côtière présentant des coordonnées négatives le long de l'axe 2, en opposition à la station du large dont les coordonnées sont positives. Cette différenciation est essentiellement liée à la présence de la diatomée *D. fragilissimus* dans les eaux du large (Figure I.32). A cette période, la station côtière du site de Wimereux est caractérisée quant à elle par la présence d'une diatomée *G. flaccida*. L'absence d'un dinoflagellé *Katodinium* sp, sur cette station amplifie cette différenciation (Figure I.38). En effet ce dinoflagellé, abondant dans les eaux côtières du site de Wimereux en avril et juillet, et absent au mois de mai participe à la caractérisation du site.

*Guinardia flaccida**Katodinium sp.* (Dinoflagellé)

**Figure I.38 :** Taxa caractéristiques du mois de mai sur le site de Wimereux. Cartographie des abondances ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) de *Guinardia flaccida* (diatomophycée) et *Katodinium sp.* (dinoflagellé) au cours des mois d'avril, mai et juillet.

**Au mois de juillet**, les assemblages phytoplanctoniques sont relativement homogènes sur l'ensemble de la zone et composés de *G. striata*, *R. imbricata*, *L. danicus*, *G. delicatula* et *A. glacialis*, l'ensemble des stations échantillonnées au cours de cette période présentant des coordonnées négatives le long de l'axe 2. Cependant, la station côtière du site de la Somme, présentant des coordonnées plus fortement négatives le long de l'axe 2 se différencie légèrement des 3 autres stations échantillonnées à cette période. Cette légère différenciation est liée essentiellement au gradient d'abondance nord/sud de la diatomée *G. flaccida* (Figure I.38).

➤ Bien qu'équivalent en terme d'abondance totale au site de Wimereux, le site de la Baie de Somme présente néanmoins des biomasses plus importantes en particulier au mois de juillet. Sur ces deux sites d'étude, les biomasses et structures de tailles des espèces phytoplanctoniques sont plus importantes à la côte qu'au large. De plus, les diatomées sont dominantes tout au long de la période d'étude sur l'ensemble de la zone. Cette dominance est moins marquée en terme d'abondance au mois d'avril et *P. globosa*/flagellés constitue alors le deuxième groupe dominant au niveau de la zone côtière des deux sites d'étude. Le groupe des dinoflagellés est important en terme de biomasse en avril et mai sur le site de Wimereux et plus particulièrement dans les eaux du large.

➤ Les résultats obtenus mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle dans la structure des communautés phytoplanctoniques en Manche Orientale au cours de la période d'étude.

• D'un point de vue temporel, différents schémas sont observés au cours des trois périodes d'étude :

- (i) le mois d'avril est caractérisé par un assemblage constitué principalement de *P. globosa*, de flagellés, de ciliés et de *R. amphiceros*, et dans une moindre mesure d'un consortium de diatomées de grande taille ;
- (ii) le mois de mai correspond à une période de transition, caractérisée par une chute des abondances de *P. globosa*/flagellés et l'apparition d'un nouvel assemblage phytoplanctonique moins diversifié et caractérisé principalement par *G. striata* ;
- (iii) la période de juillet correspond au développement maximal de l'assemblage de diatomées coloniales apparu au cours du mois de mai et caractérisé par *G. striata*, *D. fragilissimus*, *R. imbricata*, *L. danicus*, *G. delicatula*, *G. flaccida* et *A. glacialis*.

• **D'un point de vue spatial**, cette hétérogénéité est observée sur les deux échelles étudiées :

- (i) entre les deux sites d'étude, Wimereux et Baie de Somme. Cette différenciation, en terme d'assemblage phytoplanctonique entre les deux sites d'étude est surtout marquée en avril et mai ; les Cryptophycées sont caractéristiques du site de Wimereux, alors que les diatomées *C. danicus*, *Nitzschia* sp. et *C. pelagica* sont inféodées au site de la Baie de Somme au cours de cette période ;
- (ii) au sein d'un même site entre les eaux côtières et les eaux du large. Le gradient côte/large apparaît plus marqué sur le site de Wimereux en avril et mai, où certaines espèces semblent inféodées aux eaux du large (*P. pseudodelicatissima* en avril, et *D. fragilissimus* en mai) alors que d'autres ne sont observées que dans les eaux côtières (*G. flaccida* en mai).

Si l'évolution des communautés phytoplanctoniques sur la zone d'étude peut expliquer en partie la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de surge observée, d'autres paramètres hydrologiques (salinité, température, irradiance, concentrations en azote du milieu) et physique (turbulence) peuvent aussi intervenir dans cette structuration.



#### IV. FACTEURS INDUISANT UNE VARIABILITE DU SURGE UPTAKE

L'étude couplée de la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake et de la succession des différents assemblages phytoplanctoniques sur la zone d'étude au cours du printemps 2003 laisse supposer des capacités d'utilisation des apports sporadiques en azote différentes suivant les espèces considérées. Cependant, d'autres paramètres du milieu peuvent jouer un rôle sur la variabilité des réponses observées. Afin de déterminer de manière plus précise

- (i) la capacité des principaux groupes phytoplanctoniques rencontrés en Manche Orientale à utiliser des apports sporadiques en azote ;
- (ii) le rôle des paramètres environnementaux sur la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake observées au cours de cette étude,

une matrice de corrélation a été réalisée sur l'ensemble des données, biologiques et environnementales, susceptibles d'intervenir sur ces processus physiologiques (Tableau I.8).

##### IV.1. ROLE DES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

Les abondances des principaux groupes de protistes autotrophes et hétéro/mixotrophes observés sur chaque station ont été corrélées aux taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  et de  $\text{NO}_3^-$  correspondants (Tableau I.10). Seuls les ciliés et les dinoflagellés semblent jouer un rôle sur la variabilité des taux d'absorption d'azote observés sur la zone au cours de la période d'étude.

- (i) En réponse à des pulses de  $1 \mu\text{M}$ , les taux d'absorption apparents de l'ammonium sont corrélés significativement à l'abondance des ciliés sur la zone d'étude ( $0,580$  ;  $P < 0,01$ ).
- (ii) Des taux de surge uptake élevés apparaissent liés à de fortes abondances de dinoflagellés sur la zone d'étude, uniquement suite à un pulse de nitrates de  $2 \mu\text{M}$  ( $0,691$  ;  $P < 0,01$ ). Le groupe des dinoflagellés apparaît donc capable de répondre efficacement en terme d'absorption, à des apports sporadiques en  $\text{NO}_3^-$ , dès lors que les concentrations sont élevées ( $> 2 \mu\text{M}$ ).

Aucune corrélation significative n'ayant été mise en évidence entre les taux d'absorption apparents de l'azote ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) et l'abondance des groupes phytoplanctoniques dominants (diatomées et *P. globosa*+flagellés) sur la zone au cours de la période d'étude, les successions phytoplanctoniques saisonnières ne peuvent donc expliquer à elles seules la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake observée sur la zone au cours du printemps 2003.

**Tableau I.10** : Coefficients de corrélation (Pearson) entre les taux d'absorption apparents de l'ammonium ( $\rho_A$ ) et du nitrate ( $\rho_N$ ) pour chaque concentration testée (0,5  $\mu\text{M}$ , 1  $\mu\text{M}$  et 2  $\mu\text{M}$ ) et (i) les paramètres hydrologiques du milieu ; % N, pourcentage d'enrichissement après le pulse ( $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ ) pour chaque concentration ; [N]<sub>i</sub>, concentrations initiales en azote (A ou N) ; T, température ; S, salinité ; PAR, irradiance, et (ii) les abondances des principaux groupes de protistes autotrophes (Tphy, total phytoplancton ; Diat, diatomées ; Dino, dinoflagellés ; P/f, *P. globosa*/flagellés) et hétéro/mixotrophes (Cil, ciliés).

	$\rho_{A0.5}$	$\rho_{A1}$	$\rho_{A2}$	$\rho_{N0.5}$	$\rho_{N1}$	$\rho_{N2}$	%A0.5	%A1	%A2	%N0.5	%N1	%N2	[A] <sub>i</sub>	[N] <sub>i</sub>	T	S	PAR	Tphy	Diat	Dino	Cil	P/f
$\rho_{A0.5}$	1,000																					
$\rho_{A1}$	<b>0.657**</b>	1,000																				
$\rho_{A2}$	<b>0.647**</b>	<b>0.853**</b>	1,000																			
$\rho_{N0.5}$	<b>0.973**</b>	<b>0.660**</b>	<b>0.662**</b>	1,000																		
$\rho_{N1}$	-0.274	0.153	-0.066	-0.133	1,000																	
$\rho_{N2}$	<b>0.672**</b>	0.426	0.085	<b>0.694**</b>	0.204	1,000																
%A0.5	-0.127	-0.314	-0.130	-0.182	-0.113	-0.246	1,000															
%A1	-0.102	-0.332	-0.108	-0.147	-0.114	-0.247	<b>0.985**</b>	1,000														
%A2	-0.082	-0.336	-0.086	-0.114	-0.102	-0.240	<b>0.952**</b>	<b>0.991**</b>	1,000													
%N0.5	0.079	0.183	0.211	0.130	0.006	-0.065	-0.066	-0.104	-0.131	1,000												
%N1	0.098	0.210	0.215	0.151	0.030	-0.007	-0.051	-0.095	-0.127	<b>0.994**</b>	1,000											
%N2	0.109	0.223	0.212	0.164	0.046	0.026	-0.043	-0.090	-0.125	<b>0.984**</b>	<b>0.988**</b>	1,000										
[A] <sub>i</sub>	0.279	0.404	0.013	0.221	-0.033	0.504	-0.551	-0.665	<b>-0.742**</b>	0.059	0.093	0.115	1,000									
[N] <sub>i</sub>	-0.074	-0.235	-0.245	-0.137	-0.097	0.012	-0.025	0.024	0.065	<b>-0.916**</b>	<b>-0.951**</b>	<b>-0.986**</b>	-0.079	1,000								
T	0.000	-0.420	-0.490	0.041	-0.311	0.307	-0.069	-0.060	-0.050	-0.135	-0.129	-0.116	0.086	0.173	1,000							
S	0.310	-0.215	-0.039	0.288	-0.113	0.135	0.174	0.268	0.328	0.019	-0.002	-0.018	-0.366	0.060	-0.184	1,000						
PAR	-0.536	-0.102	-0.182	-0.421	0.507	-0.207	-0.238	-0.227	-0.211	-0.210	-0.171	-0.143	-0.052	-0.007	-0.043	-0.485	1,000					
Tphy	-0.124	-0.100	-0.227	-0.156	-0.318	-0.014	0.010	-0.063	-0.119	0.083	0.124	0.152	0.362	-0.199	0.337	<b>-0.552**</b>	0.364	1,000				
Diat	-0.071	-0.344	-0.342	-0.103	-0.458	-0.043	0.150	0.105	0.065	0.072	0.101	0.121	0.171	-0.151	0.435	-0.250	0.200	<b>0.916**</b>	1,000			
Dino	0.356	0.184	-0.143	0.354	-0.036	<b>0.691**</b>	-0.096	-0.160	-0.198	-0.190	-0.163	-0.139	<b>0.575**</b>	0.209	<b>0.568**</b>	-0.394	-0.106	0.450	0.380	1,000		
Cil	-0.122	<b>0.580**</b>	0.345	-0.151	0.156	-0.067	-0.283	-0.351	-0.396	0.117	0.139	0.150	0.402	-0.186	-0.264	<b>-0.690**</b>	0.257	0.162	-0.233	0.032	1,000	
P/f	-0.251	0.494	0.365	-0.270	0.180	-0.282	-0.288	-0.312	-0.340	0.080	0.088	0.089	0.209	-0.141	-0.386	<b>-0.613**</b>	0.323	0.023	-0.346	-0.218	<b>0.960**</b>	1,000

\*\* P<0,01

## IV.2. ROLE DES PARAMETRES HYDROLOGIQUES

### V.2.1. Salinité, température et lumière

Les taux d'absorption apparents de l'azote ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) ne covarient pas de manière significative avec la salinité, la température ou l'irradiance (PAR) mesurées sur chaque site d'observation (Tableau I.10).

En conséquence, la variabilité spatio-temporelle de l'environnement hydrologique des cellules phytoplanctoniques ne semble pas expliquer la variabilité des phénomènes de surge uptake observée en Manche Orientale au cours du printemps 2003.

### IV.2.2. Concentrations initiales en azote

Les concentrations du milieu en  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$  évoluant dans le temps et dans l'espace, l'enrichissement réalisé pour un pulse d'une même concentration varie d'une station à une autre. Cependant, aucune relation significative n'est observée entre les taux d'absorption apparents et le pourcentage d'enrichissement initial en azote (Tableau I.10). Cet enrichissement différentiel ne semble donc pas jouer de rôle significatif sur les taux d'absorption apparents observés. De plus, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre les taux d'absorption apparents ( $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) et les concentrations en azote du milieu mesurées sur les différentes stations d'étude (Tableau I.10).

En conséquence, l'environnement azoté initial des cellules phytoplanctoniques échantillonnées semble ne jouer aucun rôle sur la variabilité des surge uptake ( $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ ).

La Manche Orientale est caractérisée par des conditions hydrodynamiques intenses, induites par de forts courants de marée. Cette énergie introduite à grande échelle est ensuite transmise aux plus petites échelles de temps et d'espace. Les cellules phytoplanctoniques sont donc soumises en permanence à un environnement intermittent. Le niveau de turbulence expérimenté par les cellules avant leur échantillonnage (« le passé turbulent ») peut donc avoir des conséquences sur leurs capacités à utiliser efficacement des apports intermittents en azote.

### IV.3. RÔLE DU PASSE TURBULENT : FORÇAGE PHYSIQUE

Les niveaux de turbulence expérimentés par les cellules avant leur échantillonnage ont pu être calculés sur les campagnes de dérive (Tableau I.11). Les niveaux de turbulence les plus élevés sont mesurés en mai dans les eaux côtières du site de Wimereux où le taux de dissipation de l'énergie cinétique est de  $2,46 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ . Les plus faibles niveaux de turbulence ( $8,45 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ) sont observés au cours de la même période d'étude sur le site de la Baie de Somme.

**Tableau I.11** : Passé turbulent des cellules phytoplanctoniques, estimé par le taux de dissipation de l'énergie cinétique, ( $\varepsilon$ ;  $\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ) calculé pour chaque site et chaque période d'étude. En gris sont représentés les observations qui n'ont pu avoir lieu pour cause de mauvaises conditions météorologiques. × ; pas de données de turbulence.

Période	Site	$\varepsilon \text{ (m}^2 \cdot \text{s}^{-3}\text{)}$
Avril	Wimereux	
	Baie de Somme	$3,17 \times 10^{-4}$
Mai	Wimereux	$2,46 \times 10^{-3}$
	Baie de Somme	$8,45 \times 10^{-5}$
Juillet	Wimereux	×
	Baie de Somme	$1,19 \times 10^{-4}$

Le rôle de ce paramètre a alors été étudié grâce à l'analyse d'une matrice de corrélation centrée réduite réalisée sur les données de surge uptake ainsi que sur les abondances des principaux groupes phytoplanctoniques (Tableau I.12). Les taux de surge uptake apparaissent corrélés au niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules phytoplanctoniques dans le milieu avant leur échantillonnage. Cependant, la relation entre passé turbulent et taux d'absorption apparents est différente suivant la forme azotée considérée et la teneur en azote du pulse.

• Ainsi, pour  $\text{NH}_4^+$ , cette corrélation est :

- (i) négative pour des ajouts de  $0,5 \mu\text{M}$  ( $-0,970$  ;  $P < 0,01$ ) ;
- (ii) positive pour des ajouts de  $2 \mu\text{M}$  ( $0,738$  ;  $P < 0,01$ ) ;
- (iii) non significative pour des pulses de concentration intermédiaire ( $1 \mu\text{M}$ ).

• Pour les nitrates, la relation entre passé turbulent et taux d'absorption apparents est différente de celle décrite pour  $\text{NH}_4^+$  et une corrélation négative est observée uniquement suite à un pulse de forte concentration,  $2 \mu\text{M}$  ( $-0,980$  ;  $P < 0,01$ ).

Par ailleurs, les résultats mettent en évidence des relations particulières entre les différents groupes phytoplanctoniques et la turbulence (Tableau I.12). Ainsi, la prolifération de *P. globosa* sur cette zone apparaît liée à des conditions de faible turbulence, une corrélation négative significative ayant été observée entre l'abondance de *P. globosa* et la turbulence (-0,721 ;  $P < 0,01$ ). Contrairement à *P. globosa*, l'abondance des diatomées est corrélée positivement à l'intensité de la turbulence dans le milieu (0,695 ;  $P < 0,05$ ).

**Tableau I.12 :** Coefficients de corrélation (Pearson) entre les taux d'absorption apparents de l'ammonium ( $\rho_A$ ) et du nitrate ( $\rho_N$ ) pour chaque concentration testée (0,5  $\mu\text{M}$ , 1  $\mu\text{M}$  et 2  $\mu\text{M}$ ) et (i) le passé turbulent,  $\epsilon$  (ii) les abondances des principaux groupes de protistes autotrophes (TPhy, total phytoplancton ; Diat, diatomées ; Dino, dinoflagellés ; P/f, *P. globosa*/flagellés) et hétéro/mixotrophes (Cil, ciliés).

	$\rho_{A0,5}$	$\rho_{A1}$	$\rho_{A2}$	$\rho_{N0,5}$	$\rho_{N1}$	$\rho_{N2}$	$\epsilon$	TPhy	Diat	Dino	Cil	P/f
$\rho_{A0,5}$	1,000											
$\rho_{A1}$	0,750**	1,000										
$\rho_{A2}$	-0,737**	-0,412	1,000									
$\rho_{N0,5}$	-0,311	-0,293	0,816**	1,000								
$\rho_{N1}$	0,202	0,153	0,480	0,864**	1,000							
$\rho_{N2}$	0,999**	0,719**	-0,748**	-0,309	0,199	1,000						
$\epsilon$	<b>-0,970**</b>	-0,568	<b>0,738**</b>	0,239	-0,237	<b>-0,980**</b>	1,000					
TPhy	-0,317	-0,070	0,873**	0,941**	0,832**	-0,330	0,328	1,000				
Diat	-0,804**	-0,772**	0,883**	0,781**	0,364	-0,793**	<b>0,695*</b>	0,681*	1,000			
Dino	-0,590*	-0,221	0,977**	0,848**	0,602*	-0,607*	<b>0,621*</b>	0,943**	0,784**	1,000		
Cil	0,830**	0,990**	-0,529	-0,360	0,115	0,804**	<b>-0,670*</b>	-0,173	-0,838**	-0,345	1,000	
P/f	0,868**	0,978**	-0,569	-0,365	0,124	0,844**	<b>-0,721**</b>	-0,199	-0,852**	-0,386	0,997**	1,000

\* $P < 0,05$  ; \*\* $P < 0,01$

## CHAPITRE 4 : DISCUSSION

### I. CLIMAT ET HYDROLOGIE : UNE ANNEE ATYPIQUE

D'un point de vue climatique, l'année 2003 peut être considérée comme une année atypique, caractérisée par : (i) des températures élevées dès le mois de mai, (ii) de faibles précipitations sur l'ensemble de la zone d'étude au cours du printemps et (iii) des événements pluvieux importants en juillet. Les températures de l'eau suivant les températures atmosphériques, un schéma saisonnier classique est toutefois observé.

A la fin de l'hiver (mars) les températures relevées varient entre 7,2 et 7,4°C sur l'ensemble de la zone et un gradient thermique croissant de la côte vers le large, typique des conditions hivernales, est observé sur les deux sites d'étude. Il apparaît cependant plus prononcé sur le site de la Baie de Somme, cette zone étant plus fortement influencée par les apports fluviaux que le site de Wimereux (Brylinski *et al.*, 1996) comme en témoignent les profils verticaux de température et salinité. L'inversion de ce gradient thermique au mois d'avril, marque le passage aux conditions printanières. Les températures augmentent progressivement au cours de la saison pour atteindre des valeurs maximales de 16°C sur le site de Wimereux et de 18°C en Baie de Somme, valeurs déjà observées lors d'études antérieures (Brunet *et al.*, 1992 ; Brylinski *et al.*, 1996).

Les conditions hydrodynamiques fortes caractéristiques de la Manche Orientale, induites par les courants de marée et la houle, ainsi que la faible bathymétrie du fond, sont généralement à l'origine d'une homogénéisation des masses d'eau sur la verticale, empêchant l'établissement d'une thermocline estivale (Brylinski *et al.*, 1996). Cependant, du fait de températures particulièrement élevées au cours du printemps 2003, une stratification verticale de la colonne d'eau a été observée en Baie de Somme dès le mois de mai et s'est accentuée en juillet.

### II. CONSEQUENCES SUR LES COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

Le mois de mars 2003 correspond à la période pendant laquelle les teneurs maximales en Chla sont observées dans toute la zone d'étude (30 – 50  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ). L'apparition d'un bloom phytoplanctonique printanier dans les eaux côtières de la Manche Orientale est un phénomène récurrent (Brunet *et al.*, 1992 ; Gentilhomme et Lizon, 1998) conditionné par les fortes teneurs en sels nutritifs du milieu. Nos résultats sont concordants avec les travaux antérieurs mettant en évidence d'une part, des concentrations en Chla du même ordre de grandeur et d'autre part, une période fortement productive s'étendant d'avril à mai (Tableau I.13).

**Tableau I.13** : Comparaison des périodes de productivité phytoplanctoniques maximales observées en Manche Orientale et en Mer du Nord avec les observations réalisées dans cette étude.

Site	Année	Période	Chla ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ )	Référence
Manche Orientale	2003	mars	50	Cette étude
Manche Orientale	2002	avril	30	Cette étude
Manche Orientale	2004	avril	60	(Seuront <i>et al.</i> , 2005)
Manche Orientale	1992	mai	60	(Brunet <i>et al.</i> , 1992)
Manche Orientale	1996	Mai	30	(Brylinski <i>et al.</i> , 1996)
Manche Orientale	1998	mai	30	(Gentilhomme et Lizon, 1998)
Mer du Nord	1996	avril	18	(Tungaraza <i>et al.</i> , 2003)
Mer du Nord	1997	avril	52	(Tungaraza <i>et al.</i> , 2003)

Le bloom phytoplanctonique identifié au début de l'année 2003 (mois de **mars**) correspond à une utilisation des stocks hivernaux de sels nutritifs, et en particulier d'ammonium comme l'ont montré (Brunet *et al.*, 1992 ; Gentilhomme et Lizon, 1998) au cours de suivis saisonniers et annuels en Manche Orientale et dans d'autres systèmes côtiers comme la Mer du Nord (Radach et Lenhart, 1995) ou la rade de Brest (Del-Amo *et al.*, 1997). Le calcul des rapports N/P (52), Si/N (0,1) et Si/P (5) pour cette période et leur comparaison aux rapports constitutifs du phytoplancton de Redfield (1963) indique que le phosphate est le principal sel nutritif susceptible de limiter la croissance phytoplanctonique au début de printemps. Les rapports Si/N et Si/P faibles indiquent que le silicium est le second sel nutritif potentiellement limitant. Il ne semble donc pas y avoir de limitation majeure en azote à cette période.

Cette prolifération phytoplanctonique entraîne par la suite (mois d'**avril**) un déclin des concentrations en sels nutritifs. Ceci a un impact sur les rapports N/P/Si : les rapports N/P diminuent d'un facteur 20, les rapports Si/P d'un facteur 2 et les rapports Si/N augmentent (Si/N =1). Ceci traduit une limitation potentielle de la croissance phytoplanctonique par l'azote et secondairement par le phosphate, situation caractéristique d'une fin de bloom phytoplanctonique (Conley, 2000). A cette période de l'année, les assemblages phytoplanctoniques sont essentiellement dominés par *P. globosa* (et flagellés, 50% de l'abondance totale) ainsi que par un assemblage de diatomées de grande taille (*i.e.* > 50  $\mu\text{m}^1$ ). L'apparition de la Prymnésiophycée *P.*

<sup>1</sup> Comme dans la section « résultats » (chapitre 3) les adjectifs grande, intermédiaire et petite taille se réfèrent à des cellules isolées dont la taille est > 50  $\mu\text{m}$ , 30-40  $\mu\text{m}$  et < 30  $\mu\text{m}$ , respectivement.

*globosa* au sein des assemblages phytoplanctoniques printaniers est un phénomène rapporté depuis plusieurs années, lié à l'affinité très forte de cette espèce pour les sels nutritifs azotés ( $\text{NO}_3^-$ ). Ce bloom vient en effet se superposer au bloom de diatomées et peut représenter jusque 90% de l'abondance phytoplanctonique printanière (Lancelot et Mathot, 1985 ; Breton *et al.*, 1999 ; Seuront *et al.*, 2005). La présence simultanée de diatomées coloniales de grande taille telles que *Guinardia* sp., *P. pseudodelicatissima*, *D. brightwelli* et *C. danicus* traduit généralement la richesse du milieu en sels nutritifs ainsi que leur adaptation morphologique aux conditions nutritives : grande capacité de stockage (Stolte et Riegman, 1996), potentiel compétiteur important face à d'autres autotrophes (Stratégie k ; Malone, 1980). La composition spécifique de nos assemblages correspond à une structure de milieu/fin de bloom de *P. globosa* telle qu'identifiée par Lancelot (1995), Rousseau *et al.* (2002) et Tungaraza *et al.* (2003) en mer du Nord. Cette situation a par ailleurs été confirmée par l'étude plus ciblée des protozoaires microzooplanctoniques. En effet, dans cette étude le bloom de *P. globosa* est accompagné de fortes abondances de ciliés hétéro/mixotrophes caractérisant le développement d'une boucle microbienne. L'établissement d'un réseau microbien très actif est stimulé par la présence de cellules libres de *P. globosa*, émises par les colonies sénescences (Rousseau *et al.*, 2000). Ce microzooplancton peut alors contrôler jusque 97% de la production nanophytoplanctonique (Rousseau *et al.*, 2000).

Au mois de **mai** le déficit en sels nutritifs perdure et entraîne une chute importante de la biomasse phytoplanctonique ( $5 - 15 \mu\text{g.l}^{-1}$ ). A cette période de l'année les rapports N/P/Si atteignent 5,8/0,0/0,0 et traduisent une limitation importante en silice. Cette limitation se répercute sur la structure des communautés phytoplanctoniques qui voit disparaître *P. globosa* et apparaître des espèces de taille intermédiaire (*i.e.* 30 – 40  $\mu\text{m}$  ; cellule isolée) telles que *D. fragilissimus*, *L. danicus*, *G. delicatula*. L'apparition de ces cellules de plus petite taille traduit leur adaptation aux plus faibles concentrations en sels nutritifs puisque l'augmentation du rapport surface/volume avec la diminution de taille (i) facilite l'absorption et l'assimilation des sels nutritifs et (ii) réduit le temps de développement (Kiorboe, 1995 ; Agawin *et al.*, 1998). Les taxa microphytoplanctoniques observés au début du printemps (*G. striata*, *R. imbricata*, *C. pelagica*, *P. pseudodelicatissima*) subsistent à cette période. L'observation simultanée de spectres de taille différents au sein d'un même assemblage de diatomées n'est pas rare : c'est en effet un évènement observé dans de nombreuses lagunes côtières pendant la période estivale (Bassin d'Arcachon, Vincent, 2002 ; étang de Thau, Dupuy *et al.*, 2000) qui résulterait d'apports ponctuels et importants en éléments nutritifs suite à des évènements pluvieux. Les évènements orageux observés au début du mois de mai sur la zone d'étude peuvent être responsables de l'apparition ponctuelle de ces organismes.



Le mois de **juillet** est caractérisé par l'apparition d'une floraison secondaire ( $15 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) notamment en Baie de Somme, constituée des assemblages observés en mai. A cette période de l'année, les concentrations en sels nutritifs ont augmentées dans les eaux côtières de la Baie de Somme conduisant à des rapports N/P/Si de 28/0,05/1,6 et traduisent une limitation potentielle par le phosphate. Cette augmentation des teneurs en éléments nutritifs résulte de la combinaison de différents processus comme (i) les apports des effluents suite à des événements pluvieux, (ii) la reminéralisation importante de la matière organique suite au déclin du bloom de *P. globosa*, et (iii) la minéralisation sédimentaire (Silice, Del-Amo *et al.*, 1997 ; Phosphate, Auby *et al.*, 1999 ; Azote, Riou, 1999). Les assemblages phytoplanctoniques estivaux sont peu différents de ceux observés au mois de mai : *L. danicus*, *G. striata*, *R. imbricata*, *G. delicatula* représentent les diatomées dominantes. Néanmoins, cette période voit apparaître un taxa particulier : *A. glacialis*, qui est généralement observé avant le bloom de *P. globosa* et en automne en mer du Nord (Rousseau *et al.*, 2002). Cette particularité de notre étude peut être liée (i) à des conditions hydrodynamiques et hydrologiques différentes (teneurs en sels nutritifs plus faibles), (ii) aux fortes pluies enregistrées en juillet 2003 entraînant des apports ponctuels en sels nutritifs dans le milieu et favorisant les diatomées de taille intermédiaire (*i.e.* 30 – 40  $\mu\text{m}$  ; cf. Fig. I.11).

En résumé, l'écosystème de la Manche Orientale de part la dynamique saisonnière de ces paramètres hydrobiologiques et des populations phytoplanctoniques, montre de grandes similitudes avec d'autres écosystèmes côtiers où se produisent de manière récurrente, des blooms printaniers de *P. globosa*, comme en Mer du Nord (Rousseau *et al.*, 2000, 2002 ; Tungaraza *et al.*, 2003). Le développement de floraisons printanières de *P. globosa* accompagnée de diatomées de grande taille et de floraisons nano- à microplanctoniques estivales est classiquement observée au sein de ces écosystèmes côtiers et résulte d'une adaptation morphologique des organismes aux conditions trophiques du milieu (faibles concentrations en sels nutritifs). Néanmoins, cet écosystème se distingue clairement des autres écosystèmes caractérisés par le développement printanier de *P. globosa* par deux aspects fondamentaux :

- les teneurs en sels nutritifs observées en Manche Orientale à la sortie de l'hiver sont bien inférieures à celles relevées au cours de même période dans les eaux côtières de la Mer du Nord (Tableau I.14.). Cette dernière est fortement influencée par les apports fluviaux (*i.e.* estuaire de L'Escault) très chargés en éléments nutritifs (nitrates et silicates en particulier).
- les conditions hydrodynamiques sont plus importantes en Manche Orientale qu'en Mer du Nord, en raison des forts courants de marée caractéristiques de la zone. Les conditions physiques du milieu sont donc susceptibles de jouer un rôle majeur sur les successions phytoplanctoniques.

**Tableau I.14** : Comparaisons des paramètres hydrologiques des écosystèmes côtiers, mesurés avant et après l'efflorescence printanière de *P. globosa*, avec ceux observées dans cette étude. l.d. : limite de détection.

Sites	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μM)	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μM)	HPO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> (μM)	Si(OH) <sub>4</sub> (μM)	Références
Mer du Nord	36 - 3,3	< 5	2,7 - 0,3	13 - 3,9	(Rousseau <i>et al.</i> , 2002)
Mer du Nord (avril)	14,7 ± 11,4	0,5 ± 0,3	0,1 ± 0,1	0,9 ± 1,2	(Stelfox-Widdicombe <i>et al.</i> , 2004)
Mer du Nord	50 - < l.d.	3,7 - 0,7	1 - 0,09	15 - 3,6	(Rousseau <i>et al.</i> , 2000)
Mer du Nord (1996)	40 - 0,1	8 - 0,2	3,4 - 0,1	30 - 3	(Tungaraza <i>et al.</i> , 2003)
Mer du Nord (1997)	30 - 0,1	8 - 1	1,7 - 0,3	30 - 0,2	(Tungaraza <i>et al.</i> , 2003)
Mer du Nord	78,6 - 10		1,52 - 0,2	1,6 - 7,7	(Peperzak <i>et al.</i> , 1998)
Manche Orientale	20 - < l.d.	8 - 1			(Gentilhomme et Lizon, 1998)
Manche Orientale (2002) Wimereux	23 - < l.d.	8 - 0		8,8 - 1,3	Cette étude
Manche Orientale (2003) Wimereux	5 - < l.d.	8 - 0	0,2 - < l.d.	1 - < l.d.	Cette étude
Manche Orientale (2003) Baie de Somme	20 - < l.d.	8 - 0	0,8 - < l.d.	3 - 0.	Cette étude

### III. ROLE DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX<sup>1</sup>

Les conditions climatiques particulières rencontrées au cours de l'année 2003, semblent avoir joué un rôle important sur la typologie du cycle phytoplanctonique saisonnier en Manche Orientale, et peuvent en conséquence être à l'origine de la variabilité interannuelle observée sur ce site, à savoir :

- (i) le développement d'un bloom précoce (mars) par rapport aux conditions habituelles d'apparition (avril/mai),
- (ii) la présence dès le mois d'avril d'un assemblage caractéristique d'une période de milieu/fin de bloom de *P. globosa* (les espèces caractérisant le période pré-bloom de *P. globosa* n'ont donc pas pu être observées dans cette étude),

<sup>1</sup> Le terme « paramètres environnementaux » se réfère ici à l'ensemble des paramètres pouvant jouer un rôle dans l'environnement de la cellule tels que le climat et l'hydrologie.

- (iii) l'observation d'espèces atypiques pour la saison comme *A. glacialis*, observée au début de l'été 2003 alors qu'elle est généralement caractéristique de la période automnale (Rousseau *et al.*, 2002).

Par ailleurs, à cette variabilité saisonnière s'ajoute une variabilité spatiale qui a pu être identifiée sur les deux échelles d'observation :

- (i) entre les deux sites d'étude Wimereux et Baie de Somme,
- (ii) sur un même site entre les eaux côtières et les eaux du large.

Cette variabilité spatiale des assemblages phytoplanctoniques est étroitement liée aux forçages physiques et hydrologiques qui prédominent sur chacun de ces sites. Elle peut donc être mise en relation avec la variabilité des conditions nutritives observées entre ces deux sites d'étude, elles-mêmes dépendantes des paramètres physiques (climat, hydrodynamisme), le site de la Baie de Somme étant plus riche en éléments nutritifs que le site de Wimereux. Cette variabilité spatiale des assemblages phytoplanctoniques peut donc être attribuée à la variabilité des conditions nutritives observée dans ces deux sites d'étude.

En terme d'abondance et de biomasse phytoplanctoniques totales et à l'exception du mois de juillet caractérisé par des biomasses très élevées au sein des eaux côtières de la Somme, peu de différences sont observables entre les deux sites. Ainsi, à Wimereux comme en Baie de Somme, les eaux côtières sont caractérisées par des biomasses plus élevées que les eaux du large tout au long de la période d'étude. Ces observations sont conformes à celles réalisées précédemment en Manche Orientale (Brylinski *et al.*, 1984 ; Brunet *et al.*, 1992 ; Gentilhomme et Lizon, 1998). Cependant en terme d'assemblages phytoplanctoniques, cette variabilité est beaucoup plus marquée au cours des mois d'avril et mai, la période estivale (juillet) montrant une certaine homogénéité des assemblages sur l'ensemble de la zone. Au mois d'avril, cette hétérogénéité spatiale de la structure des communautés phytoplanctoniques est caractérisée :

- (i) sur le site de Wimereux, à la côte par les Cryptophycées. Des conditions nutritives restreintes ainsi que de fortes conditions hydrodynamiques (vents forts, 5 à 6 m.s<sup>-1</sup>) peuvent avoir favorisé le développement de cette espèce typique de communautés « stress-tolérantes » (Margalef, 1958). Au large, par l'abondance d'une diatomée coloniale de taille intermédiaire *P. pseudodelicatissima*. Au cours de cette période les eaux côtières comme les eaux du large sont pauvres en éléments nutritifs. L'hétérogénéité spatiale observée sur cette zone ne peut donc pas être liée à une différenciation des deux masses d'eau en terme nutritif. Les vents forts (5 à 6 m.s<sup>-1</sup>) de secteur N-NO relevés à Wimereux lors de l'échantillonnage, peuvent être à l'origine de

l'arrivée d'espèces allochtones telles que *P. pseudodelicatissima*, en provenance d'une zone située plus au large. Cette espèce a par ailleurs pu se développer dans les eaux du large de Wimereux car elles y trouvaient des supports propices à leur maintien (colonies sénescents de *Phaeocystis* ; colonies de *Chaetoceros* sp. ; Rines *et al.*, 2002).

- (ii) sur le site de la Baie de Somme, par des diatomées de grande taille (colonies) telles que *C. danicus*, *Nitzschia* sp. et *C. pelagica*, qui témoignent d'une plus grande richesse en sels nutritifs sur cette zone. En effet ce site reçoit des apports fluviaux directs (Brylinski *et al.*, 1996) et les concentrations en éléments nutritifs y sont en conséquence plus élevées, favorisant le développement de ce type d'espèces.

De la même manière au cours du mois de mai, le site de Wimereux est caractérisé par une diatomée de taille intermédiaire, *D. fragilissimus*, adaptée aux milieux pauvres en éléments nutritifs, alors que la diatomée de grande taille *C. pelagica* est inféodée aux eaux côtières de la Baie de Somme.

La variabilité spatiale et temporelle des assemblages phytoplanctoniques sur la zone d'étude au cours du printemps 2003, reflète en partie la variabilité de la ressource nutritive du milieu. Au sein du milieu naturel, plusieurs phénomènes physiques (turbulence), atmosphériques (pluies) et biologiques (excrétions) peuvent être à l'origine de la formation de microzones de fortes concentrations en azote. Il est donc nécessaire de comprendre comment ces différents assemblages phytoplanctoniques adaptés à des conditions nutritives bien particulières réagissent, en terme d'absorption, à ces apports sporadiques en azote et comment les paramètres environnementaux peuvent jouer un rôle sur cette réponse physiologique.

#### IV. IMPLICATIONS ECOPHYSIOLOGIQUES

Les résultats des expérimentations réalisées mettent en évidence une variabilité spatiale et temporelle des phénomènes de surge uptake au cours de la période d'étude, dépendante de la forme d'azote considérée,  $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ . Cette variabilité peut être liée, en premier lieu, aux différents assemblages phytoplanctoniques se succédant sur chaque site d'étude au cours de la saison. Différentes espèces peuvent en effet développer des capacités d'absorption différentes vis-à-vis des apports sporadiques en azote ( $\text{NH}_4^+$  et/ou  $\text{NO}_3^-$ ). Les mesures ayant été réalisées sur l'assemblage dans son ensemble il est difficile de déterminer quel groupe ou quelle espèce participe le plus à ce phénomène. Cependant, la comparaison entre les différentes zones étudiées à cette période autorise certaines hypothèses quant à la capacité des différents groupes en présence à répondre à ces apports

intermittents. A partir des résultats obtenus, il est possible de distinguer 3 typologies différentes au cours de la période d'étude :

- **Le mois d'avril** correspondant à la fin du bloom de *P. globosa* est caractérisé par des taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  maximum (Tableau I.15). L'assemblage phytoplanctonique présent au cours de cette période apparaît donc adapté à des apports sporadiques en azote et en particulier en ammonium. Cette période est aussi marquée par une limitation potentielle de la croissance du phytoplancton par l'azote. Ces observations sont en accords avec des études antérieures menées pour la plupart en laboratoire et qui mettent en évidence une utilisation rapide de l'azote inorganique par les cellules phytoplanctoniques limitées en azote en réponse à des apports intermittents (Mc Carthy et Goldman, 1979 ; Raimbault, 1984 ; Raimbault et Mingazzini, 1987 ; Raimbault et Gentilhomme, 1990 ; Gentilhomme et Rich, 2001).

Cette fin de bloom de *P. globosa* s'accompagne de fortes abondances de ciliés hétéro/mixotrophes. Le réseau trophique observé au cours du mois d'avril correspond donc à un réseau de type « multivore » (*sensu* Legendre et Rassoulzadegan, 1995) qui consiste en un *continuum* de situations trophiques entre un réseau trophique herbivore et une boucle microbienne. L'abondance des ces protozoaires microzooplanctoniques en particulier sur la zone côtière de la Baie de Somme, apparaît fortement corrélée aux phénomènes de surge uptake de  $\text{NH}_4^+$ . La plupart des ciliés identifiés à cette période sur ce site étant des hétéro/mixotrophes ils peuvent participer de deux manières aux forts taux d'absorption mesurés sur ce site :

- (i) de manière directe : les espèces « autotrophes potentielles » seraient capables d'utiliser efficacement un apport sporadique en azote. Des études antérieures ont ainsi montré que les ciliés autotrophes étaient capables d'utiliser efficacement les points sources d'azote en particulier en augmentant leur vitesse de nage sous des conditions limitantes (Lagus *et al.*, 2004). La présence du cilié autotrophe *Myrionecta rubra* observé à plusieurs reprises au cours du mois d'avril, confirme cet état de fait. En effet des études antérieures ont montré que *M. rubra* réagissait de la même manière que le phytoplancton aux modifications de la ressource nutritive (Agawin *et al.*, 1998).
- (ii) plus indirectement, en participant à la formation de micro-environnements particuliers. L'abondance des ciliés, traduit le développement intense d'une boucle microbienne, au sein de laquelle les interactions trophiques successives conduisent à une libération massive d'azote inorganique ( $\text{NH}_4^+$  en particulier). Ces zones constituent alors à microéchelle des points sources de  $\text{NH}_4^+$ , disponibles pour les organismes autotrophes. Ces derniers sont donc adaptés à des apports intermittents et en conséquence susceptibles de répondre efficacement, en terme d'absorption, à ce type d'apports.

Par ailleurs, les valeurs maximales de surge uptake ont été relevées au large à Wimereux ( $55,3 \mu\text{mol}.\mu\text{gChla}.\text{min}^{-1}$  ; tableau I.15). Cette station se distingue à cette période à la fois par de faibles abondances de *P. globosa* (le groupe *P. globosa*/flagellés ne représentant que 7,1% de l'abondance totale) et par de fortes abondances de *P. pseudodelicatissima* (associée à *Chaetoceros* sp.). Il semblerait que cette diatomée de grande taille soit responsable des forts taux d'absorption apparents mesurés en avril sur cette zone. Par ailleurs les diatomées identifiées au cours de cette période en Manche Orientale sont des diatomées pennées de grande taille. Cette morphologie particulière (rapport surface/volume élevé) leur confère un avantage face aux petites cellules sphériques en terme d'absorption des sels nutritifs (Grover, 1989).

**Tableau I.15** : Taux d'absorption apparents de l'ammonium,  $\rho_5^* \text{NH}_4^+$  et des nitrates  $\rho_5^* \text{NO}_3^-$  valeurs maximales mesurées sur chaque site et chaque période d'étude.

	$\rho_5^* \text{NH}_4^+ (\mu\text{mol}.\mu\text{gChla}^{-1}.\text{min}^{-1})$		$\rho_5^* \text{NO}_3^- (\mu\text{mol}.\mu\text{gChla}^{-1}.\text{min}^{-1})$	
	<i>Wimereux</i>	<i>Baie de Somme</i>	<i>Wimereux</i>	<i>Baie de Somme</i>
<b>Avril</b>	$55,3 \times 10^{-2}$ (large)	$28,5 \times 10^{-2}$ (côte)	$15,1 \times 10^{-2}$ (côte)	$0,5 \times 10^{-2}$ (côte)
<b>Mai</b>	$2 \times 10^{-2}$ (large)	$3,8 \times 10^{-2}$ (côte)	$1,6 \times 10^{-2}$ (large)	$1,4 \times 10^{-2}$ (côte)
<b>Juillet</b>	$11,5 \times 10^{-2}$ (côte)	$1,4 \times 10^{-2}$ (large)	$18,9 \times 10^{-2}$ (côte)	$7,9 \times 10^{-2}$ (côte)

- **Le mois de mai** correspond à une période de transition entre un assemblage printanier caractérisé par *P. globosa* et un assemblage estival, moins diversifié dominé par des diatomées de grande taille. Or, au cours de cette période de transition la croissance du phytoplancton est potentiellement limitée par la silice. De tels résultats montrent que les diatomées recensées sur cette zone au cours du mois de mai, possèdent un degré de flexibilité important leur permettant de s'adapter au stress imposé par de faibles concentrations en silice. Les diatomées seraient capables de s'acclimater à de faibles concentrations en silice, en diminuant l'épaisseur de leurs thèques siliceuses et/ou en diminuant la longueur de leurs épines (Nelson et Dortch, 1996 ; Roberts *et al.*, 2003). Une augmentation du rapport N/Si pourrait donc être à l'origine de modifications physiologiques et biochimiques importantes chez les diatomées dominantes (Roberts *et al.*, 2003). La diminution des taux d'absorption apparents mesurés au cours de cette période sur l'ensemble de la zone d'étude (Tableau I.15), pourrait donc être une conséquence de ces bouleversements physiologiques, induits par la limitation en silice.

- **La période estivale** (juillet) correspond à l'établissement des diatomées de grande taille apparues en mai, et est caractérisées par des taux d'absorption apparents de  $\text{NO}_3^-$  maximum et des taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  élevés, en particulier sur le site de Wimereux (Tableau I.15). Les assemblages phytoplanctoniques étant homogènes sur l'ensemble de la zone, cette différence observée en terme de réponse aux apports en azote, entre le site nord et sud de la zone ne peut être liée à une variabilité spatiale des assemblages phytoplanctoniques. A cette période de l'année, les teneurs en azote plus élevées sur la zone côtière de la Baie de Somme que sur le site de Wimereux, peuvent être à l'origine des plus faibles taux d'absorption apparents mesurés. Ainsi, l'assemblage phytoplanctonique de la Baie de Somme apparaît potentiellement moins limité en azote que sur le site de Wimereux. Les diatomées de grande taille très abondantes au cours de cette période et pour la plupart recensées sur la zone dès les mois d'avril/mai, apparaissent fortement adaptées aux apports sporadiques en azote.

L'étude couplée de la variabilité spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake et de la succession des différents assemblages phytoplanctoniques sur la zone d'étude au cours du printemps 2003, laisse supposer des capacités d'utilisation des apports sporadiques en azote différentes suivant les assemblages considérés. Ces observations ont ainsi permis de mettre en évidence trois assemblages différents :

- i) l'assemblage de milieu/fin de bloom de *P. globosa* capable d'utiliser efficacement les apports sporadiques en ammonium. Cette capacité pourrait être attribuée aux ciliés potentiellement autotrophes abondants au cours de cette période et aux diatomées de grande taille caractéristiques de la fin du bloom de *P. globosa*.
- ii) l'assemblage de transition, limité en silice et qui répond peu aux apports en azote.
- iii) l'assemblage estival constitué de diatomées de grande taille qui semble adapté à la fois aux apports sporadiques en  $\text{NH}_4^+$  et en  $\text{NO}_3^-$ .

## V. INFLUENCE DES PARAMETRES PHYSIQUES

Si nos résultats indiquent clairement que l'environnement hydrologique peut conditionner l'activité physiologique du phytoplancton, d'autres paramètres sont connus pour expliquer la variabilité des réponses observées, en particulier la variabilité des conditions physiologiques dans lesquelles se trouvent les cellules phytoplanctoniques avant leur échantillonnage dans le milieu naturel (Elrifi et Turpin, 1987 ; Raimbault et Mingazzini, 1987). Les conditions physiologiques des cellules étant dépendantes de l'environnement physico-chimique qui les entoure, il est apparu nécessaire d'appréhender l'influence des paramètres environnementaux que sont la température, la lumière comme l'interaction entre la qualité et la quantité de la ressource azotée et la turbulence sur la variabilité des phénomènes de surge uptake observée en Manche Orientale au cours du printemps 2003.

**La température et la lumière** sont deux facteurs susceptibles de jouer un rôle sur l'absorption des sels nutritifs par les cellules phytoplanctoniques. Néanmoins, la variabilité des taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  et de  $\text{NO}_3^-$  n'apparaît pas liée à l'évolution saisonnière et spatiale de ces paramètres. On peut donc penser que le dispositif expérimental mis en place dans cette étude n'a en rien biaisé la réponse physiologique des communautés phytoplanctoniques naturelles et a au contraire, permis de réaliser les mesures de surge uptake dans des conditions de température et de lumière proches de celles expérimentées par les cellules dans le milieu naturel. Les différentes espèces échantillonnées à une période donnée sont donc parfaitement adaptées à la température du milieu dont elles sont issues. En effet, de manière générale, la température optimale d'absorption des sels nutritifs coïncide avec la température optimale de croissance des organismes autotrophes (Pedersen *et al.*, 2004).

**Les conditions nutritives** dans lesquelles se trouvent les cellules phytoplanctoniques avant leur échantillonnage peuvent avoir jouées un rôle sur l'ampleur de la réponse observée suite à un ajout d'azote. En effet, ces expériences ont été menées sur des assemblages phytoplanctoniques dont le degré de limitation en azote était fortement variable dans le temps et dans l'espace. Cependant aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre les concentrations initiales en azote et les taux d'absorption apparents mesurés au cours des différentes incubations. Sous des conditions limitantes les composés azotés structuraux, fonctionnels et génétiques constituant le pool azoté de la cellule peuvent être affectés différemment (Elrifi et Turpin, 1987), suivant différents processus hiérarchiques complexes (Raimbault et Mingazzini, 1987 ; Falkowski *et al.*, 1989). Les conditions nutritives azotées des cellules phytoplanctoniques (concentrations dans le milieu) au moment leur échantillonnage ne rendent donc pas vraiment compte de leurs conditions



physiologiques. En conséquence, il apparaît difficile d'après les mesures réalisées dans cette étude de conclure quant au contrôle potentiel que pourrait exercer les conditions nutritives azotées sur les phénomènes de surge uptake.

**Le passé turbulent des cellules**, *i.e.* le niveau de turbulence auquel elles ont été soumises avant leur échantillonnage, semble avoir conditionné leurs réponses face aux pulses d'azote. Des relations significatives ont ainsi été mises en évidence entre les taux d'absorption apparents et le passé turbulent des cellules. Si ces relations apparaissent dépendantes de la forme d'azote considérée et de la concentration ajoutée, elles sont en accord avec des observations réalisées en laboratoire sur des assemblages planctoniques naturels (Arin *et al.*, 2002 ; Petersen *et al.*, 1998). Ces travaux mettent en évidence un effet différentiel de la turbulence sur la croissance des organismes planctoniques dépendant des conditions nutritives du milieu. A l'échelle de la cellule phytoplanctonique, une relation complexe semble exister entre la turbulence à petite échelle, la qualité et la quantité de sels azotés.

Les résultats obtenus pour l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) mettent en évidence :

- (i) une relation positive entre le passé turbulent des cellules et les taux d'absorption apparents mesurés suite à un pulse de 2  $\mu\text{M}$ . Des travaux récents ont montré que la distribution des sels nutritifs était plus homogène lorsque la turbulence est forte (Seuront *et al.*, 2002). Dans notre cas, les cellules issues d'un milieu où la turbulence est élevée sont donc confrontées à des distributions plus homogènes de  $\text{NH}_4^+$  que des cellules issues d'un milieu où la turbulence est plus faible (Seuront *et al.*, 2002), et rencontrent moins fréquemment des concentrations élevées en  $\text{NH}_4^+$ . Il est donc raisonnable de penser qu'en milieu fortement turbulent la ressource azotée est moins disponible, et que, de fait, les cellules soient plus à même de répondre rapidement et efficacement à des pulses fortement concentrés (2  $\mu\text{M}$ ).
- (ii) une relation négative entre le passé turbulent et les taux d'absorption apparents mesurés suite à un pulse de 0,5  $\mu\text{M}$ . Des cellules ayant expérimenté un environnement faiblement turbulent où les sels nutritifs sont distribués de manière plus hétérogène (Seuront *et al.*, 2002) bénéficient globalement d'une ressource azotée plus disponible que dans des conditions de turbulence élevée où cette ressource est distribuée de manière plus homogène. Elles sont donc moins à même d'être carencées et ne développent pas d'aptitude à l'exploitation d'apports sporadiques de concentration élevée comme les cellules soumises, en conditions plus turbulentes, à un environnement où la ressource azotée est globalement moins disponible et qui sont plus susceptibles d'être carencées.

Pour des ajouts de concentration intermédiaire (1  $\mu\text{M}$ ), aucune relation significative n'ayant été mise en évidence, il semblerait que les cellules soient capables d'utiliser ce type d'apport quel que soit le niveau de turbulence du milieu dont elles sont issues.

Concernant les nitrates, le niveau d'hétérogénéité expérimenté par les cellules avant leur échantillonnage ne semble pas avoir conditionné les réponses observées suite à des pulses de faible (0,5  $\mu\text{M}$ ) et moyenne (1  $\mu\text{M}$ ) concentration. En revanche, contrairement à ce qui a été décrit précédemment pour l'ammonium, les cellules issues d'un milieu nutritif très homogène (turbulence élevée) apparaissent moins adaptées à répondre à des pulses fortement concentrés (2  $\mu\text{M}$ ) que les cellules issues d'un milieu plus hétérogène (turbulence faible). Divers processus biologiques tels que l'excrétion par les organismes planctoniques (autotrophes et hétérotrophes) ou encore l'activité bactérienne peuvent expliquer cet état de fait. En effet, l'activité biologique est à l'origine de la formation de micro-zones fortement concentrées en  $\text{NH}_4^+$  dont la durée de vie (et donc la disponibilité) est prolongée par l'augmentation de la viscosité ambiante durant le bloom de *P. globosa* (Seuront *et al.*, 2005). Il est donc raisonnable de penser que les populations phytoplanctoniques sont plus fréquemment exposées à des concentrations élevées en  $\text{NH}_4^+$  qu'en  $\text{NO}_3^-$ , en particulier dans un milieu limité en azote (Raimbault et Gentilhomme, 1990). En conséquence, sous des conditions de turbulence élevée, la probabilité pour une cellule phytoplanctonique d'être confrontée à de fortes concentrations en  $\text{NO}_3^-$  est donc plus faible que celle d'être en contact avec une zone fortement concentrée en  $\text{NH}_4^+$ . Ceci pourrait expliquer l'effet différentiel des niveaux de turbulence élevés sur les phénomènes de surge uptake, suivant la forme d'azote considérée.

Le niveau de turbulence (et donc d'hétérogénéité de leur ressource azotée) auquel sont soumis les cellules phytoplanctoniques semble ainsi

- (i) exercer un contrôle complexe sur les phénomènes de surge uptake, dépendant à la fois de la forme azotée ( $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$ ) et de la concentration considérée et
- (ii) conditionner leur capacité à utiliser des apports intermittents en azote.

Par ailleurs, l'étude de corrélation réalisée sur les abondances des diatomées d'une part, et de *Phaeocystis globosa* d'autre part, semble indiquer un effet différentiel de la turbulence sur ces deux groupes phytoplanctoniques. Il semblerait ainsi que des niveaux de turbulence élevés favorisent le développement des diatomées alors que des niveaux de turbulence plus faibles permettraient le développement de blooms importants de *Phaeocystis*. Néanmoins, ces observations doivent être confirmées par une étude précise du cycle de vie de chacun de ces groupes phytoplanctoniques et permettront, à terme, de caractériser les implications de la turbulence sur les successions phytoplanctoniques observées pendant la période printanière.

Les résultats obtenus en Manche Orientale au cours du printemps 2003, ont mis en évidence une évolution saisonnière des phénomènes de surge uptake. Cette saisonnalité traduit une évolution de la capacité des cellules à utiliser des apports intermittents en azote; cette capacité étant fortement conditionnée par les paramètres biologiques (composition spécifiques), physiques (turbulence) et chimiques (teneurs en sels nutritifs et formes azotées) de leur environnement immédiat.

Nos résultats mettent clairement en évidence l'importance de la turbulence à petite échelle sur les processus cellulaires et physiologiques des cellules phytoplanctoniques dès lors que le passé turbulent des cellules conditionne la distribution (exprimée en terme d'homogénéité et d'hétérogénéité) des sels nutritifs, et donc leur disponibilité, dans l'environnement immédiat des organismes autotrophes. Ce travail souligne la difficulté d'attribuer un signal de surge uptake à une espèce phytoplanctonique en particulier même s'il montre la nécessité de tenir compte de ce paramètre et de sa variabilité dans des approches éco-physiologiques à microéchelle. Ces résultats obtenus et les hypothèses émises à partir d'études en milieu naturel doivent donc être confirmés par une approche expérimentale en laboratoire mettant en œuvre :

- (i) des niveaux de turbulence réalistes par rapport au milieu naturel ce qui implique la mise en place de dispositifs expérimentaux particuliers facilitant des échantillonnages et des mesures régulières permettant l'acquisition de paramètres écophysologiques propres aux cellules phytoplanctoniques (taux d'absorption, teneurs en éléments nutritifs, ...)
- (ii) des espèces phytoplanctoniques sélectionnées sur des critères précis tels que leur présence (abondance, biomasse) dans le milieu naturel pendant la période printanière, leur facilité de culture et de maintien en laboratoire et la connaissance complète de leur cycle de vie.

Ceci est l'objet de la seconde partie du manuscrit ainsi que d'un article présenté en annexes et soumis au *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.

---

**Partie II**

**EFFET DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE  
SUR UNE ESPECE PHYTOPLANCTONIQUE  
CARACTERISTIQUE DE LA MANCHE ORIENTALE :  
*PHAEOCYSTIS GLOBOSA***

---



## INTRODUCTION

### I. PROBLEMATIQUE

Au sein de l'environnement marin, le mouvement des masses d'eau se produit à toutes les échelles spatio-temporelles (Denman et Gargett, 1983) et de nombreux phénomènes dynamiques majeurs (vents, marées, ondes internes...) sont responsables de ces mouvements. Cette énergie, introduite à grande échelle, est transmise jusqu'aux plus petites échelles de temps et d'espace, sans perte d'énergie jusqu'au domaine visqueux où elle est alors dissipée sous forme de chaleur (Kolmogorov, 1941). Les organismes planctoniques sont donc soumis en permanence à un environnement physico-chimique complexe imposé par ces phénomènes turbulents à petite échelle<sup>23</sup>. L'importance de la turbulence comme source d'énergie auxiliaire (ou externe) au sein de l'écosystème pélagique est aujourd'hui bien connue (Margalef, 1978 ; Legendre *et al.*, 1986).

La diffusion turbulente est une des caractéristiques de la turbulence à petite échelle (cf. section « turbulence »). Elle peut jouer un rôle direct sur les processus biologiques et en particulier sur le flux des sels nutritifs vers les cellules phytoplanctoniques. En effet, la turbulence à petite échelle peut avoir des conséquences positives sur la croissance du phytoplancton, en augmentant le taux de diffusion des sels nutritifs vers les cellules (Savidge, 1981 ; Lazier et Mann, 1989 ; Karp-Boss *et al.*, 1996). D'autres études mettent toutefois en évidence le rôle potentiellement négatif de la turbulence sur les cellules phytoplanctoniques au travers de divers mécanismes : (i) l'altération du comportement (Karp-Boss *et al.*, 2000), (ii) l'inhibition ou la réduction du taux de division cellulaire, (iii) la modification de la taille, de la morphologie et de la mobilité des cellules et (iv) l'affaiblissement physiologique (Thomas *et al.*, 1995 ; Estrada et Berdalet, 1997 ; Juhl et Latz, 2002 ; Sullivan et Swift, 2003 ; Sullivan *et al.*, 2003). D'autre part, certaines espèces phytoplanctoniques développent des réponses adaptatives face à cet environnement turbulent : (i) la formation de colonies ou le développement d'appendices tels que les cornes ou les épines sont susceptibles, en modifiant la taille relative des cellules, de leur permettre de tirer avantage d'un environnement turbulent (Margalef, 1978, 1997 ; Karp-Boss *et al.*, 1996), (ii) la production de mucilage par certaines diatomées (*e.g. Chaetoceros* sp.) et Prymnesiophycées (*Phaeocystis* sp.) peut leur permettre de contrôler les coefficients de diffusion (Jenkinson, 1986). Si l'augmentation des flux de sels nutritifs vers les cellules, liée à la diffusion turbulente, peut jouer un rôle important sur la production phytoplanctonique, la turbulence à petite échelle est également susceptible d'avoir des

---

<sup>23</sup> Le terme échelle employé par la suite se réfère à la fois à une échelle spatiale et à une échelle temporelle.

conséquences sur d'autres processus physiologiques<sup>24</sup> et cellulaires<sup>25</sup>, ainsi que sur le cycle de vie des microalgues. La sensibilité et la réponse du phytoplancton à la turbulence apparaissant fortement variable suivant les taxons étudiés (Sullivan et Swift, 2003), ces processus à petite échelle sont donc susceptibles d'avoir un impact à plus grande échelle sur les successions phytoplanctoniques saisonnières. L'étude de ces processus à l'échelle de la cellule phytoplanctonique peut donc apporter de nouveaux éléments indispensables à la compréhension du déterminisme des cycles phytoplanctoniques saisonniers.

D'un point de vue hydrodynamique, la Manche Orientale est caractérisée par un régime marégraphique mégatidal où l'on recense la majorité des éléments générateurs de turbulence (marées, vents, faibles profondeurs). Les forts courants de marée observés dans la région (Anonyme, 1988) sont les principaux phénomènes à l'origine de l'introduction d'énergie turbulente dans les eaux côtières, et le taux de dissipation de l'énergie cinétique  $\varepsilon$ , caractérisant les processus turbulents, y varie avec une périodicité de 6 h entre  $10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$  et  $10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$  (Seuront *et al.*, 2002). Ces valeurs sont caractéristiques d'une zone de mélange intense lié aux courants de marée (*i.e.*  $\varepsilon > 2,4 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ; MacKenzie et Legget, 1993). Dans les eaux côtières de la Manche Orientale, l'efflorescence phytoplanctonique printanière est caractérisée de manière récurrente par la prolifération d'une microalgue de la classe des Prymnésiophycées, *Phaeocystis globosa*. Cette espèce possède un cycle de vie polymorphe caractérisé par l'alternance de formes unicellulaires libres (flagellées ou non flagellées) et de formes coloniales. Ce stade colonial est connu pour sécréter de larges quantités de mucus composé essentiellement de glucides (Lancelot et Mathot, 1985 ; Van Boekel, 1992). En terme de successions phytoplanctoniques, le bloom de *Phaeocystis*<sup>26</sup> est encadré par deux efflorescences de diatomées distinctes et disparaît brutalement à la fin du printemps (Breton, 2000). Une telle succession des communautés phytoplanctoniques est observée de la même manière en Mer du Nord au cours du printemps (Gieskes et Kraay, 1975 ; Cadée et Hegeman, 1986 ; Rousseau *et al.*, 2002 ; Stelfox-Widdicombe *et al.*, 2004).

Si plusieurs hypothèses ont été proposées pour comprendre la succession *Phaeocystis*/diatomées, incluant une compétitivité différentielle de ces deux taxons vis-à-vis de la lumière et/ou des sels nutritifs (Matrai *et al.*, 1995 ; Peperzak *et al.*, 1998 ; Meyer *et al.*, 2000), à ce jour aucune étude n'a pris en compte l'effet potentiel de la turbulence à petite échelle sur le déterminisme de l'efflorescence printanière de *Phaeocystis*.

<sup>24</sup> Les processus physiologiques se rapportent aux processus tels que la photosynthèse, l'excrétion, l'acquisition de carbone inorganique ou la production de mucilage.

<sup>25</sup> Les processus cellulaires se rapportent aux phénomènes de division cellulaire.

<sup>26</sup> Le terme *Phaeocystis* employé par la suite se réfère à *Phaeocystis globosa*.

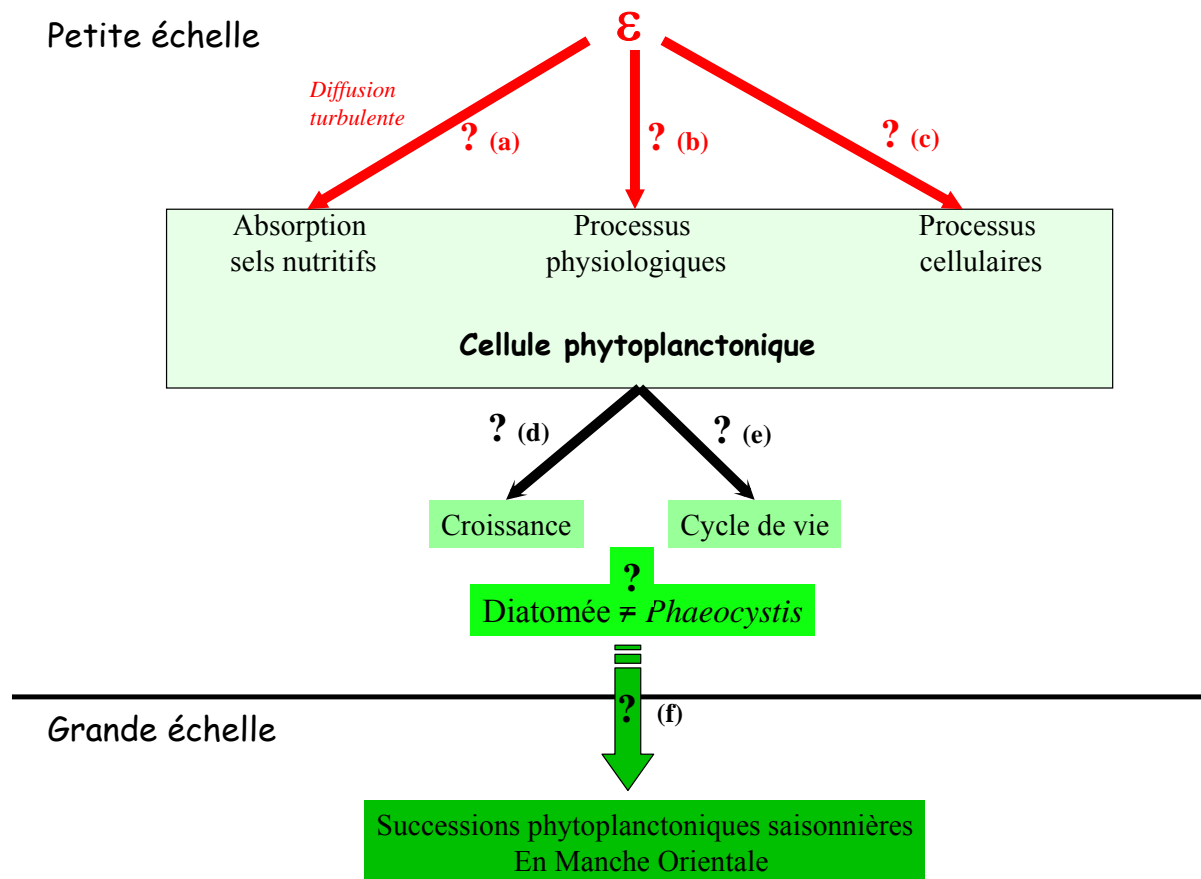
## II. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES

Il est donc apparu nécessaire, d'une part d'étudier plus en détails l'impact des facteurs environnementaux et en particulier de la turbulence sur les processus impliqués à l'échelle de la cellule phytoplanctonique et d'autre part, d'appréhender l'importance de ce processus à l'échelle de l'écosystème Manche Orientale dans le cadre de la succession des communautés phytoplanctoniques.

Les objectifs de cette étude (Figure II.1) sont donc :

- d'identifier les mécanismes d'interactions à petite échelle, entre un processus physique qu'est la turbulence, et différents processus biologiques propres aux cellules phytoplanctoniques (Figure II.1 a-b-c). En particulier, il conviendra de comprendre (i) si la turbulence joue un rôle sur les mécanismes d'absorption des sels nutritifs en augmentant la diffusion de ces derniers vers les cellules, (ii) si elle est susceptible d'avoir des conséquences sur d'autres processus physiologiques et/ou cellulaires et (iii) si ces mécanismes identifiés chez *P. globosa* sont les mêmes que ceux mis en évidence chez les diatomées lors d'études antérieures.
- de déterminer quelles sont les conséquences des phénomènes observés à l'échelle de la cellule, sur la dynamique de ces deux populations phytoplanctoniques (Figure II.1 d-e), en particulier en termes de croissance (aspect quantitatif) et de cycle de vie (aspect qualitatif). *P. globosa* présentant un cycle de vie polymorphique complexe, la question sera alors de savoir si cette espèce développe des adaptations particulières face à un environnement turbulent.
- de déterminer si ces processus à petite échelle peuvent jouer un rôle à plus grande échelle et en particulier sur les successions phytoplanctoniques saisonnières observées au niveau de la zone côtière de la Manche Orientale (Figure II.1 f). La question est alors de déterminer si les fortes conditions hydrodynamiques rencontrées en Manche Orientale peuvent expliquer (au moins partiellement) les blooms de *Phaeocystis* de moindre ampleur observés dans cette zone, par rapport à ceux se produisant en Mer du Nord, où les conditions hydrodynamiques sont moins développées.





**Figure II.1** : Objectifs de travail. Afin d'appréhender l'importance du processus physique de turbulence, à l'échelle de l'écosystème Manche Orientale sur les successions phytoplanctoniques saisonnières, l'objectif de cette étude est d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : **i)** A l'échelle de la cellule phytoplanctonique, la turbulence  $\epsilon$  joue-t-elle un rôle (a) sur l'absorption des sels nutritifs (diffusion turbulente), (b) sur d'autres processus physiologiques ou (c) cellulaires ? Ces phénomènes sont-ils les mêmes chez *P. globosa* et chez les diatomées ? **ii)** Quelles sont les conséquences de ces phénomènes identifiés à l'échelle de la cellule sur la dynamique de ces deux populations phytoplanctoniques ? (d) en terme de croissance ? (e) en terme de cycle de vie ? Développent-elles des adaptations particulières face à un environnement turbulent, en particulier *P. globosa* qui possède un cycle de vie polymorphique complexe ? **iii)** Ces processus à petite échelle peuvent-ils avoir des conséquences à plus grande échelle (f), en particulier sur la succession des communautés phytoplanctoniques en Manche Orientale ?

### III. MISE EN OEUVRE

Toutefois, répondre aux questions exposées ci-avant nécessite la mise en oeuvre d'un dispositif expérimental qui permette de tester les effets de la turbulence. En effet, au même titre que la lumière, la température et les éléments nutritifs, la turbulence doit être considérée comme un paramètre susceptible de jouer un rôle sur l'écologie des différentes espèces planctoniques, et ce dernier ne peut être identifié clairement que par des expériences spécifiques sur chaque espèce cible (Sullivan et Swift, 2003). Dans ce cadre, des avancées significatives concernant l'étude des conséquences écologiques de la turbulence à petite échelle sur le plancton ont été récemment réalisées grâce à des expérimentations en microcosmes (Alcaraz *et al.*, 2002). Ces expériences en laboratoire permettent de contrôler tous les paramètres susceptibles d'influencer la biologie et/ou l'écologie d'une espèce, et surtout de réaliser un suivi régulier et à petite échelle de temps des différents paramètres à étudier.

Des expériences en microcosmes, au sein desquels il était possible de générer différents niveaux de turbulence compatibles avec les observations *in situ*, ont été menées sur une culture monospécifique de *P. globosa*. Le choix de cette espèce et du dispositif expérimental a été conditionné par :

- (i) la volonté de reproduire au laboratoire des conditions biologiques (espèce phytoplanctonique) et physiques (conditions turbulentes, température, lumière) représentatives de celles rencontrées dans le milieu naturel ;
- (ii) l'importance (qualitative et quantitative) de cette espèce phytoplanctonique dans l'écosystème Manche Orientale.

Après avoir décrit dans un **premier chapitre** le dispositif expérimental mis en place et la stratégie d'étude, les résultats relatifs à la réponse, en terme de croissance et d'utilisation des sels nutritifs par les cellules de *P. globosa* soumises à différentes conditions de turbulence seront présentés dans un **second chapitre**. Cette espèce présentant un cycle de vie polymorphique complexe, les effets de la turbulence sur son cycle de vie seront exposés plus en détail dans un **troisième chapitre**.



## CHAPITRE 1

### GENERATION DE NIVEAUX DE TURBULENCE REALISTES EN MICROCOSME : APPROCHE METHODOLOGIQUE

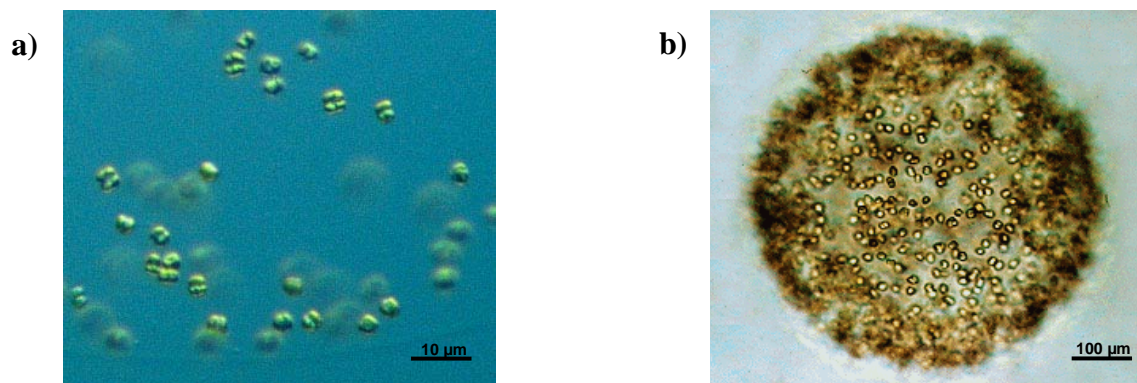
#### I. STRATEGIES D'ETUDE

##### I.1. ESPECE CIBLE ET CULTURE

Le choix de *Phaeocystis globosa* s'impose *de facto* (cf. section introductive et partie I). Cette espèce est en effet présente de manière récurrente en Manche Orientale et est facilement cultivable au laboratoire.

##### I.1.1. *Phaeocystis globosa* (Scherffel, 1900)

*Phaeocystis globosa* (Figure II.2) a été décrite pour la première fois en Mer du Nord tempérée par Scherffel (Scherffel, 1900). Au sein du genre *Phaeocystis* cinq autres espèces ont été décrites à ce jour : *P. pouchetti* Lagerheim (1896), *P. antarctica* Karsten (1905), *P. scrobiculata*, *P. cordata* et *P. jahnii* (Moestrup, 1979 ; Zingone *et al.*, 1999). L'espèce *P. globosa* est généralement observée dans les eaux tempérées et tropicales, alors que *P. pouchetti* et *P. antarctica* sont adaptées aux eaux froides des régions arctiques et antarctiques (Schoemann *et al.*, 2004).

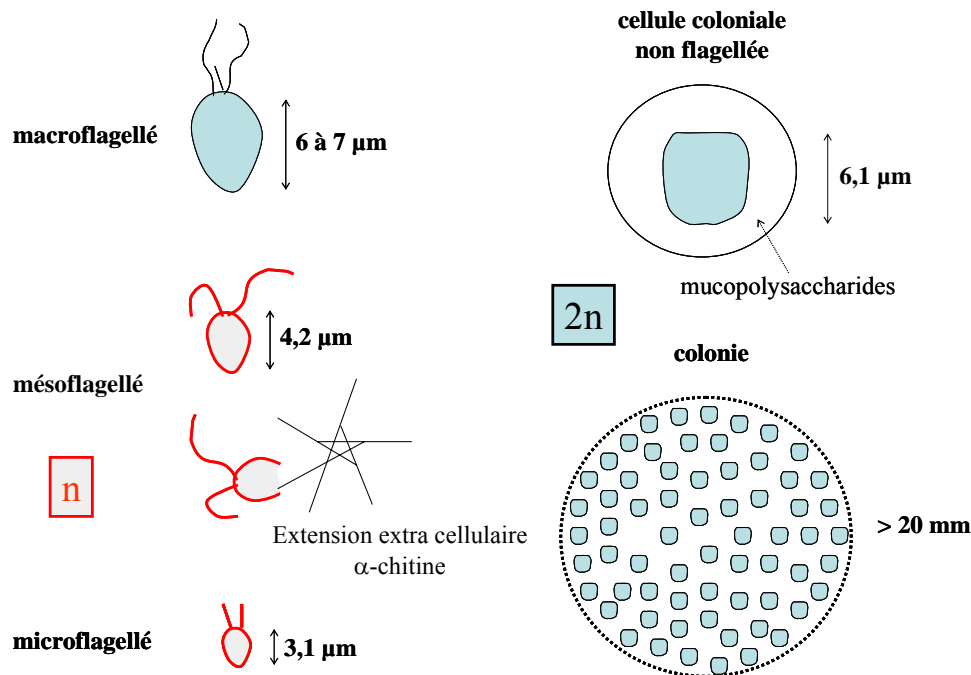


**Super règne** : Eucaryotes  
**Règne** : Plantae  
**Sous règne** : Haptobionte  
**Embranchement** : Haptophyta  
**Classe** : Prymnesiophyceae (Hibberd) ou Haptophyceae  
**Sous-classe** : Prymnesiophycidae  
**Ordre** : Phaeocystales (Medlin)  
**Genre** : Phaeocystis (Langerheim)

**Figure II.2** : *Phaeocystis globosa* (Scherffel 1900).

a) cellules isolées (source : [http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN\\_DOCS/OCDST/Graphics/phaeocystis\\_micro](http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN_DOCS/OCDST/Graphics/phaeocystis_micro))  
 b) forme coloniale (source : <http://www.biol.tsukuba.ac.jp/~inouye/ino/h/phaeocystis.gif>).

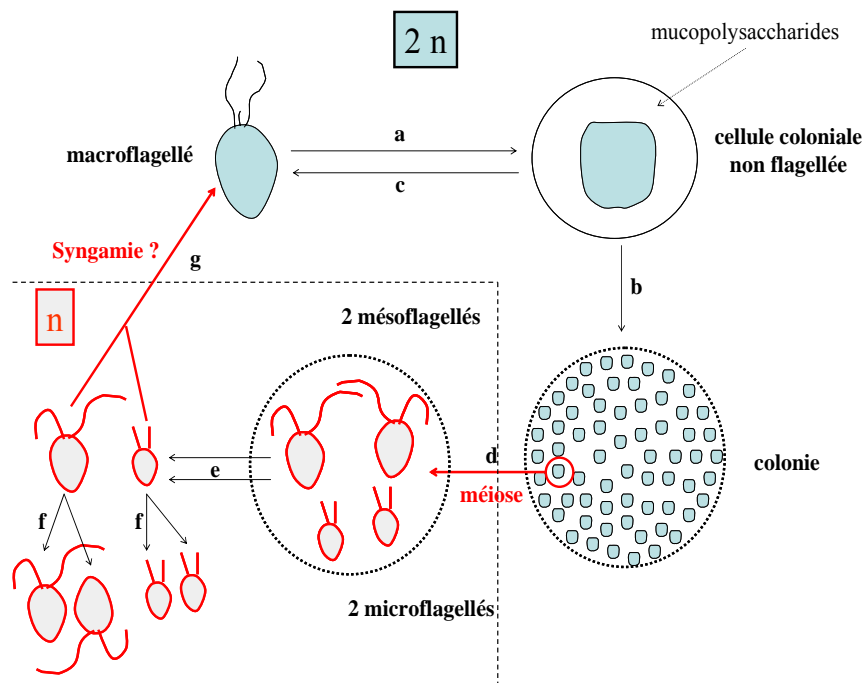
L'espèce observée dans notre zone d'étude ainsi que dans le Sud de la Mer du Nord correspond à *Phaeocystis globosa* (Chrétiennot-Dinet, communication personnelle). Chez cette espèce, la variabilité morphologique est très importante et coïnciderait avec différentes phases du cycle de vie. Trois types de cellules flagellées et un type de cellules non flagellées ont ainsi été décrits chez *P. globosa* en culture (Peperzak *et al.*, 2000c ; Figure II.3) ; (i) microflagellé haploïde ( $3,1 \pm 0,1 \mu\text{m}$ ), (ii) mésoflagellé haploïde ( $4,2 \pm 0,1 \mu\text{m}$ ), (iii) macroflagellé diploïde ( $6 \text{ à } 7 \mu\text{m}$ ), (iv) cellule non flagellée diploïde ( $6,1 \pm 0,1 \mu\text{m}$ )



**Figure II.3:** *P. globosa* : différentes formes cellulaires identifiées au cours de son développement. Formes diploïdes: macroflagellés et cellules coloniales non flagellées (libres ou en colonies) en bleu. Formes haploïdes : méso et microflagellés, en gris.

La position et la fonction exacte de ces différentes formes cellulaires dans le cycle de vie de *P. globosa* sont encore mal connues mais contribueraient à faciliter la multiplication de cette espèce en Manche Orientale. La forme cellulaire mésoflagellée de *P. globosa* présente deux vésicules latérales dans lesquelles sont enroulés des filaments constitués d' $\alpha$ -chitine (Chrétiennot-Dinet *et al.*, 1997). Ces filaments peuvent être éjectés à l'extérieur de la cellule et s'organiser comme les bras d'une étoile à cinq branches (Peperzak *et al.*, 2000c). Ces formations joueraient un rôle dans le développement des colonies (Ramani *et al.*, 1994) et/ou dans la capture des diatomées, support physique sur lesquelles se développent les colonies (Chrétiennot-Dinet, 1999). Cependant leur fonction biologique exacte est encore mal connue. A partir de ses observations en culture et en milieu naturel et des résultats antérieurs, Peperzak (2000c) propose un modèle de cycle de vie pour cette espèce (Figure II.4) : une cellule coloniale non flagellée ( $2n$ ) serait formée à partir d'un

macroflagellé libre diploïde ( $2n$ ) sous des conditions non limitantes en lumière (i.e.  $> 45 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Riegman et Van Boekel, 1996) et en sels nutritifs (i.e.  $[\text{PO}_4^{2-}] > 0,5 \mu\text{M}$ ) (Peperzak *et al.*, 2000c), ou de faible agitation (Kornmann, 1955 ; Cariou *et al.*, 1994 ; Rousseau *et al.*, 1994 ; Figure II.4a). La cellule non flagellée diploïde ainsi formée serait à l'origine de la formation d'une colonie (Figure II.4b). Inversement, l'augmentation de la turbulence dans le milieu, entraînerait le renversement du processus et la libération de macroflagellés diploïdes à partir des colonies (Kornmann, 1955 ; Cariou *et al.*, 1994 ; Figure II.4c). Des conditions limitantes en sels nutritifs ou en lumière, auraient pour conséquence la formation (par division méiotique d'une cellule non flagellée diploïde), de 2 microflagellés ( $n$ ) et 2 mésoflagellés ( $n$ ) au sein des colonies (Figure II.4d). Ces deux formes cellulaires ont été observées simultanément dans le milieu (Peperzak *et al.*, 2000c) et des formations en étoile (produits par les mésoflagellés) ont été observées à l'intérieur même des colonies de *P. globosa* (Peperzak *et al.*, 2000c). Les micro et mésoflagellés une fois libérés de la matrice coloniale (Figure II.4e) peuvent se multiplier par reproduction végétative (Figure II.4f). Lors d'une augmentation de l'intensité lumineuse (Kornmann, 1955; Peperzak, 1993), une cellule macroflagellée diploïde pourrait être formée par syngamie entre un micro ( $n$ ) et un mésoflagellé ( $n$ ) (Peperzak *et al.*, 2000c ; Figure II.4g). Cette dernière étape du cycle n'a cependant jamais pu être observée en laboratoire (Parke *et al.*, 1971).



**Figure II.4:** Cycle de vie de *P. globosa* proposé par Peperzak *et al.* (2000c). Phase diploïde en bleu et phase haploïde en gris. Une cellule non flagellée de type coloniale, formée à partir d'un macroflagellé (a), serait à l'origine de la formation d'une colonie (b). Le processus inverse pourrait être à l'origine de la formation d'un nouveau macroflagellé diploïde (c). Sous certaines conditions, 2 types de cellules flagellées haploïdes, formées par méiose à partir d'une cellule coloniale (d) et libérées de la colonie (e) pourraient soit se multiplier par reproduction végétative (f) soit former un nouveau macroflagellé diploïde par syngamie (g).

### **I.1.2. Culture au laboratoire : cultures en batch**

Les cultures de *P. globosa* sont maintenues à la Station Marine de Wimereux dans une chambre de culture thermostatée à 13°C, sous un cycle lumineux de 12h jour / 12h nuit et sous une intensité lumineuse de 60 à 70  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Les milieux de culture sont préparés avec de l'eau de mer collectée au cours de l'été en Manche Orientale, appauvrie en sels nutritifs et filtrée sur des filtres Whatmann GF/C. L'eau de mer ainsi filtrée, est ensuite stérilisée pendant 1h à 120°C sous une pression de 1 atmosphère. Les repiquages se font à la flamme sur une paillasse lavée à l'acide 10 %.

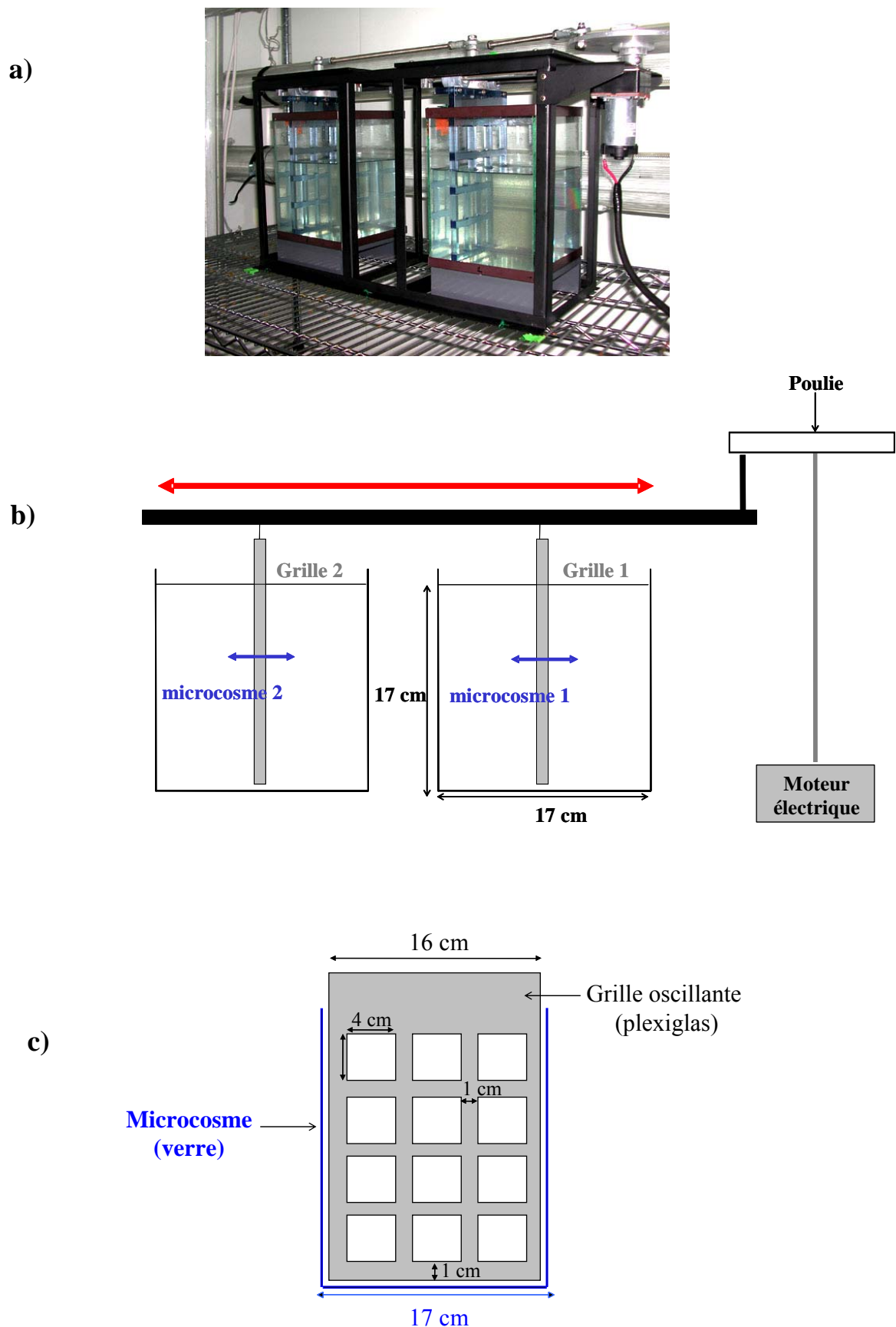
La souche *Phaeocystis globosa* clone Ph 91, isolée en Mer du Nord en 1993 par L. Peperzak, est maintenue dans un milieu f/2-Si modifié (100  $\mu\text{mol NO}_3^-$ ; Annexe B1). Afin de débiter chaque culture avec seulement des cellules isolées (taille de 2 à 3  $\mu\text{m}$ ), l'inoculum est préfiltré sous faible pression sur une soie en nylon de 5  $\mu\text{m}$  de vide de maille.

## **I.2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL**

### **II.2.1. Système de génération de la turbulence : le Phytoturbularium**

Il existe différentes méthodes pour créer de la turbulence à petite échelle en laboratoire (Peters et Redondo, 1997). Les dispositifs de grilles oscillantes ont été largement utilisés en écologie marine, pas seulement dans le cadre d'étude de la turbulence comme variable expérimentale, mais aussi afin de maintenir en suspension les organismes planctoniques ou de simuler la couche de mélange supérieure de l'océan (Savidge, 1981 ; Estrada *et al.*, 1987 ; Alcaraz *et al.*, 1988 ; Berdalet, 1992 ; Saiz *et al.*, 1992 ; Howard *et al.*, 1993 ; Alcaraz *et al.*, 1994 ; Peters et Gross, 1994 ; Landry *et al.*, 1995 ; MacKenzie et Kiorboe, 1995 ; Saiz et Kiorboe, 1995 ; Peters *et al.*, 1996 ; Arin *et al.*, 2002 ; Sullivan et Swift, 2003 ; Sullivan *et al.*, 2003). Les caractéristiques physiques de la turbulence produite par ces grilles ont été largement étudiées et ces dispositifs sont adaptés à l'étude des interactions à petite échelle entre les phénomènes turbulents et la croissance du phytoplancton.

Un dispositif particulier de grilles oscillantes, « Le Phytoturbularium » (Figure II.5a), initialement développé par L. Seuront à la Tokyo University of Fisheries et adapté pour ce travail à la Station Marine de Wimereux, a permis de tester trois niveaux de turbulence différents.



**Figure II.5** : Dispositif de génération de la turbulence le « Phytoturbularium ». (a) vue d'ensemble du dispositif (b) représentation schématique des deux microcosmes du Phytoturbularium dans lesquels oscillent deux grilles dont le mouvement est assuré par une poulie connectée à un moteur électrique (c) représentation détaillée d'une grille oscillante.

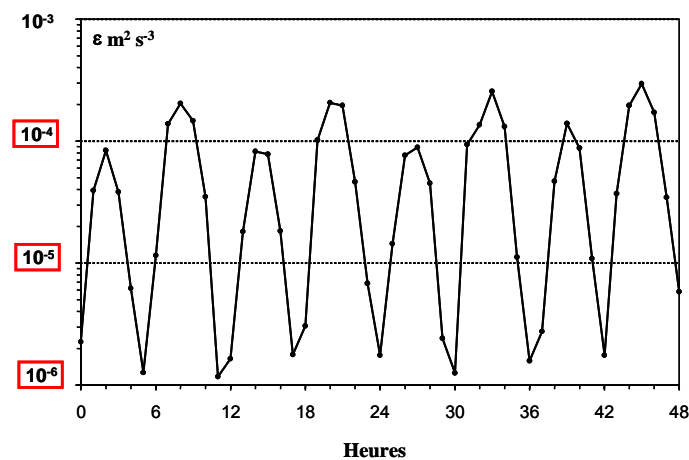


### I.2.1.1. Description

Le dispositif est constitué de deux microcosmes en verre de longueur et largeur interne de  $17 \times 17$  cm, et de 20 cm de hauteur. Ces deux aquariums expérimentaux sont remplis avec de l'eau de mer jusqu'à une hauteur de 17 cm ( $V = 4,9$  l). Ce volume cubique permet le développement d'une turbulence isotrope et tridimensionnelle au sein des cultures expérimentales. Dans chaque microcosme, la turbulence est générée par le battement régulier d'une grille en plexiglas (Figure II.5b). Les grilles oscillent dans la zone centrale de chaque microcosme avec une amplitude d'environ 13 cm. La taille des deux grilles est ajustée à la taille des aquariums (l'espace libre entre la grille et les parois des aquariums est de  $0,4 \pm 0,1$  cm). Le rapport entre la surface ouverte et la surface totale de la grille est de 0,48 ; les ouvertures ont une surface totale de  $16 \text{ cm}^2$ , *i.e.*  $4 \times 4$  cm et sont séparées les unes des autres par des barres de plexiglas de 1 cm d'épaisseur (Figure II.5c). Le passage de la grille est à l'origine de la formation de tourbillons turbulents. Grâce à ce dispositif chaque niveau de turbulence a pu être testé en parallèle sur deux cultures en « batch » (sans renouvellement du milieu).

### I.2.1.2. Niveaux de turbulence testés

Dans de nombreuses études en laboratoire concernant l'effet de la turbulence sur les organismes planctoniques, les niveaux de turbulence utilisés sont plus élevés que ceux rencontrés dans le milieu naturel (Peters et Redondo, 1997). Dans cette étude, des niveaux de turbulence comparables en intensité, à ceux rencontrés en Manche Orientale au cours d'un cycle de marée ont donc été utilisés. Trois niveaux de turbulence réalistes ont été testés séparément: turbulence maximale ( $\varepsilon \approx 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ), turbulence moyenne ( $\varepsilon \approx 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ) et turbulence minimale ( $\varepsilon \approx 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$  ; Figure II.6).



**Figure II.6** : Variations temporelles du taux de dissipation de l'énergie cinétique,  $\varepsilon$  induit par les courants de marée en Manche Orientale ( $50^{\circ}47'300''\text{N}$ ,  $1^{\circ}33'500''\text{E}$ ) (Seuront, communication personnelle). Les trois niveaux de turbulence utilisés dans cette étude sont identifiés en rouge : turbulence faible :  $\varepsilon = 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ; turbulence moyenne :  $\varepsilon = 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ; turbulence forte :  $\varepsilon = 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ .

### I.2.1.3. Calibration de l'appareil

En modifiant la vitesse de battement des grilles du Phytoturbularium, il est possible de générer différentes intensités de turbulence à petite échelle au sein des cultures expérimentales. Chaque niveau de turbulence utilisé dans cette étude a été quantifié grâce à une technique de « Particule Image Velocimetry » (PIV). Des particules servant de traceurs sont ajoutées au fluide. Une fine section du flux généré par le mouvement de la grille est éclairée par un faisceau laser. Les positions successives des particules à l'intérieur de cette fine fenêtre d'observation sont alors enregistrées à l'aide d'une caméra digitale (Sony Handycam<sup>®</sup>, Japan) à une vitesse de 30 images.s<sup>-1</sup>. Les mesures de vitesses sont effectuées sur deux fenêtres d'observation (2 × 2 cm), l'une parallèle et l'autre normale par rapport à l'axe de déplacement de la grille, sur 4 positions verticales (2, 6, 10 et 14 cm sous la surface) et 5 positions horizontales (au centre, et à 5 et 10 cm de chaque côté).

Les vitesses locales horizontales et verticales,  $v_x$ ,  $v_y$  et  $v_z$ , sont alors calculées à partir des déplacements,  $d_x$ ,  $d_y$  et  $d_z$  mesurés entre deux expositions successives des particules au niveau d'une fenêtre d'observation :

$$\begin{aligned} v_x &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_{t_i} - x_{t_{i+1}}) \\ v_y &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (y_{t_i} - y_{t_{i+1}}) \\ v_z &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (z_{t_i} - z_{t_{i+1}}) \end{aligned} \quad (1)$$

$N$  étant le nombre de déplacements successifs mesurés. Aucune différence significative n'a été observée entre les différentes vitesses  $v_x$ ,  $v_y$  et  $v_z$ . La turbulence développée au sein des milieux de culture, peut donc être considérée comme isotropique et stationnaire. Sous cette hypothèse, la vitesse quadratique moyenne de la turbulence  $w$ , est alors calculée comme:

$$w = (v_x^2 + v_y^2 + v_z^2)^{1/2} \quad (2)$$

Il est alors possible de calculer le taux de dissipation de l'énergie cinétique,  $\varepsilon$  (m<sup>2</sup>.s<sup>-3</sup>), correspondant :

$$\varepsilon = Dw^3 / L \quad (3)$$

$D$  étant une constante universelle ( $D = 1$ ) (Stiansen et Sundby, 2001; Seuront *et al.*, 2004) et  $L$ , la taille des plus grands tourbillons turbulents.  $L$  augmente lorsque la grille s'éloigne du point d'observation (Thomson et Turner, 1975). Ce phénomène est pris en compte en appliquant l'équation suivante :

$$L = kd \quad (4)$$

où  $d$  représente la distance entre le centre d'oscillation de la grille et le point de mesure, et  $k$ , une constante de proportionnalité ( $k = 1$ ).

Cette calibration de l'appareil a permis de déterminer la vitesse de battement de la grille correspondant aux 3 intensités de turbulence choisi dans cette étude (Tableau II.1).

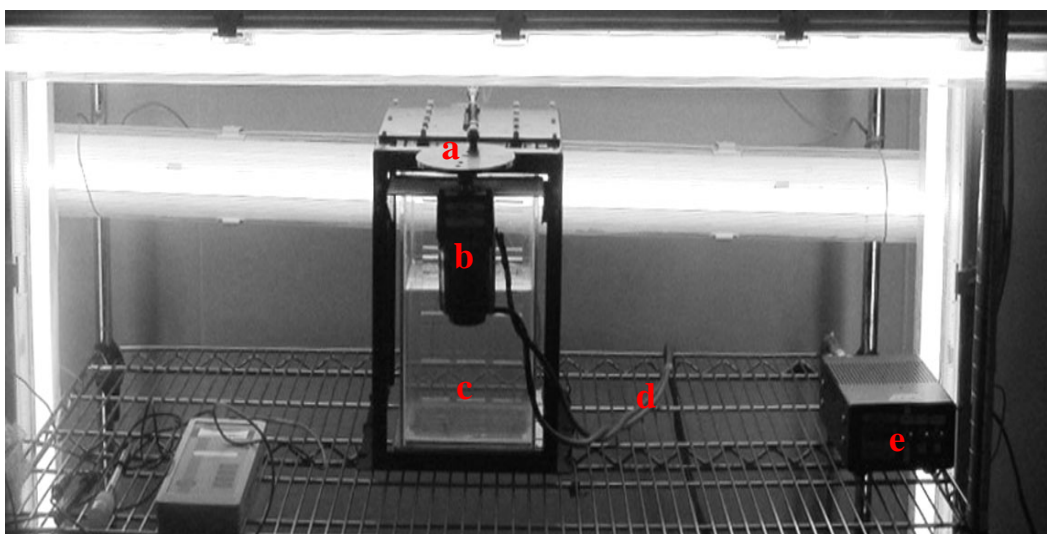
**Tableau II.1** : Niveaux de turbulence testés.  $\varepsilon$ , taux de dissipation de l'énergie cinétique ( $\text{m}^2.\text{s}^{-3}$ ) et le nombre de battements de la grille par minute ( $\text{b}.\text{min}^{-1}$ ).

Niveaux de turbulence	$\text{b}.\text{min}^{-1}$	$\varepsilon \text{ m}^2.\text{s}^{-3}$
Minimum	<b>10</b>	<b><math>10^{-6}</math></b>
Moyen	<b>20</b>	<b><math>10^{-5}</math></b>
Maximum	<b>30</b>	<b><math>10^{-4}</math></b>

## I.2.2. Cultures expérimentales

### I.2.2.1. Conditions expérimentales

Le dispositif expérimental est placé dans une chambre de culture thermostatée maintenue à  $13^\circ\text{C}$  avec un cycle lumineux de 12 h jour / 12 h nuit. L'intensité lumineuse, délivrée par 5 néons de 58 W, est de 60 à  $70 \mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Deux néons sont placés derrière le Phytoturbularium, un de chaque côté et le dernier au-dessus des deux bacs du dispositif assurant ainsi un éclairage homogène des cultures en batch (Figure II.7).



**Figure II.7** : Vue détaillée du dispositif expérimental avec les 5 néons (4 visibles sur la photo); **a**) poulie, **b**) moteur de la poulie, **c**) culture, **d**) câble électrique reliant le moteur de la poulie au potentiomètre, **e**) potentiomètre permettant de régler la vitesse de battement de la grille.

### I.2.2.2. Ensemencement des batch

Les milieux de culture sont préparés de la même manière que ceux utilisés pour les cultures mères (cf. Section I.1.2). Les deux bacs et les deux grilles du Phytoturbularium, ne pouvant être stérilisés (autoclave trop petit), ils sont soigneusement lavés à l'acide chlorhydrique 10 % (3 lavages) puis rincés à l'eau déionisée (3 rinçages). Les repiquages se font à la flamme sur une paillasse propre (rinçage à l'acide 10 %).

Pour chaque niveau de turbulence testé, les deux aquariums sont inoculés avec le même volume provenant d'une seule culture mère en phase de croissance exponentielle. Chaque culture expérimentale est inoculée avec 5 ml de culture mère ( $\approx 500 \text{ cell.ml}^{-1}$ ) en phase de croissance exponentielle, préfiltrée sur  $5 \mu\text{m}$  afin d'éliminer les colonies (cf. section I.1.2).

## II. ACQUISITION DES DONNEES

### II.1. PLAN D'EXPERIENCE

Les trois niveaux de turbulence décrits précédemment ont été testés alternativement dans les deux microcosmes du Phytoturbularium (2 réplicats pour chaque intensité de turbulence testée ; Tableau II.2).

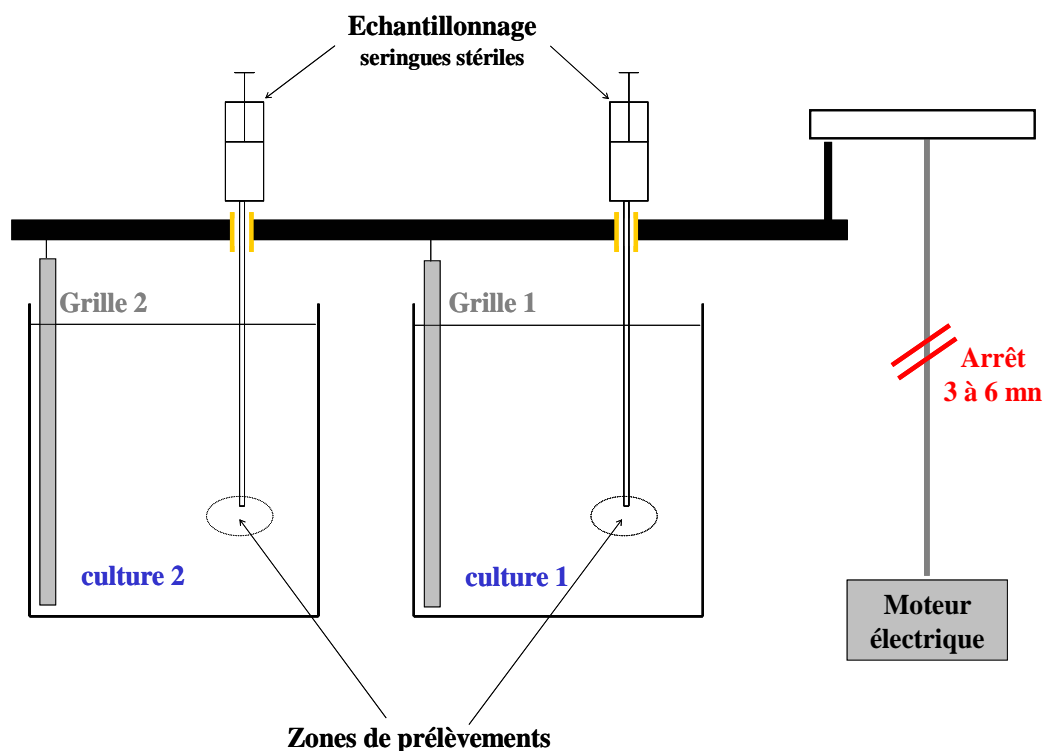
**Tableau II.2 :** Plan d'expérience. Niveaux de turbulence et dénomination des différentes expériences. Les 3 niveaux de turbulence correspondent à ceux définis dans le tableau II.1.

	Niveaux de turbulence	Dénomination	Nb de microcosmes
<i>Phaeocystis globosa</i>	<b>Maximum</b>	$P_{\text{max}}$	<b>2</b>
	<b>Moyen</b>	$P_{\text{moy}}$	<b>2</b>
	<b>Minimum</b>	$P_{\text{mini}}$	<b>2</b>

## II.2. ECHANTILLONNAGE

Les mesures et prélèvements sont réalisés successivement dans les deux microcosmes expérimentaux, à l'aide de tubes en plastiques reliés à des seringues stériles. L'échantillonnage se fait toujours dans la même zone de la culture grâce à des trous situés dans la structure supérieure du dispositif. Les grilles sont arrêtées pendant 3 à 6 min pour permettre l'échantillonnage (Figure II.8).

Différents paramètres ont été suivis quotidiennement pendant 13 jours sur les deux cultures du *Phytoturbularium* et pour chaque intensité de turbulence testée (Tableaux II.3). Des mesures complémentaires ont été réalisées toutes les 12 h (4 h après la mise à l'obscurité) pendant les premières 48 h afin d'observer plus précisément le début de la phase de croissance de cette espèce. Les prélèvements sont réalisés à heure fixe, 4 h après le début de l'éclairage, afin de suivre les différents paramètres de croissance sur des cellules dans le même état physiologique vis-à-vis du cycle lumineux.



**Figure II.8 :** Représentation schématique de la méthode d'échantillonnage mise en œuvre dans les microcosmes du « *Phytoturbularium* ». Les grilles sont arrêtées pendant 3 à 6 min pour permettre l'échantillonnage, réalisé à l'aide de seringues stériles reliées à des tubes en plastique. Les prélèvements sont réalisés dans une même zone grâce à des ouvertures situées sur la partie supérieure de la structure du *Phytoturbularium*.

**Tableau II.3** : Paramètres suivis et fréquences des mesures réalisées sur la souche *P. globosa*.  $t_0$ , jour d'ensemencement des microcosmes ;  $t_{inter}$ , temps intermédiaire ( $t=8j$  fin de croissance exponentielle) ;  $t_f$ , temps final ( $t=13j$ ). Prélèvements à  $t_0, t_{0,5}, t_1, t_{1,5}, t_2 \dots t_{13} = 16$  mesures.

Paramètres	Fréquence des mesures	Nombre de mesures
<b>Salinité</b>	<b><math>t_0 ; t_{inter} ; t_f</math></b>	<b>3</b>
<b>Température</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>pH</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>[O<sub>2</sub>]</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>[NH<sub>4</sub><sup>+</sup>]</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>[Sels Nutritifs]*</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>Abondances cellulaires</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>Morphologie cellule (MEB)</b>	<b><math>t_0 ; t_{inter} ; t_f</math></b>	<b>3</b>
<b>Nombre colonies</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>Diamètre moyen colonies</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>[chlorophylle <i>a</i>]</b>	<b>24 h**</b>	<b>16</b>
<b>Teneurs élémentaires : carbone et azote (CHN)</b>	<b><math>t_0 ; t_{inter} ; t_f</math></b>	<b>3</b>

\* NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, Si(OH)<sub>4</sub>, HPO<sub>4</sub><sup>2-</sup>

\*\* mesures réalisées toutes les 12 h au cours des 2 premiers jours, puis toutes les 24 h par la suite.

### II.3. PARAMETRES ETUDIÉS ET ANALYSES

La turbulence générée par l'oscillation de la grille, est répartie de manière homogène dans le milieu de culture pour un volume de culture cubique. Afin de rester proche de ces conditions durant tout le suivi, il a été nécessaire de réduire les volumes prélevés et d'adapter en conséquence les différentes méthodes de dosage.

#### II.3.1. Paramètres de contrôle

La salinité et la température (°C), sont mesurées directement dans les différentes cultures du *Phytoturbularium* à l'aide d'une sonde multi paramètres CONSORT C533.

## II.3.2. Paramètres chimiques

### II.3.2.1. pH

Le pH est mesuré directement dans les différentes cultures du *Phytoturbularium* ou dans les cultures témoins à l'aide d'une sonde multi paramètres CONSORT<sup>®</sup> C533.

### II.3.2.2. Oxygène dissous

La concentration en oxygène dissous, [O<sub>2</sub>] (mg.l<sup>-1</sup>) est mesurée grâce à une sonde INOLAB 2 WTW<sup>®</sup>. Les mesures sont réalisées dans des béchers de 50 ml, immédiatement après le prélèvement, la structure supérieure du dispositif de turbulence ne permettant pas le passage direct de la sonde dans les cultures.

### II.3.2.3. Sels nutritifs

Les sels nutritifs sont dosés par colorimétrie, dans la gamme de linéarité de la loi de Beer-Lambert.

#### *a) Dosage de l'ammonium*

Les ions ammonium, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, sont dosés manuellement sur des petits échantillons de 10 ml selon la méthode de Koroleff (1969). Le protocole utilisé est décrit en détail dans la partie I - chapitre 1.

#### *b) Dosage semi automatique des nitrites, nitrates, silicates et phosphates*

Le dosage des ions nitrites, nitrates, silicates et phosphates est réalisé à l'aide de la chaîne semi-automatique Alliance<sup>®</sup> Integral Futura (c.f. partie I – chapitre 1).

## II.3.3. Paramètres biologiques

### II.3.3.1. Abondances phytoplanctoniques

Des échantillons de 10 ml sont fixés avec une solution de LUGOL (2% en concentration finale ; Throndsen, 1978). Les comptages sont réalisés dans les 24 h, en microscopie inversée selon la méthode d'Utermöhl (1958). 10 ml d'échantillon sont mis à sédimenter pendant 24 h dans des cuves de sédimentation (Hydro-bios) puis observés sous un microscope inversé LEITZ DIAVERT<sup>®</sup> (grossissement × 320). Les comptages sont réalisés sur un diamètre horizontal d'une cuve (soit 64 champs), conduisant à une erreur type de 13,5 % selon les critères de Woelkerling *et al.*, (1976).

Les colonies sont dénombrées en utilisant la même méthode de comptage et le diamètre de chaque colonie recensée, est mesuré à l'aide d'un oculaire micrométrique gradué.

### II.3.3.2. Biomasse phytoplanctonique

#### *a) Concentrations en chlorophylle a*

La méthode utilisée est celle proposée par Suzuki et Ishimaru (1990) mettant en œuvre l'extraction de la chlorophylle dans du N,N-Diméthylformamide (DMF). Cette méthode a été choisie pour sa rapidité de réalisation (Temps d'extraction = 1 h) et a été adaptée aux dosages d'échantillons de petits volumes (20 ml).

A la suite du prélèvement, des échantillons de 20 ml de culture sont filtrés sur des filtres Whatmann GF/C. L'extraction de la chlorophylle se fait par immersion du filtre dans 5 ml de DMF. Après 1 h à l'obscurité et à 5°C la mesure de fluorescence de l'extrait (Fluorimètre Turner<sup>®</sup> 450) permet de déterminer la concentration en chlorophylle *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (Strickland et Parsons, 1972). Cette méthode a été préalablement calibrée, sur le fluorimètre utilisé, avec différentes concentrations d'une solution de chlorophylle *a* pure (*Anacystis nidulans*, SIGMA).

#### *b) Teneurs élémentaires : carbone et azote*

Les contenus en carbone et en azote de *P. globosa* sont déterminés par analyse élémentaire grâce à un analyseur CHN (NA 2100-CE Instruments<sup>®</sup>)<sup>27</sup> qui associe la combustion du matériel organique, en présence d'un oxydant, avec l'analyse en chromatographie en phase gazeuse (CPG) des molécules de faible poids moléculaire obtenues. Il permet ainsi de déterminer précisément le contenu en carbone et azote des deux microalgues.

Des échantillons de 100 ml (début de culture) ou de 20 ml (fin de culture) sont filtrés sur des filtres GF/C préalablement calcinés (400°C ; 4 h) afin d'éliminer toute trace de substance organique. Après filtration les échantillons sont conservés à -20°C en attente de leur analyse.

---

<sup>27</sup> Ces mesures ont été réalisées avec l'aide de Marie-Andrée Janquin, Ingénieur d'Etude à la Station Marine de Wimereux (Université des Sciences et Technologies de Lille).



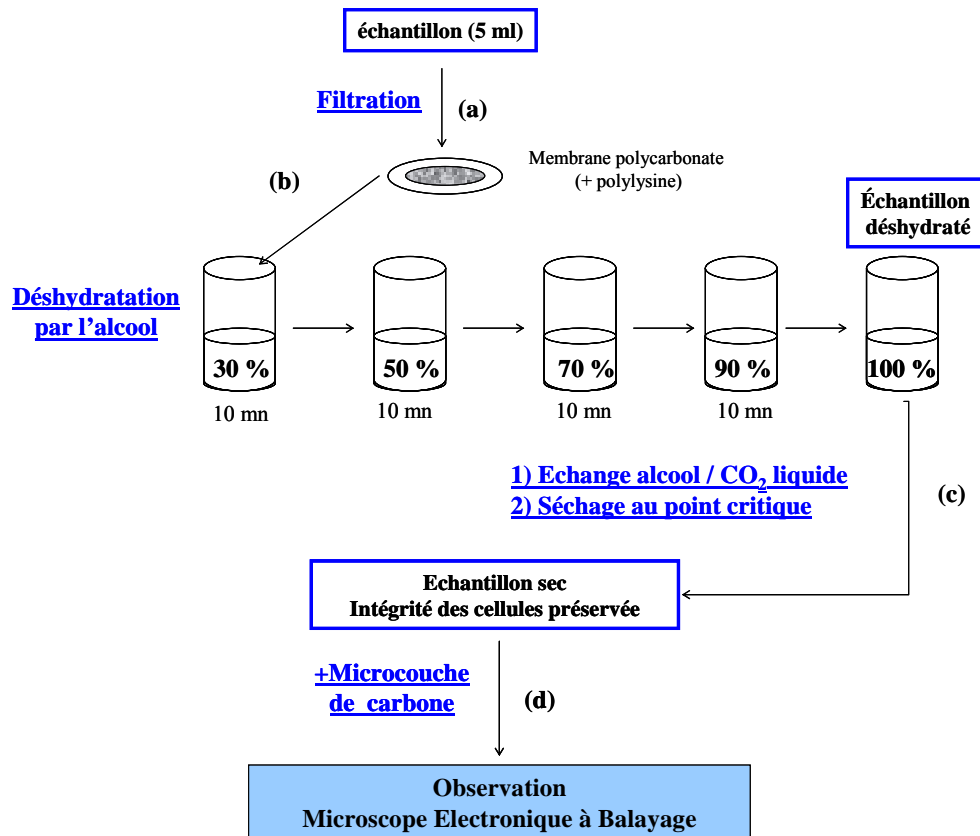
### II.3.3.3. Cycle de vie et morphologie cellulaire

Afin d'observer les différents types cellulaires de *P. globosa*, des échantillons de 5 ml sont prélevés et conservés dans une solution de LUGOL (2% en concentration finale) dans une chambre froide à 4°C. Ils sont ensuite préparés pour être observés au Microscope Electronique à Balayage LEO® 438 VP selon le protocole décrit ci-dessous (Figure II.9)<sup>28</sup>.

Chaque échantillon de 5 ml est filtré lentement, pour ne pas abîmer les cellules, sur une membrane en polycarbonate Nucleopore (porosité de 0,4 µm) de 25 mm de diamètre préalablement imbibée de polylysine (200 µl, dilution 1/10, Sigma 0,1%w/v) (a). En fin de filtration, chaque membrane est rincée plusieurs fois à l'eau déionisée afin d'éliminer les traces de sel. Durant toutes ces étapes la membrane doit toujours rester humide afin de préserver l'intégrité des cellules. Les filtres ainsi obtenus subissent ensuite une déshydratation par l'alcool (éthanol absolu - SDS) (b). Chaque échantillon passe dans des bains d'alcool successifs de concentration croissante (10 min pour chaque concentration). Les membranes peuvent ainsi être conservées plusieurs jours dans le dernier bain à 100 %. Chaque échantillon ainsi obtenu est séché au point critique (BAL-TEC® CPD 030 Critical Point Dryer). Ce séchage se déroule en deux étapes : (1) remplacement de l'alcool par du CO<sub>2</sub> liquide au cours de 9 bains successifs, (2) passage phase liquide/ phase gazeuse en se plaçant dans les conditions du point critique du CO<sub>2</sub> (31°C et 73,825 bar) (c). Cette technique permet de sécher les échantillons tout en préservant l'intégrité cellulaire. Les membranes obtenues sont tout d'abord fixées sur des plots en aluminium par l'intermédiaire de pastilles autocollantes puis recouvertes d'une microcouche de carbone (d) avant l'observation au microscope électronique à balayage (MEB). Les images sont réalisées à l'aide d'un détecteur d'électrons secondaires (contrastes dus à la topographie de l'échantillon).

---

<sup>28</sup> Ces observations ont été réalisées avec l'aide de Lucie Courcot, Ingénieur de Recherche à la Maison de la Recherche en Environnement Naturel (Université du Littoral Côte d'Opale).



**Figure II.9** : Schéma des différentes étapes de préparation des échantillons phytoplanctoniques pour l'observation des cellules de *P. globosa* en Microscopie Electronique à Balayage (MEB). **a)** Filtration des échantillons, **b)** Déshydratation par l'alcool, **c)** Séchage au point critique, **d)** Échantillons recouverts d'une microcouche de carbone.

### II.3.4. Paramètres physiologiques

#### II.3.4.1. Taux de croissance

*a) Taux de croissance maximum :  $\mu_{max}$*

Les taux de croissance,  $\mu$  ( $\text{h}^{-1}$ ) des cellules de *P. globosa* ont été calculés pour chaque pas de temps de la manière suivante (Frost, 1972):

$$\mu = \frac{\ln\left(\frac{N_t}{N_0}\right)}{\Delta t} \quad (5)$$

où  $\mu$  est le taux de croissance des cellules au temps  $t$  ( $\text{h}^{-1}$ ),  $N_t$  le nombre de cellules à  $t$  ( $\text{cell.l}^{-1}$ ) et  $N_0$  le nombre de cellules initial ( $\text{cell.l}^{-1}$ ).

Le taux de croissance maximum,  $\mu_{max}$  ( $\text{h}^{-1}$ ), a alors pu être déterminé pour chaque culture expérimentale. Ce paramètre permet d'appréhender la vitesse de croissance maximale des cellules soumises à différentes intensités de turbulence.

*b) Taux de croissance au cours des différentes phases :  $\mu_{phase j}$*

Au cours des expériences menées sur *P. globosa*, plusieurs phases de croissance ont pu être identifiées. Afin d'appréhender l'effet de la turbulence sur la croissance des cellules isolées au cours des différentes phases, le taux de croissance,  $\mu_{phase j}$  ( $.h^{-1}$ ) sur chacune de ces phases pour les différentes conditions testées a été calculé.

$$\mu_{phase j} = \frac{\ln\left(\frac{N_{tf}}{N_{t0}}\right)}{t_f - t_0} \quad (6)$$

où  $\mu_{phase j}$  est le taux de croissance des cellules au cours de la phase j ( $.h^{-1}$ ),  $t_0$  le temps de début de phase j (h),  $t_f$  le temps de fin de phase j (h),  $N_{t0}$  le nombre de cellules en début de phase j ( $cell.l^{-1}$ ) et  $N_{tf}$  le nombre de cellules en fin de phase j ( $cell.l^{-1}$ ).

II.3.4.2. Proportion de cellules formées au cours des différentes phases

Au cours des expériences menées sur *P. globosa*, plusieurs phases de croissance ont pu être identifiées. La proportion de cellules formées au cours d'une phase,  $\% N_{phase j}$ , a été calculée par rapport au nombre total de cellules formées au cours de l'expérience, dans le but d'apprécier l'effet potentiel de la turbulence sur le cycle de vie de *P. globosa* :

$$\%N_{phasej} = \left(\frac{N_{tf} - N_{t0}}{N_{total}}\right) \times 100 \quad (7)$$

où  $N_{total}$  est le nombre total de cellules formées au cours de l'expérience ( $cell.l^{-1}$ )  $N_{total} = N_{max} - N_{T0}$ ,  $\% N_{phase j}$  est la proportion de cellules formées au cours de la phase j,  $N_{t0}$  le nombre de cellules en début de phase j ( $cell.l^{-1}$ ),  $N_{tf}$  le nombre de cellules en fin de phase j ( $cell.l^{-1}$ ),  $N_{max}$  le nombre maximum de cellules ( $cell.l^{-1}$ ) et  $N_{T0}$  le nombre initial de cellules ( $cell.l^{-1}$ ).

II.3.4.3. Taux d'absorption apparents

Les taux d'absorption instantanés apparents,  $\rho^*_{\Delta t}$  ( $\mu mol.cell^{-1}.h^{-1}$ ) des cellules de *P. globosa* ont été calculés pour différents sels nutritifs sur chaque pas de temps. Ce taux, calculé à partir des variations de concentration en sels nutritifs du milieu, ne correspond pas à un taux d'absorption au sens strict du terme et a donc été défini comme un taux d'absorption apparent, défini comme suit :

$$\rho^*_{\Delta t} = \frac{\left(\frac{C_t - C_{t+1}}{N_t}\right)}{\Delta t} \quad (8)$$

où  $\rho^*_{\Delta t}$  est le taux d'absorption apparent du sel x ( $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ),  $\Delta t = t_{+1} - t$  le temps en heures (h) entre deux échantillonnages,  $C_t$  la concentration du sel x au temps t ( $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ ) et  $C_{t+1}$  la concentration du sel i au temps t+1 ( $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ ) et  $N_t$  le nombre de cellules au temps t ( $\text{cell}\cdot\text{l}^{-1}$ ).

A partir des différentes valeurs instantanées de  $\rho^*$  obtenues par ces calculs, le taux maximum d'absorption apparent,  $\rho^*_{\text{max}}$  ( $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), mesuré sous chaque condition de turbulence a pu être déterminé. Ce paramètre rend compte de la capacité d'absorption rapide des sels nutritifs par les cellules de *P. globosa* soumises à différentes conditions de turbulence.

#### II.3.4.4. Excrétion phytoplanctonique

L'importance du relargage<sup>29</sup> de sels nutritifs par les cellules phytoplanctoniques a été estimée à partir des concentrations en sels nutritifs mesurées au cours de l'expérience selon l'équation :

$$C_{\text{ex}} = \frac{C_{\text{max}} - C_0}{\Delta t} \quad (9)$$

où  $C_{\text{ex}}$  est la quantité de sels nutritifs relarguée par unité de volume ( $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ),  $C_{\text{max}}$  la concentration maximale ( $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ ),  $C_0$  la concentration initiale ( $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ ) en sels nutritifs.

### III. ANALYSES DES DONNEES

#### III.1. COMPARAISON DE MOYENNES

Des tests statistiques non paramétriques ont été utilisés pour l'analyse des résultats acquis lors de cette série d'expériences. Ce type d'analyses est en effet particulièrement recommandé lorsque la variance des k populations est hétérogène, comme lorsque le nombre n d'échantillons est réduit (Zar, 1996) ce qui est le cas dans mon schéma d'expérience (n = 6). L'évolution des différents paramètres au sein des cultures expérimentales a été comparée en utilisant une analyse de variance non paramétrique, le test de Kruskal-Wallis. Il permet de déterminer si les sommes des rangs se révèlent trop disparates pour que l'hypothèse nulle d'unicité de la population d'origine des échantillons soit retenue. Deux hypothèses sont énoncées, l'hypothèse principale ( $H_0$ ) selon laquelle le groupe d'échantillons est homogène et l'hypothèse alternative ( $H_1$ ) qui montre alors l'hétérogénéité du groupe. La valeur observée de la variable auxiliaire est alors calculée selon la formule suivante :

<sup>29</sup> Le relargage de sels nutritifs est lié soit à des processus d'excrétion active par les cellules phytoplanctoniques, soit à une lyse cellulaire (Sciandra et Amara, 1994).

$$H_c = \frac{12}{N(N+1)} \sum_{i=1}^k \frac{\overline{R_i^2}}{n_i} - 3(N+1) \quad (10)$$

Où  $n_i$  est le nombre d'observations du groupe  $i$ ,  $N = \sum_{i=1}^k n_i$  (le nombre total d'observations dans tous les groupes  $k$ ),  $R_i$  la somme des rangs des  $n_i$  observations du groupe  $i$ . Si  $H_c$  est supérieure à la valeur critique  $H_{\alpha}$ , alors l'hypothèse principale est rejetée en courant un risque d'erreur égal à  $\alpha$  ( $\alpha=0,05$ ).

Lorsque ce test a mis en évidence une différence significative entre les différentes conditions de culture ( $P<0,05$ ), un test de comparaison de type HSD de Tukey a alors été utilisé en calculant la somme des rangs calculés lors du test précédent, afin d'identifier quelle condition turbulente était significativement différentes des autres. L'erreur standard, SE, est donnée par l'équation :

$$SE = \sqrt{\frac{n(nk)(nk+1)}{12}} \quad (11)$$

où  $n$  est le nombre d'observations dans chaque groupe et  $k$  le nombre total d'observations. Les sommes des rangs obtenus pour chaque condition, sont comparées deux à deux en commençant par la plus forte et la plus faible valeur. Si la valeur calculée de  $q$  :

$$q = \frac{\sum R_a - \sum R_b}{SE} \quad (12)$$

est supérieure ou égale à  $q_{\alpha, \infty, k}$  ( $\sum R_a$  et  $\sum R_b$  sont les sommes des rangs des conditions a et b), l'hypothèse  $H_0 : \sum R_a = \sum R_b$ , peut être rejetée avec risque d'erreur de  $\alpha$ .

Le test de comparaison multiple décrit ci-dessus implique que le nombre d'observations dans chaque groupe est égal. Dans le cas contraire une autre procédure a été utilisée :

$$SE = \sqrt{\left(\frac{N(N+1)}{12}\right)\left(\frac{1}{n_a} + \frac{1}{n_b}\right)} \quad (13)$$

où  $N$  est le nombre total d'observations,  $n_a$  et  $n_b$  le nombre d'observations au sein des groupes a et b. La valeur  $Q$  est alors calculée par l'équation:

$$Q = \frac{\overline{R_a} - \overline{R_b}}{SE} \quad (14)$$

où  $\overline{R_a}$  et  $\overline{R_b}$  correspondent à la moyenne des rangs des groupes a et b. La valeur calculée  $Q$ , est alors comparée à la valeur critique,  $Q_{\alpha, k}$ , et si  $Q > Q_{\alpha, k}$ , alors l'hypothèse  $H_0 : \overline{R_a} = \overline{R_b}$ , peut être rejetée avec risque d'erreur de  $\alpha$ .

Le même type d'analyse a été utilisé pour étudier l'effet de la turbulence à petite échelle sur les différents paramètres physiologiques décrits ci-dessus (cf. section II.3.3.4.) ainsi que sur le nombre et la taille maximum des colonies de *P. globosa*.

### III.2. CORRELATIONS

La significativité des relations linéaires observées avant l'apparition des colonies de *P. globosa*, entre le nombre de cellules isolées et la concentration en chlorophylle *a* sous les différentes conditions de culture, a été analysée par le test de significativité du *r* de Pearson. Ce coefficient de corrélation linéaire présente l'avantage d'être indépendant des échelles de mesure des deux variables considérées et mesure l'intensité de la relation et l'efficacité de l'ajustement des données à un modèle linéaire ou linéarisé (Scherrer, 1984). Le coefficient de corrélation est calculé comme suit :

$$r = \frac{\sum xy}{\sqrt{\sum x^2 \sum y^2}} \quad (15)$$

La significativité du *r* de Pearson est alors testé en calculant la valeur  $t_r$  :

$$t_r = \frac{r\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}} \quad (16)$$

où *n* correspond au nombre d'observations. L'hypothèse principale,  $H_0 : r=0$  est rejetée si la valeur observée de  $|t_r|$  est supérieure à  $t_{\alpha/2}$  (pour  $\nu = n - 2$  degrés de liberté).

### III.3. COMPARAISON MULTIPLE DE PENTES

Par la suite, une analyse de covariance a permis de tester l'homogénéité des différents coefficients de régression. Lorsque ce test a mis en évidence une différence significative entre les différentes pentes obtenues ( $P < 0,01$ ), un test *a posteriori* HSD Tukey a alors été utilisé afin de déterminer quel(s) coefficient(s) de régression était(ent) significativement différent(s) des autres.



## CHAPITRE 2

### EFFET DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE SUR LES PARAMETRES CELLULAIRES/ PHYSIOLOGIQUES DE *PHAEOCYSTIS GLOBOSA*

#### I. PARAMETRES DE CONTROLE

En début d'expérience ( $t_0$ ), la salinité est en moyenne de  $28,8 \pm 0,4$  au sein des différents milieux de culture. Elle est plus importante dans chacun d'entre eux en fin d'expérience ( $t_f$ ) (Tableau II.4). Les microcosmes du Phytoturbularium étant des systèmes ouverts, cette augmentation de salinité est liée à des phénomènes d'évaporation.

La température mesurée quotidiennement au sein des cultures reste stable au cours du temps pour tous les niveaux de turbulence testés. Ainsi, les différentes expériences de turbulence sur *P. globosa* se sont déroulées à une température moyenne de  $14,8^\circ\text{C} \pm 0,1^\circ\text{C}$  (Tableau II.4).

**Tableau II.4 :** Salinité en début ( $t_0$ ) et fin d'expérience ( $t_f$ ) et température moyenne ( $^\circ\text{C} \pm \text{E.T}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

	Salinité		Température ( $^\circ\text{C}$ )
	$t_0$	$t_f$	Moyenne $\pm$ E.T.
$P_{\text{mini}}$	29,1	32,6	$14,9 \pm 0,2$
	29,6	32,3	$14,8 \pm 0,2$
$P_{\text{moy}}$	28,7	32,6	$14,9 \pm 0,5$
	28,7	32,3	$14,9 \pm 0,8$
$P_{\text{max}}$	28,6	32,3	$14,8 \pm 0,3$
	28,4	32,3	$14,9 \pm 0,3$

#### II. PH ET PRODUCTION D'OXYGENE DISSOUS

Une augmentation du pH de 2 unités est observée dans les cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$  (Figure II.10). Par contre, plus le niveau de turbulence est élevé, plus l'augmentation de pH apparaît tardivement dans les cultures. En effet, l'augmentation de pH apparaît à partir du 4<sup>ième</sup> jour pour les cultures sous faible turbulence ( $P_{\text{mini}}$ ) et seulement le 6<sup>ième</sup> jour pour les cultures sous turbulence intermédiaire ( $P_{\text{moy}}$ ). En revanche, au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ , aucune augmentation de pH n'est observée. Ainsi, le pH moyen mesuré dans les cultures est significativement différent suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules de *P. globosa* (Tableau II.5 ;  $P < 0,05$ ). Le pH moyen est significativement plus élevé au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  ( $8,5 \pm 0,5$  et  $8,4 \pm 0,5$ ) par rapport aux cultures  $P_{\text{moy}}$  ( $8,0 \pm 0,2$  et  $8,2 \pm 0,4$ ) et  $P_{\text{max}}$  ( $7,9 \pm 0,2$  et  $8,0 \pm 0,2$  ;  $P < 0,05$ ).



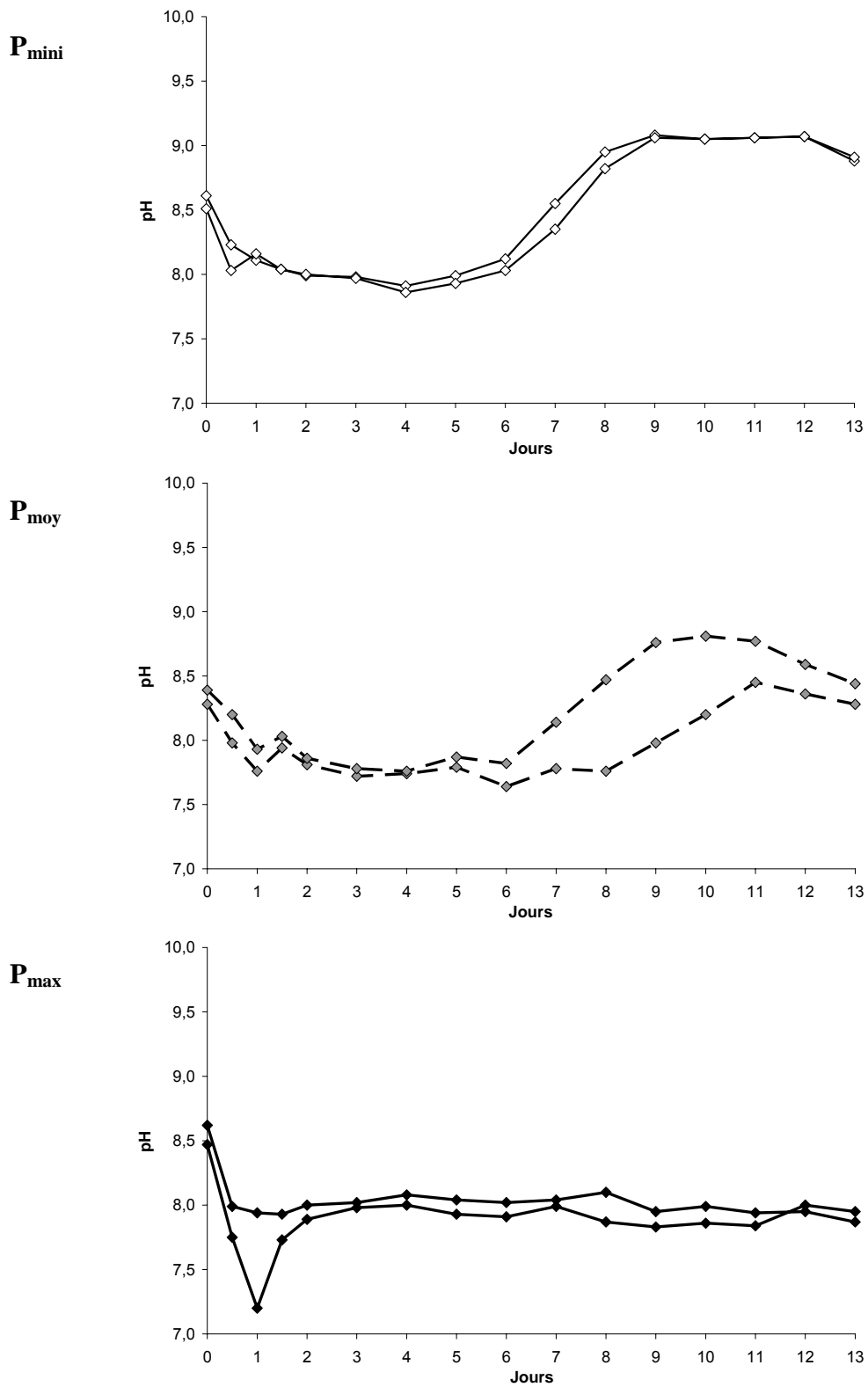


Figure II.10 : Evolution du pH au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

**Tableau II.5 :** pH moyen ( $\pm$  E.T.) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

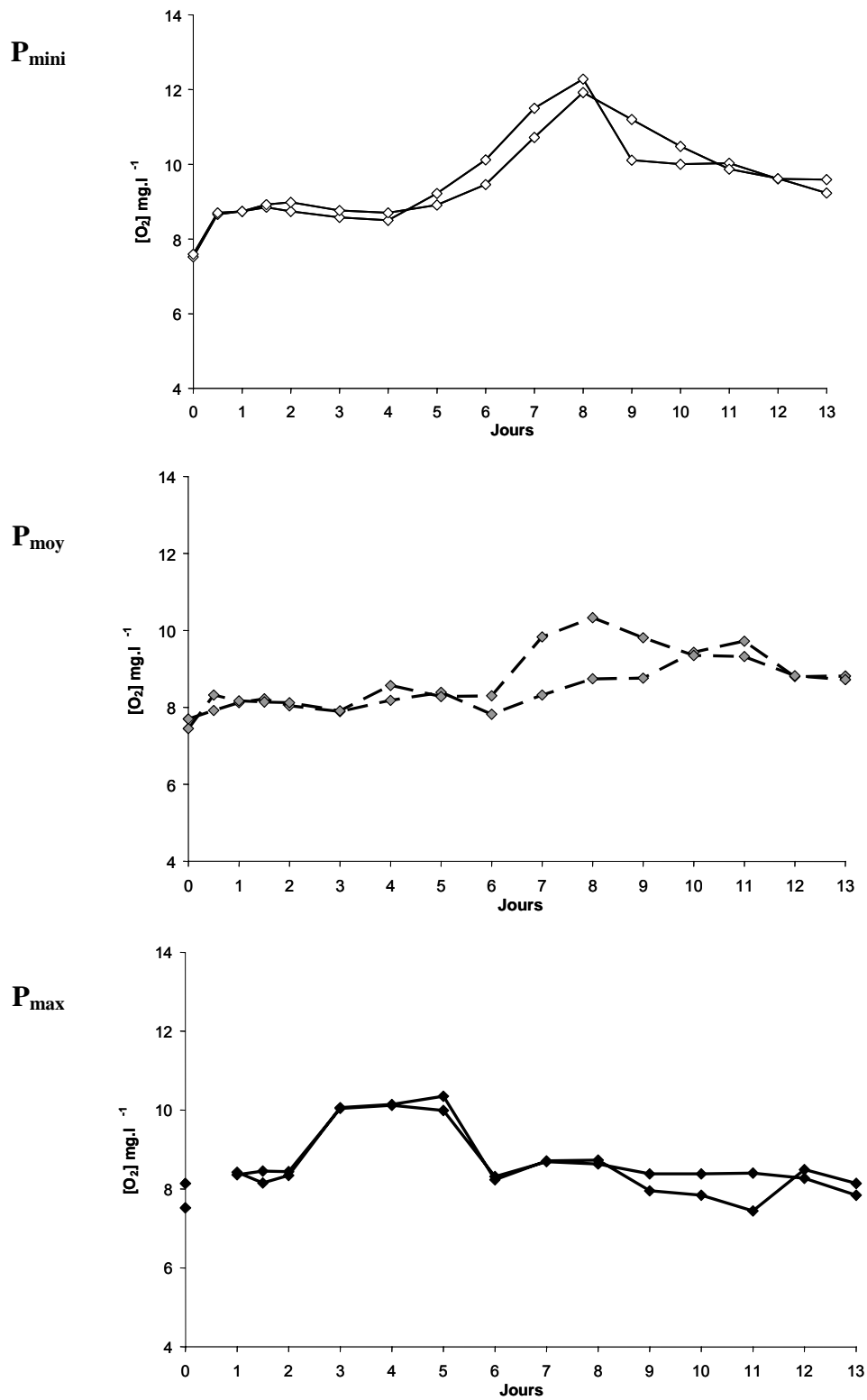
	<b>pH</b> <b>Moyenne <math>\pm</math> E.T.</b>
<b>P<sub>mini</sub></b>	8,5 $\pm$ 0,5
	8,4 $\pm$ 0,5
<b>P<sub>moy</sub></b>	8,0 $\pm$ 0,2
	8,2 $\pm$ 0,4
<b>P<sub>max</sub></b>	7,9 $\pm$ 0,2
	8,0 $\pm$ 0,2

Les concentrations en oxygène dissous évoluent différemment dans les cultures de *P. globosa* faiblement turbulentes par rapport aux cultures soumises à des conditions de turbulence plus importantes (Figure II.11). En effet, les concentrations en oxygène augmentent de manière importante à partir du 4<sup>ème</sup> jour dans les cultures P<sub>mini</sub> (+ 3,8 et 3,2 mg.l<sup>-1</sup>) pour atteindre, le 8<sup>ème</sup> jour, des valeurs maximales de 11,9 et 12,3 mg.l<sup>-1</sup>. Pour les cultures P<sub>moy</sub> et P<sub>max</sub>, l'augmentation de la concentration en oxygène est moindre (+1,0 à 1,9 mg.l<sup>-1</sup> et + 1,6 à 2,0 mg.l<sup>-1</sup>, respectivement) et les concentrations moyennes dans ces deux cultures sont significativement inférieures à celles mesurées au sein des cultures P<sub>mini</sub> (P<0,05 ; Tableau II.6).

**Tableau II.6 :** Concentrations moyennes ( $\pm$ E.T.) en oxygène dissous ([O<sub>2</sub>] ; mg.l<sup>-1</sup>) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

	<b>[O<sub>2</sub>] (mg.l<sup>-1</sup>)</b> <b>Moyenne <math>\pm</math> E.T.</b>
<b>P<sub>mini</sub></b>	9,6 $\pm$ 1,1
	9,6 $\pm$ 1,1
<b>P<sub>moy</sub></b>	8,5 $\pm$ 0,5
	8,8 $\pm$ 0,7
<b>P<sub>max</sub></b>	8,6 $\pm$ 0,7
	8,7 $\pm$ 0,7

➤ Une augmentation du pH et des concentrations en oxygène dissous est observée au sein des cultures de *P. globosa* soumises à des conditions de turbulence faibles et modérées. Cette augmentation est significativement plus importante sous des conditions de faible turbulence par rapport à des conditions de turbulence plus élevées.



**Figure II.11 :** Evolution des concentrations en oxygène dissous ( $[O_2]$  ;  $\text{mg.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du *Phytoturbularium* sous différentes conditions de turbulence.

### III. PARAMETRES DE CROISSANCE

#### III.1. ABONDANCE CELLULAIRE

##### III.1.1. Cellules isolées de *P. globosa*

Au sein des cultures soumises à des conditions de turbulence faibles et modérées ( $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$ ) une situation classique est observée, caractérisée par (i) un pic de croissance des cellules isolées (entre le 9<sup>ième</sup> et 12<sup>ième</sup> jour), (ii) une phase de plateau et (iii) une diminution lente du nombre de cellules. Au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ , la phase de plateau n'est pas observée. Ainsi, l'initiation de la croissance des cellules isolées qui se produit entre le 6<sup>ième</sup> et 7<sup>ième</sup> jour, semble être brutalement arrêtée dans ces cultures par l'effet des conditions de turbulence élevées (Figure II.12).

Le nombre de cellules isolées formées varie fortement suivant le niveau de turbulence appliqué aux cultures de *P. globosa*. La croissance des cellules est plus importante sous de faibles conditions de turbulence : il en résulte des densités cellulaires maximales au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  ( $6,00$  et  $8,62 \times 10^8 \text{ cell.l}^{-1}$ ) alors que pour  $P_{\text{max}}$  les abondances n'excèdent pas  $4,20 \times 10^7 \text{ cell.l}^{-1}$  (Tableau II.7).

**Tableau II.7** : Abondances maximales de cellules isolées de *P. globosa* ( $\times 10^8 \text{ cell.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

	Nombre maximum ( $\times 10^8 \text{ cell.l}^{-1}$ )
$P_{\text{mini}}$	6,00
	8,62
$P_{\text{moy}}$	1,62
	4,80
$P_{\text{max}}$	0,42
	0,21

Les taux de croissance maximum des cellules isolées obtenues sous les différentes conditions de turbulence ont été calculés et comparés par une analyse de variance (Test non paramétrique de Kruskal-Wallis ; Figure II.13). Une différence significative apparaît entre les différentes conditions testées ( $P < 0,05$ ) et un test réalisé *a posteriori* montre que les taux de croissance des cellules isolées des cultures  $P_{\text{mini}}$  ( $0,92$  et  $0,76 \cdot \text{j}^{-1}$ ) et  $P_{\text{moy}}$  ( $0,79$  et  $0,93 \cdot \text{j}^{-1}$ ) sont significativement supérieurs à ceux mesurés au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  ( $0,67$  et  $0,66 \cdot \text{j}^{-1}$ ;  $P < 0,01$ ).

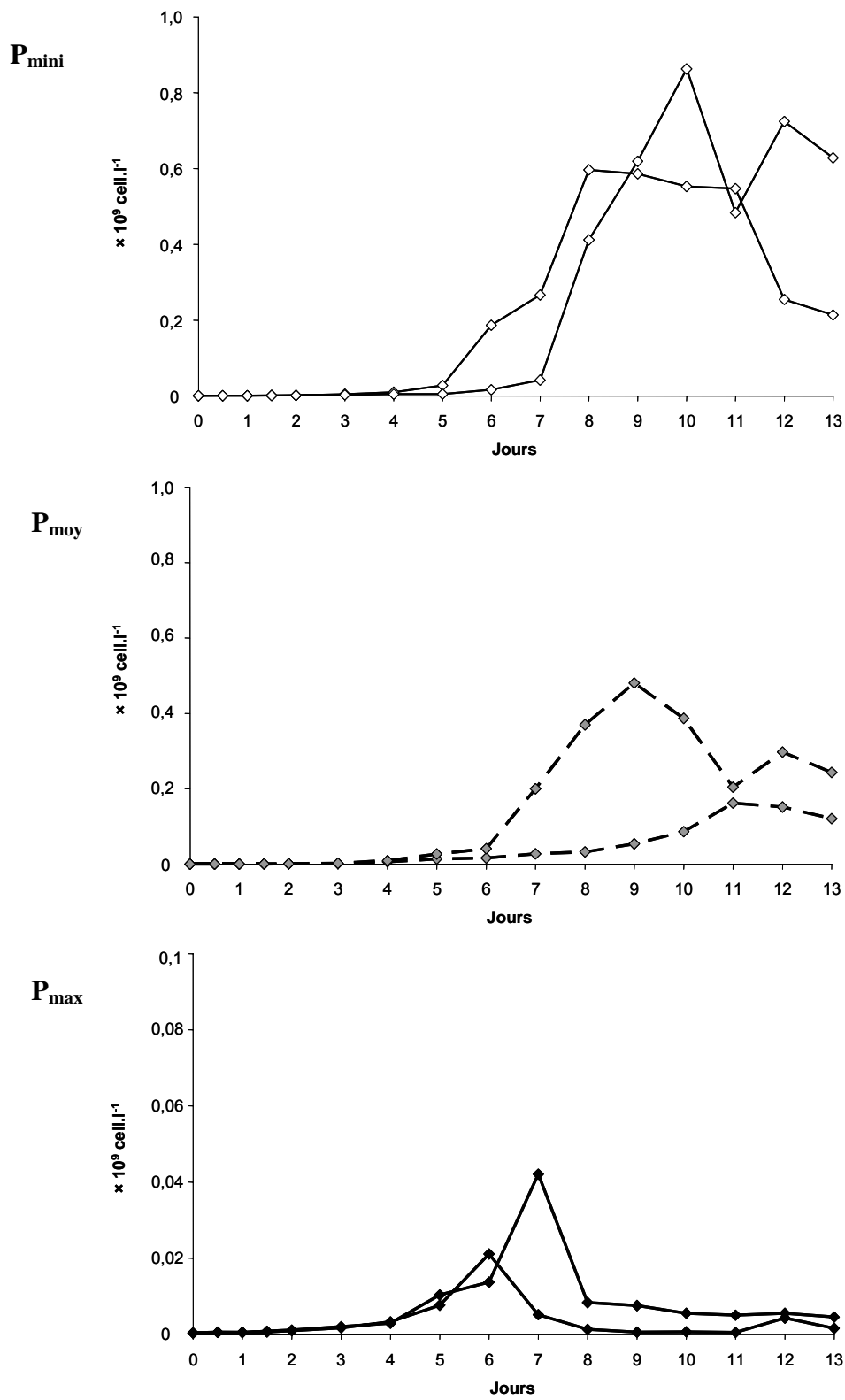
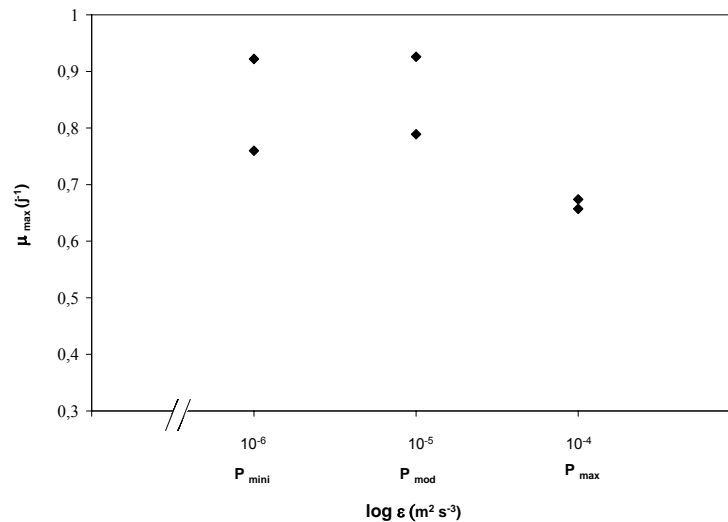


Figure II.12 : Evolution de l'abondance des cellules isolées de *P. globosa* ( $\times 10^9 \text{ cell.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.



**Figure II.13 :** Taux de croissance maximum des cellules isolées de *P. globosa* ( $\mu_{\max}$ ;  $\text{j}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

### III.1.2. Formation des colonies de *P. globosa*

Au temps initial  $t_0$ , seules des cellules isolées sont présentes dans les milieux de culture. Pour chaque condition de turbulence testée, ces cellules isolées ont été capables de former des colonies caractéristiques de l'espèce *P. globosa* (Figure II.14). Les premières colonies apparaissent après 3 jours dans les cultures  $P_{\text{mini}}$  et seulement au bout de 5 jours dans les cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ . Le nombre de colonies augmente graduellement jusqu'à un maximum. Il décroît ensuite jusqu'à la fin de l'expérience, quel que soit le niveau de turbulence considéré.

Le nombre maximum de colonies formées tend à augmenter entre les niveaux minimum et moyen de turbulence (Figure II.15). Cependant cette augmentation n'est pas significative ( $P > 0,05$ ). En revanche, en conditions turbulentes maximales ( $P_{\text{max}}$ ), la formation des colonies de *P. globosa* est fortement limitée et le nombre de colonies formées est significativement plus élevé dans les cultures  $P_{\text{moy}}$  ( $1,4 \times 10^5$  et  $8,1 \times 10^4 \text{ colo.l}^{-1}$ ) par rapport aux cultures  $P_{\text{max}}$  ( $1,4 \times 10^4$  et  $2,4 \times 10^4 \text{ colo.l}^{-1}$ ;  $P < 0,05$ ).

Les plus grandes colonies ont été observées dans les cultures  $P_{\text{mini}}$  (0,18 et 0,15 mm ; Figure II.16). Le diamètre maximal des colonies tend à diminuer avec la turbulence. Ainsi, la taille des colonies est significativement réduite au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  (0,04 et 0,03 mm) par rapport aux colonies formées sous des conditions de turbulence plus faibles, cultures  $P_{\text{moy}}$  (0,16 et 0,09) et  $P_{\text{mini}}$ . ( $P < 0,05$ ).

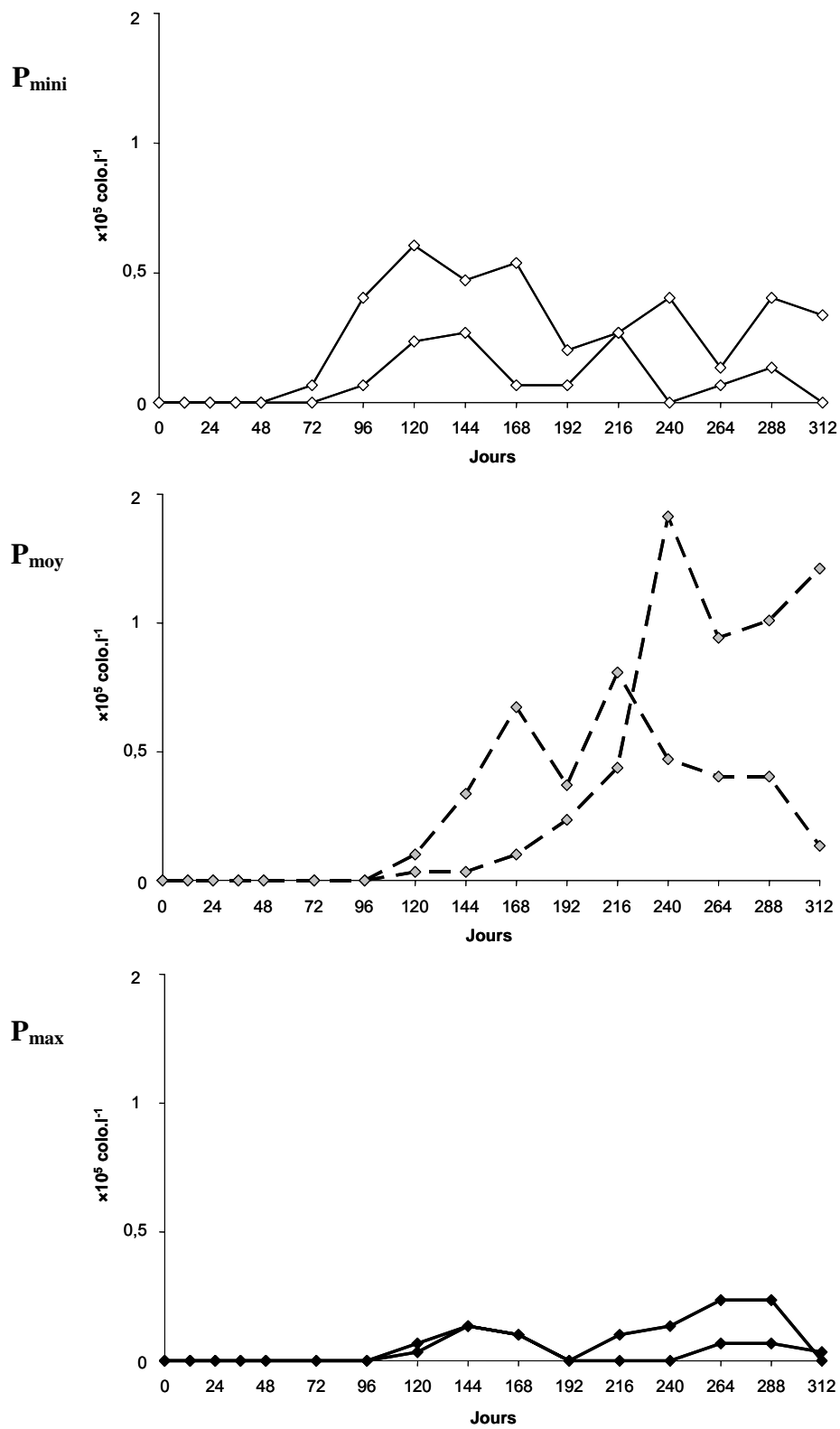
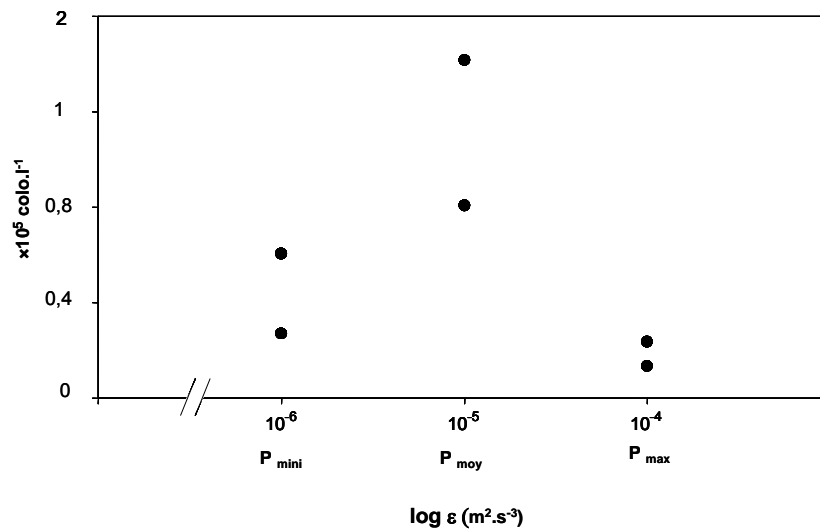
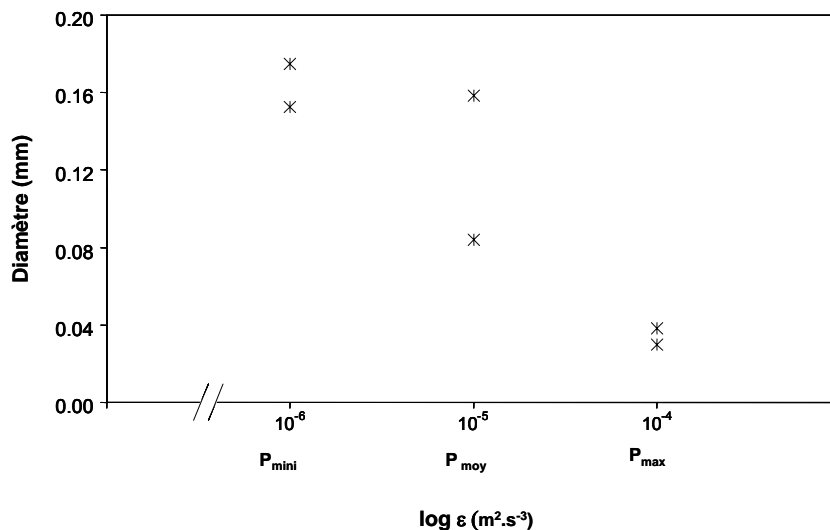


Figure II.14 : Evolution du nombre de colonies de *P. globosa* ( $\times 10^5 \text{ colo.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.



**Figure II.15 :** Nombre maximum de colonies de *P. globosa* ( $\times 10^5 \text{ colo.l}^{-1}$ ) observées au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.



**Figure II.16 :** Diamètre maximum (mm) des colonies de *P. globosa* observées au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

➤ **Des conditions de turbulence faibles et modérées semblent être plus favorables à la croissance des cellules isolées de *P. globosa* et une augmentation de la turbulence au sein des cultures de *P. globosa* est à l'origine d'une diminution significative du taux de croissance des cellules isolées.**

Lorsque la turbulence augmente dans le milieu, l'apparition des colonies de *P. globosa* est plus tardive mais leur nombre tend à augmenter. Cependant, lorsque la turbulence est maximale ( $10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ), le développement de la phase coloniale apparaît fortement limité, tant en terme de densité qu'en terme de taille des colonies formées.



### III.2. BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE

#### III.2.1. Teneurs en chlorophylle *a* des cultures

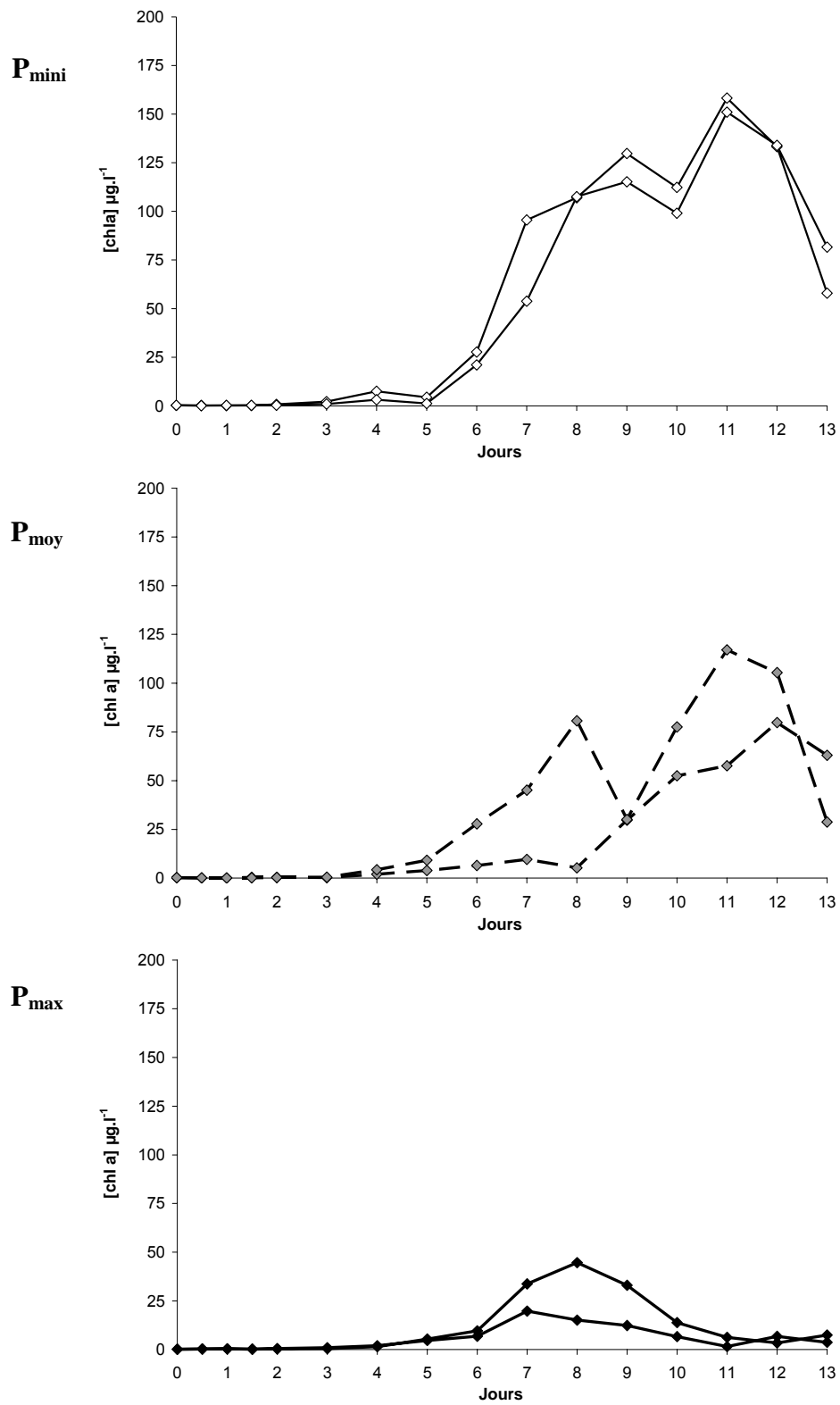
Les concentrations en chlorophylle *a* évoluent de manière identique au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$  (Figure II.17). Après une phase de latence de 2 à 4 jours, la biomasse chlorophyllienne augmente de manière exponentielle dans chacune de ces cultures, et atteint des valeurs maximales de 150 et 158  $\mu\text{g.l}^{-1}$  ( $P_{\text{mini}}$ ), et de 79 et 117  $\mu\text{g.l}^{-1}$  ( $P_{\text{moy}}$ ), entre le 9<sup>ième</sup> et 12<sup>ième</sup> jour. Au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ , cette croissance exponentielle semble être limitée, les concentrations maximales étant comprises entre 19 et 44  $\mu\text{g.l}^{-1}$ .

#### III.2.2. Teneurs en chlorophylle *a* des cellules isolées de *P. globosa*

Avant l'apparition des colonies au sein des différents milieux de culture, il existe une relation linéaire hautement significative entre la concentration en chlorophylle *a* et le nombre de cellules isolées (Tableau II.8). Une comparaison des pentes des différentes droites obtenues *via* une analyse de covariance a montré une différence significative suivant le niveau de turbulence expérimenté par les cellules de *P. globosa* ( $P < 0.01$ ). Au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ , la concentration en chlorophylle *a* est significativement supérieure à celle des cellules isolées soumises à des conditions de turbulence plus faibles (comparaison multiple de pentes, Test de type HSD Tukey,  $P < 0.01$ ). Cependant, aucune différence significative n'est observée entre les cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{mini}}$  ( $P > 0.01$ ).

**Tableau II.8 :** Relation linéaire entre le nombre de cellules isolées de *P. globosa* et la concentration en chlorophylle *a* du milieu avant l'apparition des colonies, sous différentes conditions de turbulence. N est le nombre d'observations, r le coefficient de corrélation de Pearson et  $\alpha$  la pente de la droite.

	<b>N</b>	<b>r</b>	<b><math>\alpha</math> (<math>\mu\text{g Chl } a.\text{cell}^{-1}</math>)</b>
<b><math>P_{\text{mini}}</math></b>	12	0,97	$3 \times 10^{-7}$
<b><math>P_{\text{moy}}</math></b>	16	0,99	$3 \times 10^{-7}$
<b><math>P_{\text{max}}</math></b>	16	0,99	$5 \times 10^{-7}$



**Figure II.17 :** Evolution de la biomasse chlorophyllienne ( $[\text{Chl } a] ; \mu\text{g.l}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du *Phytoturbularium* sous différentes conditions de turbulence.

### III.2.3. Teneurs en azote et carbone particulières

En début d'expérience, les rapports C/N ( $6,3 \pm 0,9$ ) au sein des différentes cultures expérimentales sont caractéristiques du phytoplancton en phase de croissance (Tableau II.9). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$ , une augmentation des rapports C/N est observée entre  $t_0$  et  $t_f$ , de 8,2 et 6,2 à 13,4 et 17,5 pour  $P_{\text{mini}}$  et de 6,6 et 6,1 à 10,2 et 11,6 pour  $P_{\text{moy}}$ . En revanche sous des conditions de turbulence plus fortes, les rapports C/N évoluent de manière différente ; ils diminuent entre  $t_0$  et  $t_f$  au sein des deux cultures  $P_{\text{max}}$ , passant de 5,7 et 5,5 à 3,7 et 3,9.

**Tableau II.9 :** Rapports C/N et variations ( $\Delta$  C/N) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

C/N	$t_0$	$t_f$	$\Delta$ C/N
$P_{\text{mini}}$	8,2	13,4	5,2
	6,2	17,5	11,3
$P_{\text{moy}}$	6,6	10,2	3,7
	6,1	11,6	5,5
$P_{\text{max}}$	5,7	3,7	-2,1
	5,5	3,9	-1,7

➤ L'augmentation de l'intensité de la turbulence au sein des milieux de culture de *P. globosa* entraîne une diminution significative de la biomasse chlorophyllienne, malgré une augmentation significative des teneurs en chlorophylle *a* des cellules isolées (avant apparition des colonies) sous des conditions de turbulence élevées. Les rapports C/N évoluent différemment entre  $t_0$  et  $t_f$  suivant le niveau de turbulence appliqué aux cultures de *P. globosa* : sous des conditions de turbulence faible et modérée, le rapport C/N augmente, alors qu'il diminue sous des conditions de turbulence maximale.

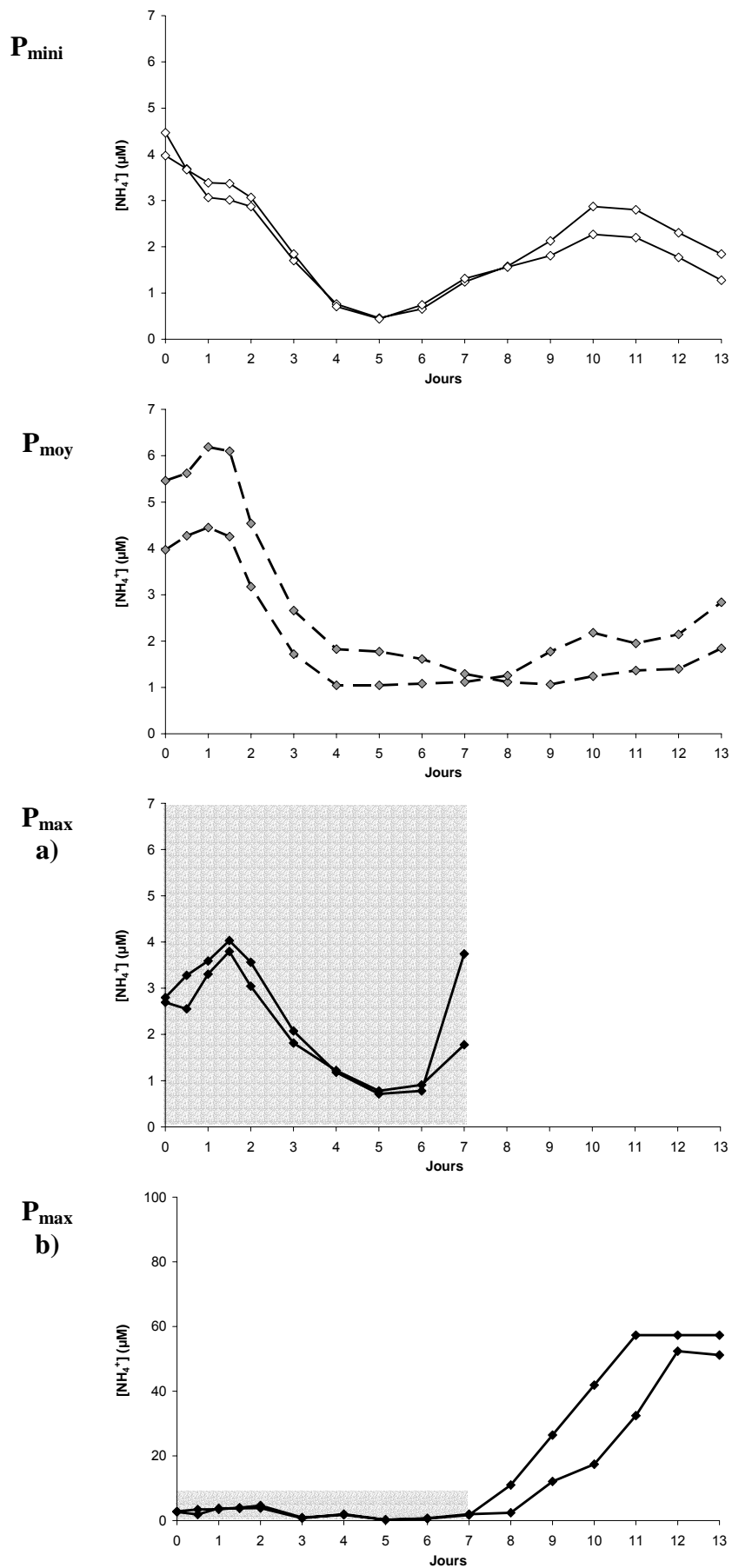
## IV. UTILISATION DES SELS NUTRITIFS

### IV.1. FORMES AZOTEES

#### IV.1.1. Ammonium

Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , les concentrations en ammonium diminuent de manière régulière à partir des 12 premières heures pour atteindre des valeurs minimales de 0,5 et 0,4  $\mu\text{M}$  le 5<sup>ème</sup> jour (Figure II.18). En revanche, sous des conditions de turbulence plus importantes (cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ ), une augmentation des teneurs en ammonium est observée au cours des 36 premières heures de culture. Cette augmentation est de 0,3 et 0,6  $\mu\text{M}$  dans les cultures  $P_{\text{moy}}$  et de 1,1 et 1,2  $\mu\text{M}$  dans les cultures  $P_{\text{max}}$  au cours de cette période. Après cette première phase de production de  $\text{NH}_4^+$ , les concentrations en ammonium diminuent progressivement au sein de ces deux cultures expérimentales et atteignent des valeurs minimales de 1,06 à 1,08  $\mu\text{M}$  entre le 6<sup>ème</sup> et 9<sup>ème</sup> jour pour  $P_{\text{moy}}$  et de 1,1 et 0,7  $\mu\text{M}$  entre le 4<sup>ème</sup> et 5<sup>ème</sup> jour pour  $P_{\text{max}}$ . En fin d'expérience, les teneurs en ammonium augmentent de nouveau au sein des cultures. Cette augmentation est beaucoup plus importante dans les cultures  $P_{\text{max}}$  où les concentrations atteignent des valeurs de l'ordre de 57  $\mu\text{M}$  (Figure II.18 ;  $P_{\text{max}}$  b).

Les taux d'absorption apparents de l'ammonium ( $\rho^* \text{NH}_4^+$  ;  $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) ont été calculés sur les 8 premiers jours d'expérience pour chacune des conditions de culture (Figure II.19). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , l'absorption apparente d'ammonium par les cellules isolées de *P. globosa* est maximale dès les 12 premières heures de culture atteignant  $6,5 \times 10^{-7}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  et  $2,5 \times 10^{-7}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ . Elle diminue par la suite de manière régulière et devient indétectable après 120 h. Sous des conditions de turbulence plus élevées (cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ ), les 36 premières heures de culture correspondent à une phase de relargage d'ammonium par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{NH}_4^+ < 0$ ). Le taux d'excrétion maximum mesuré après 24 h au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  ( $-6,8 \times 10^{-7}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) est supérieur à celui obtenu sous des conditions de turbulence moyennes  $P_{\text{moy}}$  ( $-5,2 \times 10^{-7}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Sous ces deux conditions de turbulence, cette première phase de relargage de l'ammonium est suivie par une phase d'utilisation active :  $\rho^* \text{NH}_4^+$  atteint alors des valeurs maximales de  $2,5 \times 10^{-7}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  et  $1,4 \times 10^{-7}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  après 48 h de cultures pour  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$  respectivement. De la même manière qu'au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , l'utilisation de l'ammonium est fortement réduite après 120 h de culture pour  $P_{\text{moy}}$ . En revanche sous des conditions de turbulence maximales ( $P_{\text{max}}$ ), l'ammonium est encore utilisé par les cellules de *P. globosa* après 120 h de culture même si ces taux restent faibles ( $6 \times 10^{-8}$   $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  à 192 h).



**Figure II.18 :** Evolution des concentrations en NH<sub>4</sub> (µM) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence. P<sub>max</sub> **a)** jusqu'au 7<sup>ième</sup> jour ; **b)** jusqu'au 13<sup>ième</sup> jour (échelles différentes).

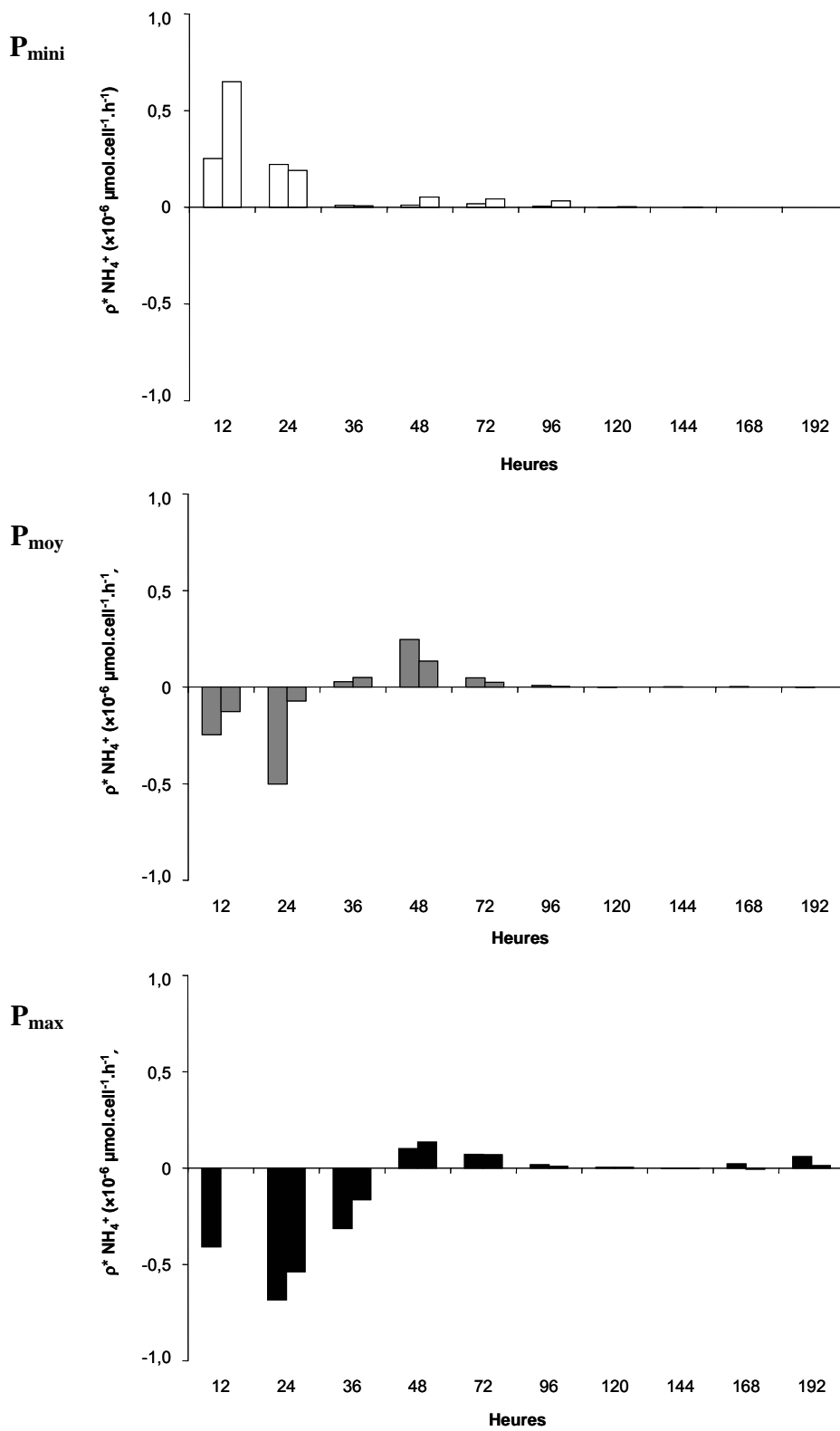
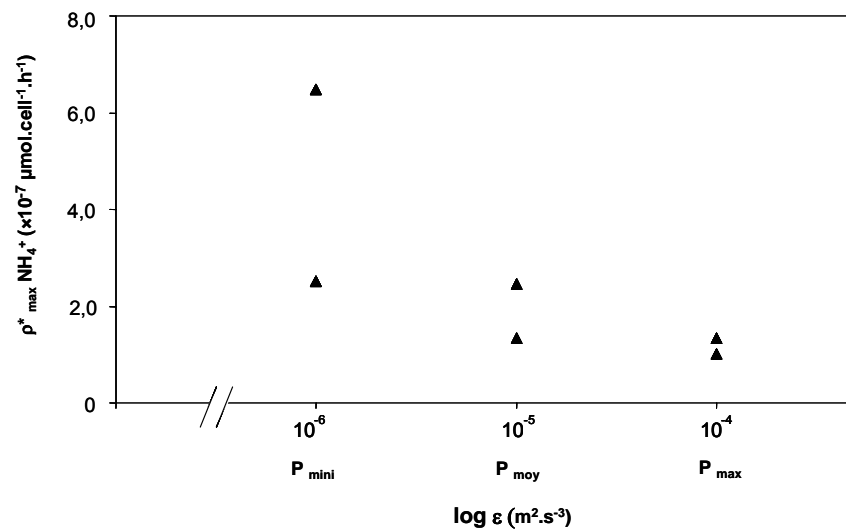


Figure II.19 : Taux d'absorption apparents de l'ammonium par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{NH}_4^+ \times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

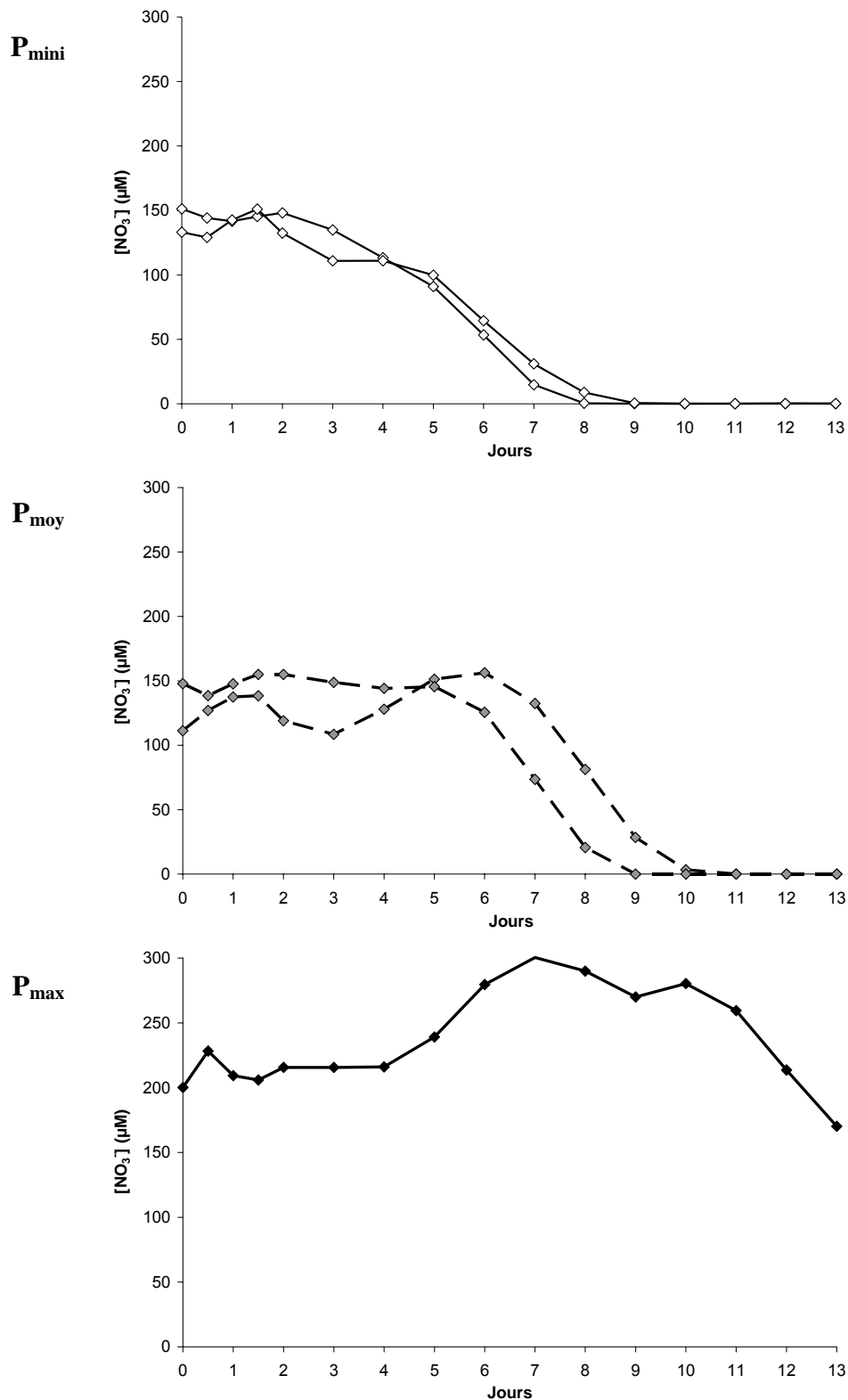
Une étude comparative des taux d'absorption apparents maximum ( $\rho^*_{\max} \text{NH}_4^+$ ) en fonction des conditions turbulentes révèle qu'il n'existe aucune différence significative suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules de *P. globosa* (Figure II.20 ;  $P > 0,05$ ).



**Figure II.20 :** Taux d'absorption apparents maximum de l'ammonium par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^*_{\max} \text{NH}_4^+ \times 10^{-7} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

#### IV.1.2. Nitrates

Les teneurs en nitrates évoluent différemment suivant le niveau de turbulence appliqué aux cultures de *P. globosa* (Figure II.21). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , elles varient peu au cours des 36 premières heures et seule une augmentation de 18  $\mu\text{M}$  est observée dans une des deux cultures. Par la suite, elles diminuent de manière régulière jusqu'à l'épuisement du stock survenant au 8<sup>ième</sup> et 9<sup>ième</sup> jour de culture. Sous des conditions de turbulence plus élevées ( $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ ), les concentrations en nitrates augmentent en début de culture. Cette phase de relarguage est réduite à 36 h au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$  au cours de laquelle les teneurs augmentent de 8 à 27  $\mu\text{M}$ . Après une phase de stabilisation, les teneurs diminuent de manière régulière à partir du 5<sup>ième</sup>/6<sup>ième</sup> jour jusqu'à l'épuisement du stock de nitrates entre le 9<sup>ième</sup> et le 10<sup>ième</sup> jour de culture. Au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ , la première phase d'excrétion est beaucoup plus marquée et les teneurs augmentent de 100  $\mu\text{M}$  entre  $t_0$  et le 7<sup>ième</sup> jour de culture. Par la suite les concentrations diminuent mais le stock de nitrates n'est clairement pas épuisé, les concentrations étant encore de 170  $\mu\text{M}$  en fin de culture.

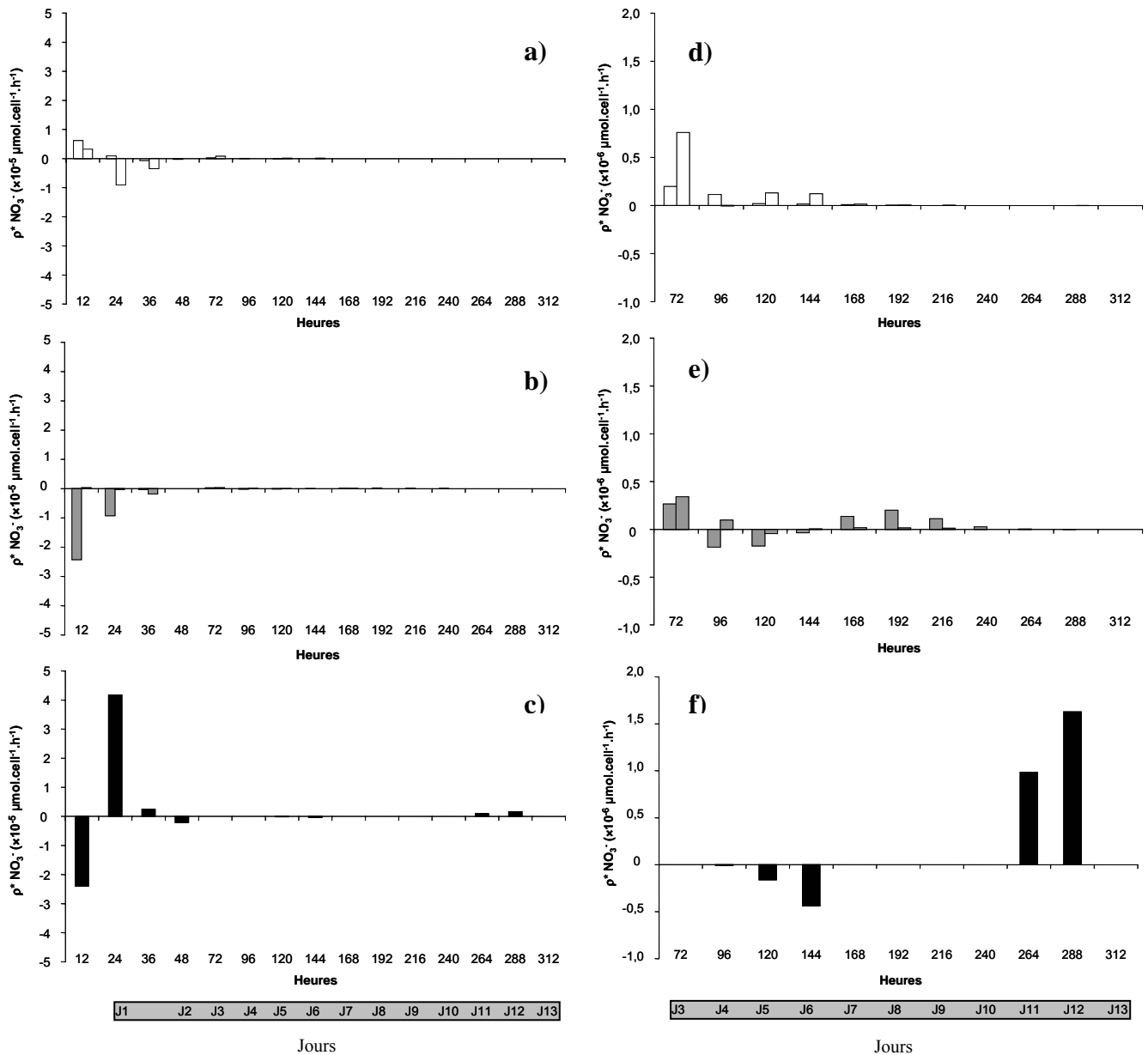


**Figure II.21 :** Evolution des concentrations en nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ;  $\mu\text{M}$ ) au sein des deux microcosmes du *Phytoturbularium* sous différentes conditions de turbulence. Pour  $\text{P}_{\text{max}}$ , les concentrations en nitrates n'ont pu être suivies qu'au sein d'un des deux microcosmes du *Phytoturbularium*.

Les taux d'absorption apparents de nitrates ( $\rho \cdot \text{NO}_3^-$ ;  $\mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) ont été calculés pour chaque culture expérimentale (Figure II.22). La phase d'excrétion de l'azote sous forme de nitrates a été observée pour tous les niveaux de turbulence. Elle apparaît néanmoins réduite, tant en durée



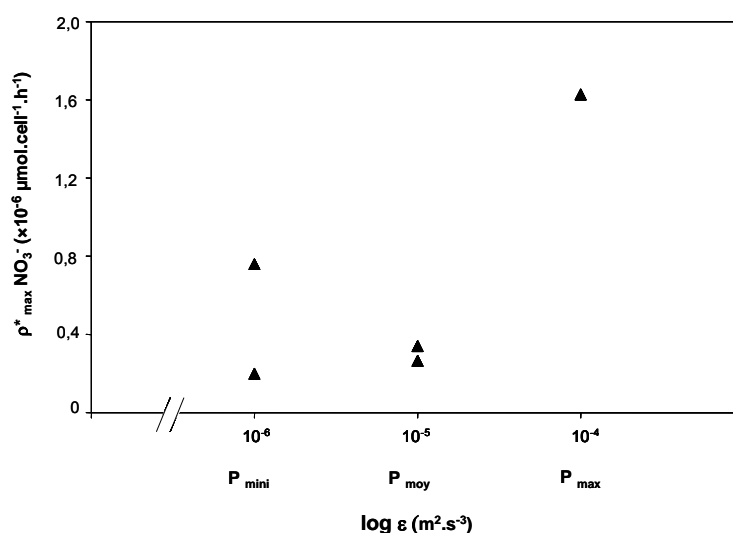
qu'en intensité, au sein des cultures soumises à de faibles niveaux de turbulence (cultures  $P_{\text{mini}}$ ,  $\rho^* \text{NO}_3^- = -9,1 \times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Ainsi, l'excrétion de  $\text{NO}_3^-$  semble être d'autant plus marquée que le niveau de turbulence est fort. En effet,  $\rho^* \text{NO}_3^-$  est négatif durant 36 et 144 h respectivement au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ , et atteint alors des valeurs maximales respectives équivalentes de  $-2,4 \times 10^{-5} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ .



**Figure II.22 :** Taux d'absorption apparents des nitrates ( $\rho^* \text{NO}_3^-$ ;  $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) des cellules isolées de *P. globosa* au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence, sur toute la durée de l'expérience (312 h) pour les cultures  $P_{\text{mini}}$  (a),  $P_{\text{moy}}$  (b) et  $P_{\text{max}}$  (c) ( $\times 10^{-5} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), et après les 72 premières heures de culture pour  $P_{\text{mini}}$  (d),  $P_{\text{moy}}$  (e) et  $P_{\text{max}}$  (f) ( $\times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Pour  $P_{\text{max}}$ ,  $\rho^* \text{NO}_3^-$  n'ont pu être calculés qu'au sein d'un des deux microcosmes du Phytoturbularium.

Bien que les valeurs de  $\rho^* \text{NO}_3$  soient maximales au cours des 12 premières heures ( $6,2$  et  $3,3 \times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), une phase d'absorption apparente est toujours observée après 72 h de culture au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ . Les taux d'absorption apparents diminuent alors progressivement pour devenir nuls après 192 h de culture par épuisement du stock de nitrates. De la même manière, si les valeurs de  $\rho^* \text{NO}_3$  sont maximales à 72 h pour  $P_{\text{moy}}$  ( $3,4$  et  $2,7 \times 10^{-7} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), la phase principale d'utilisation des nitrates n'est observée qu'à partir de 72 h de culture et devient pratiquement nulle après 240 h. Sous des conditions de turbulence élevées ( $P_{\text{max}}$ ), l'absorption des nitrates par les cellules de *P. globosa* apparaît beaucoup plus sporadique et les taux d'absorption apparents n'atteignent des valeurs élevées qu'à partir de 264 h de culture ( $1,7 \times 10^{-7} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ).

Si les taux d'absorption apparents maximum tendent à augmenter avec la turbulence, une étude statistique comparative révèle cependant qu'il n'existe aucune différence significative suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules de *P. globosa* (Figure II.23 ; test de K.W.  $P > 0,05$ ).

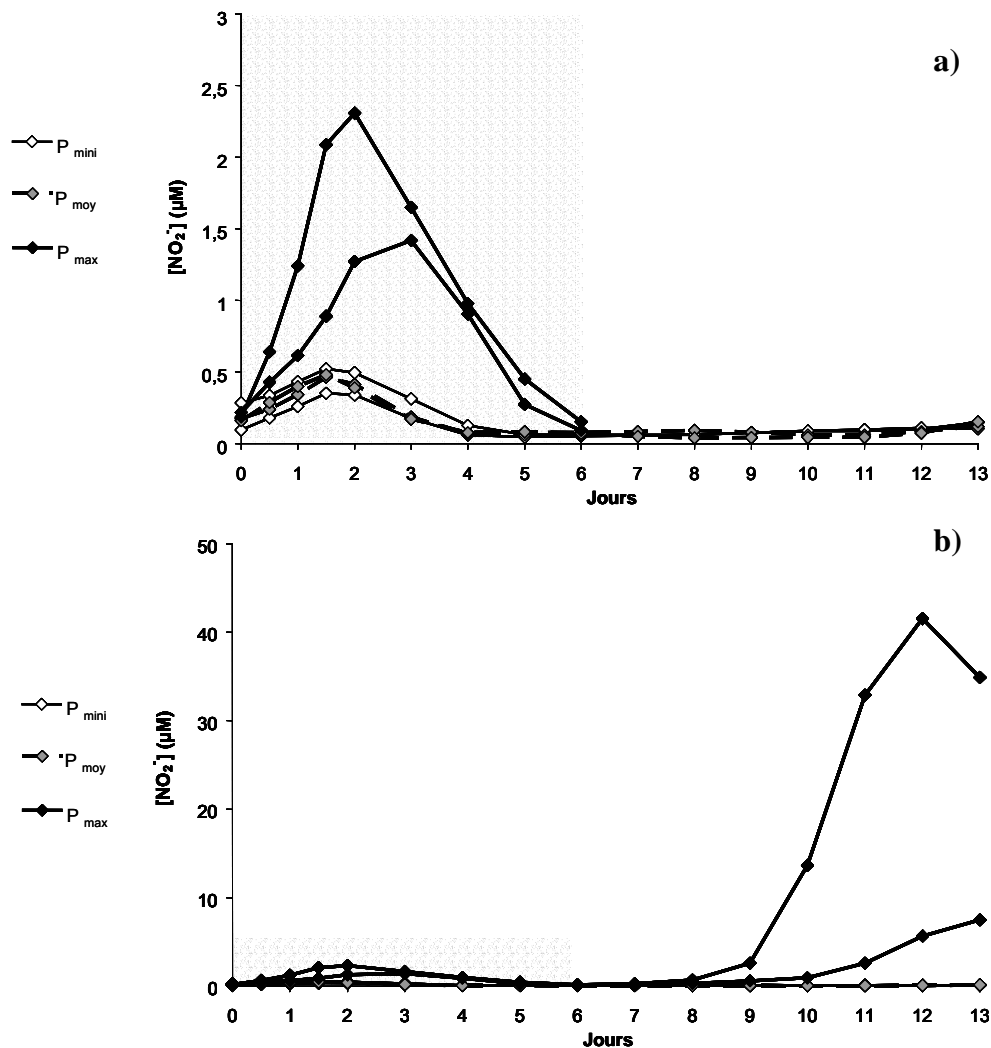


**Figure II.23 :** Taux d'absorption apparents maximum des nitrates par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{NO}_3^-_{\text{max}} ; \times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence. Pour  $P_{\text{max}}$ ,  $\rho^* \text{NO}_3$  n'ont pu être calculés qu'au sein d'un des deux microcosmes du Phytoturbularium.

#### IV.1.3. Nitrites

Le suivi des concentrations en nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ) pour les différentes cultures expérimentales montre une augmentation des concentrations de cet ion au cours des 36 premières heures au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$  (+ 0,2 à 0,3  $\mu\text{M}$  ; Figure II.24). Par la suite, les concentrations chutent et se stabilisent jusqu'à la fin de l'expérience dans les cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$ , atteignant des valeurs comprises entre 0,04 et 0,08  $\mu\text{M}$  respectivement, au 4<sup>ème</sup> jour de culture. Sous des conditions de turbulence maximale ( $P_{\text{max}}$ ), cette augmentation des concentrations est plus marquée (+ 2,1 et 1,2

$\mu\text{M}$ ) et se poursuit jusqu'aux jours 2 et 3. Sous ces conditions, les concentrations retournent à des niveaux faibles ( $0,09$  et  $0,15 \mu\text{M}$ ) le 6<sup>ième</sup> jour de culture. De plus, dans les cultures  $P_{\text{max}}$ , une nouvelle phase d'augmentation des nitrites est observée en fin d'expérience, atteignant alors des valeurs élevées de l'ordre de  $40 \mu\text{M}$ . En début d'expérience, les taux de relargage des nitrites atteignent des valeurs maximales au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  avec  $44,2$  et  $16,7 \text{ nM.h}^{-1}$  contre  $6,6$  et  $7,1 \text{ nM.h}^{-1}$  pour  $P_{\text{mini}}$  et  $8,0$  et  $8,9 \text{ nM.h}^{-1}$  pour  $P_{\text{moy}}$  (Tableau II.10).



**Figure II.24 :** Evolution des teneurs en nitrites ( $\text{NO}_2^-$  ;  $\mu\text{M}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.  $P_{\text{max}}$  **a)** jusqu'au 6<sup>ième</sup> j ;  $P_{\text{max}}$  **b)** sur toute la durée de l'expérience (échelles différentes).

**Tableau II.10** : Taux de relargage des nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ;  $\text{nM.h}^{-1}$ ) en début d'expérience par les cellules de *P. globosa* au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

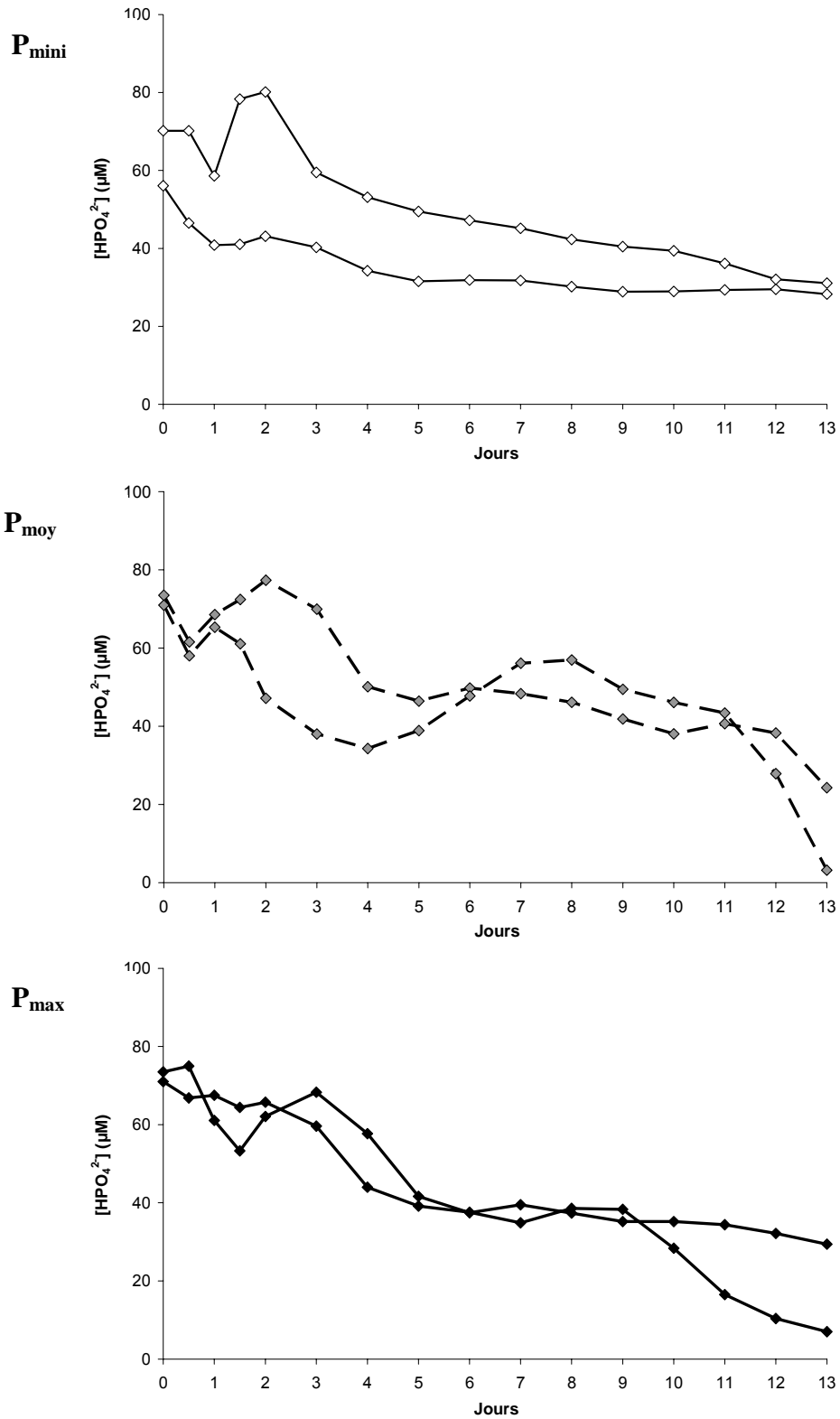
	$[\text{NO}_2^-]_{\text{relargué}} (\text{nM.h}^{-1})$
$P_{\text{mini}}$	7,1
	6,6
$P_{\text{moy}}$	8,0
	8,9
$P_{\text{max}}$	44,2
	16,7

➤ L'augmentation de la turbulence semble être à l'origine d'une intensification des phénomènes de relargage d'azote inorganique ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NO}_2^-$ ) par les cellules de *P. globosa* en début de culture. En particulier, l'excrétion de nitrites apparaît plus marquée sous des conditions de turbulence élevées. De plus une deuxième phase de relargage en fin d'expérience n'est observée que sous des conditions de forte turbulence.

L'ammonium est utilisé de manière préférentielle sous tous les niveaux de turbulence testés et les taux d'absorption apparents de cet ion ne sont pas significativement différents suivant le niveau de turbulence expérimenté par les cellules de *P. globosa*. Lorsque les concentrations en ammonium deviennent faibles au sein du milieu de culture, les nitrates sont alors utilisés et leurs taux d'absorption spécifiques tendent à augmenter avec la turbulence. De plus l'utilisation des nitrates apparaît d'autant plus tardive que l'intensité de la turbulence est élevée dans le milieu.

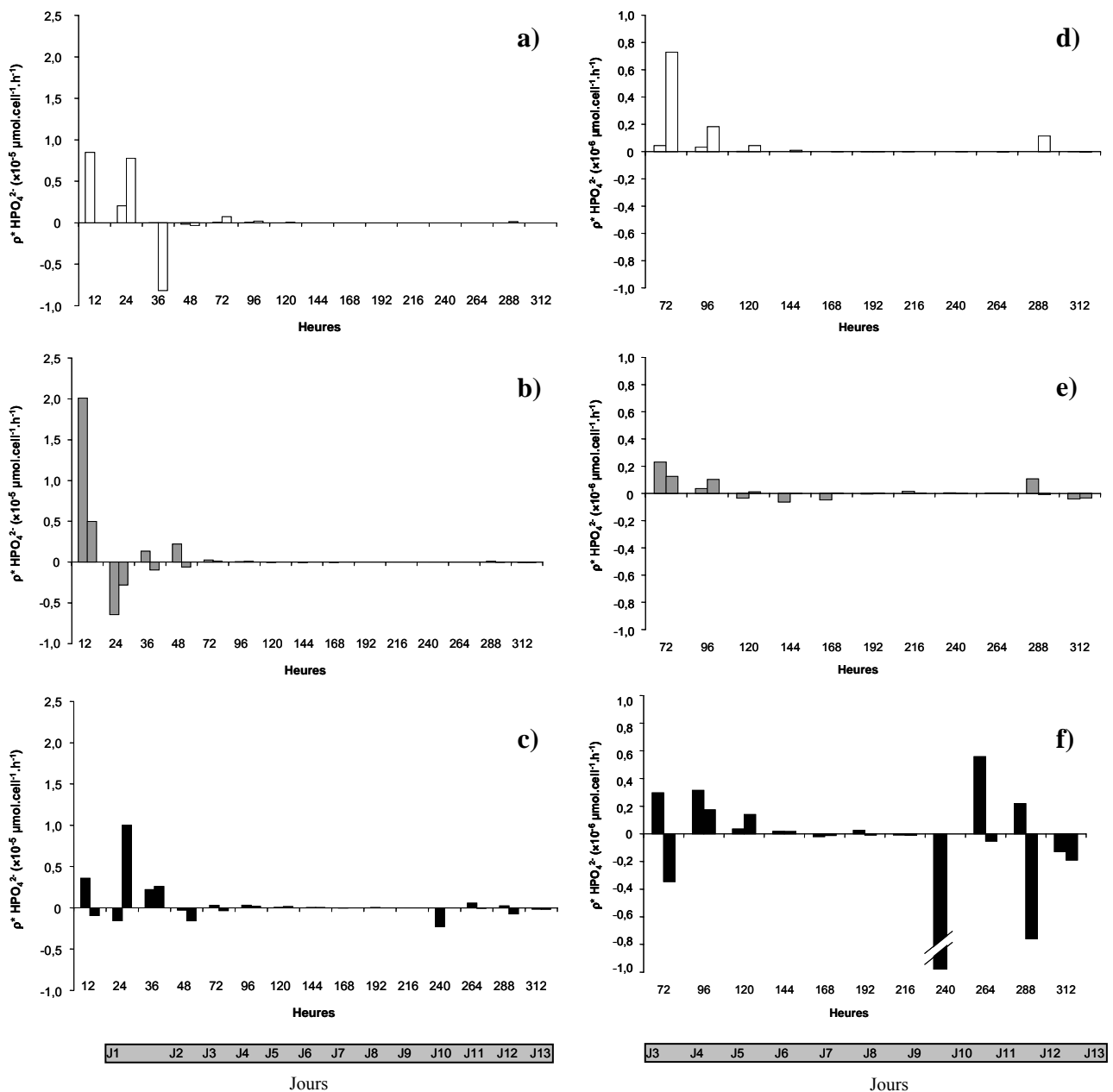
## IV.2. PHOSPHATES

Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , les concentrations diminuent de manière régulière au cours de l'expérience et atteignent des valeurs minimales de 28,3 et 31,1  $\mu\text{M}$  en fin de culture (Figure II.25). En revanche, sous des conditions de turbulence plus élevées (cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ ), l'utilisation des phosphates par les cellules de *P. globosa*, apparaît beaucoup plus irrégulière. En effet, les concentrations évoluent de la même manière au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  et  $P_{\text{moy}}$ , avec une succession de phases de diminution et d'augmentation des concentrations. Au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$ , trois phases d'utilisation sont observées (Figure II.25) : au cours des 12 premières heures, entre le 2<sup>ème</sup> et le 5<sup>ème</sup> jour de culture et entre le 11<sup>ème</sup> et 13<sup>ème</sup> jour. Ces trois phases d'utilisation sont aussi observées dans les cultures  $P_{\text{max}}$ , mais avec un décalage temporel par rapport aux autres cultures : au cours des deux premiers jours, entre le 3<sup>ème</sup> et 6<sup>ème</sup> jour de culture et entre le 9<sup>ème</sup> et 13<sup>ème</sup> jour (seulement pour une culture).



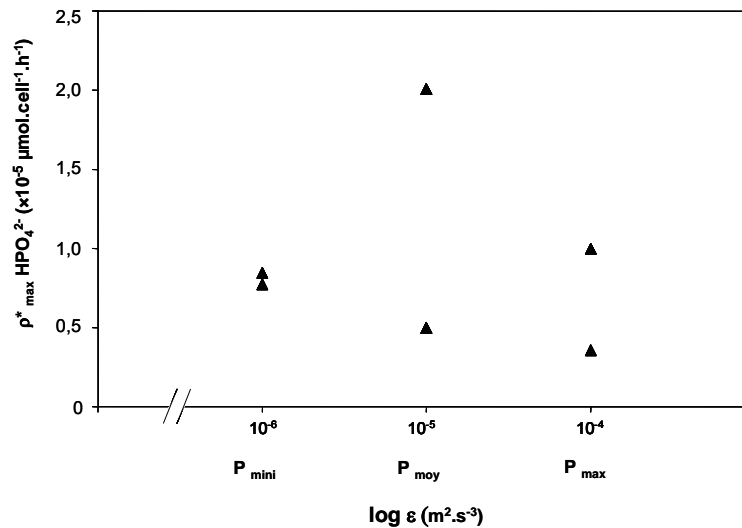
**Figure II.25 :** Evolution des concentrations en phosphates ( $[HPO_4^{2-}]$ ;  $\mu M$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

Les taux d'absorption apparents ( $\rho^* \text{HPO}_4^{2-}$ ;  $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) ont été calculés pour chaque niveau de turbulence testé et sont maximum en début de culture (Figure II.26). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , ils diminuent de manière régulière par la suite pour atteindre des valeurs proches de zéro au 7<sup>ième</sup> jour de culture. En revanche, sous des niveaux de turbulence plus élevés, l'utilisation du phosphate par les cellules de *P. globosa* apparaît beaucoup moins régulière et les phases d'absorption sont suivies de phases d'excrétion (*i.e.*  $\rho^* \text{HPO}_4^{2-} < 0$ ). En début de culture, l'excrétion est importante au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$ , ( $\rho^* \text{HPO}_4^{2-} = -6,5 \times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ), alors qu'elle est maximale en fin d'expérience au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  ( $\rho^* \text{HPO}_4^{2-} = -2,3 \times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ).



**Figure II.26 :** Taux d'absorption apparents des phosphates par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^* \text{HPO}_4^{2-}$ ;  $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence, sur toute la durée de l'expérience (312 h) pour les cultures  $P_{\text{mini}}$  (a),  $P_{\text{moy}}$  (b) et  $P_{\text{max}}$  (c) ( $\times 10^{-5} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) et après les 72 premières heures de culture pour  $P_{\text{mini}}$  (d),  $P_{\text{moy}}$  (e) et  $P_{\text{max}}$  (f) ( $\times 10^{-6} \mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ).

De plus, les taux d'absorption apparents maximum des phosphates, calculés pour chaque culture expérimentale, varient entre  $3,6 \times 10^{-6}$  et  $2,0 \times 10^{-5}$   $\mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  et ne sont pas significativement différents suivant le niveau de turbulence expérimenté par les cellules de *P. globosa* (Figure II.27 ;  $P > 0,05$ ).



**Figure II.27 :** Taux d'absorption apparents maximum des phosphates par les cellules de *P. globosa* ( $\rho^*_{\text{max}} \text{HPO}_4^{2-}$  ;  $\times 10^{-5} \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

➤ **Sous des conditions de turbulence modérées et fortes, le suivi des concentrations en phosphates suggère une utilisation irrégulière de cet ion par les cellules de *P. globosa*, caractérisée par une succession de phases d'absorption et de phases de relargage. De plus, une augmentation des conditions turbulentes au sein des cultures n'entraîne aucune modification significative des taux d'absorption apparents maximum des phosphates.**

## CHAPITRE 3

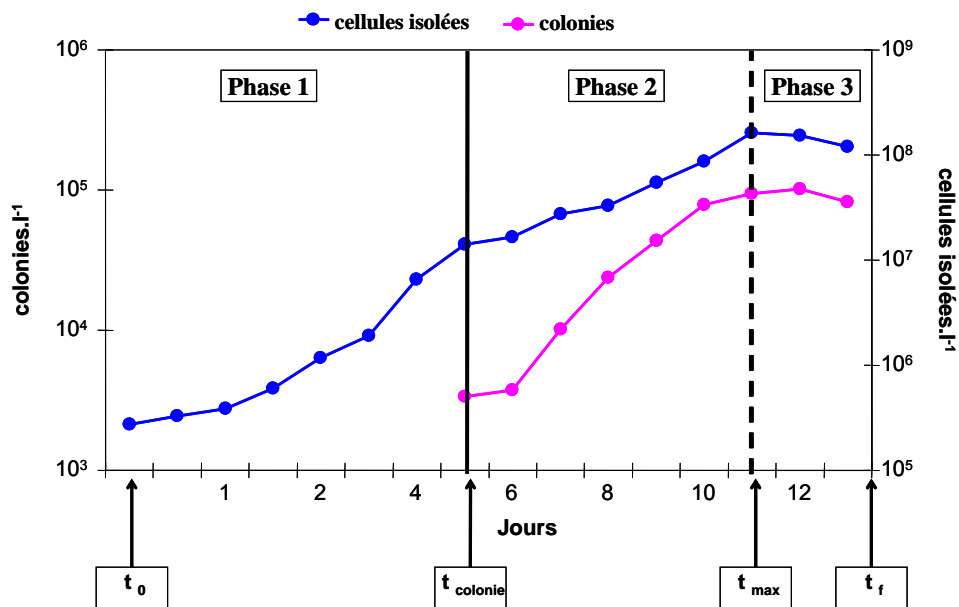
## TURBULENCE ET CYCLE DE VIE DE *PHAEOCYSTIS GLOBOSA* : ASPECTS CINETIQUES ET MORPHOLOGIQUES

*Phaeocystis globosa* se caractérise par un cycle de vie polymorphique complexe avec un stade unicellulaire (flagellé et/ou non flagellé) et un stade colonial. Ces deux étapes caractéristiques ont été observées sous toutes les conditions de turbulence testées. Afin d'appréhender l'effet de la turbulence sur le cycle de vie de *P. globosa*, les cinétiques de croissance obtenues sous les trois conditions de turbulence testées ont été divisées en trois phases (Figure II.28) :

« **Phase 1** » : du début de l'expérience ( $t_0$ ) jusqu'au jour d'apparition des premières colonies dans le milieu de culture ( $t_{\text{colonies}}$ ). Au cours de cette phase seules sont présentes des cellules isolées.

« **Phase 2** » : du jour d'apparition des colonies ( $t_{\text{colonies}}$ ), au jour de densité maximum des cellules isolées ( $t_{\text{max cellules}}$ ). Cette phase est caractérisée par la présence simultanée de cellules isolées en phase de croissance et de formes coloniales.

« **Phase 3** » : du maximum de cellules isolées ( $t_{\text{max cellules}}$ ) à la fin de l'expérience  $t_f$ , cette dernière phase correspond à une phase de sénescence des cultures.



**Figure II.28:** Cinétique caractéristique de l'évolution d'une culture *P. globosa*. Abondance des cellules isolées (cell iso.l<sup>-1</sup>) et des colonies (colo.l<sup>-1</sup>) en échelles logarithmiques. **Phase 1** :  $t_0 \rightarrow t_{\text{colonies}}$ , **phase 2** :  $t_{\text{colonies}} \rightarrow t_{\text{max cellules}}$  et **phase 3** :  $t_{\text{max cellules}} \rightarrow t_f$ .



Chacune de ces phases montrent une grande variabilité, en terme de durée, de croissance et de conditions physico-chimiques du milieu, suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cultures de *P. globosa*.

## I. ASPECT TEMPOREL

Suivant le niveau de turbulence appliqué aux cultures de *P. globosa*, les colonies apparaissent plus ou moins tardivement. Ainsi, les premières colonies sont observées après 72 h de culture au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  alors qu'elles n'apparaissent qu'au terme de 120 h d'expérience sous des niveaux de turbulence plus élevés,  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$  (Figure II.29).

Dans les cultures  $P_{\text{mini}}$ , la phase coloniale atteint son développement maximum au cours de la phase 2, après 120 à 144 h de culture, soit 48 à 72 h après l'apparition des premières colonies dans le milieu. En revanche, au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$ , les densités maximales de colonies sont observées en même temps que celles des cellules isolées, à partir de 216 et 264 h de culture, soit 96 à 144 h après la formation des premières colonies dans le milieu. Au sein d'une des cultures  $P_{\text{max}}$ , le nombre maximum de colonies est atteint après 168 h de culture, soit 48 h après l'apparition des premières colonies, et seulement à 264 h dans la deuxième, soit 144 h après la formation des premières colonies.

➤ **Les résultats montrent l'existence d'un décalage temporel entre les différentes phases du cycle de vie de *P. globosa*, suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cultures. L'augmentation de la turbulence induit : (i) un retard au niveau de la formation des colonies, (ii) une augmentation de la durée de la phase coloniale (jusqu'à un niveau modéré,  $P_{\text{moy}}$ ). En revanche, au-dessus de ce seuil turbulent ( $P_{\text{moy}}$ ), la durée de la phase coloniale de *P. globosa* est fortement limitée.**

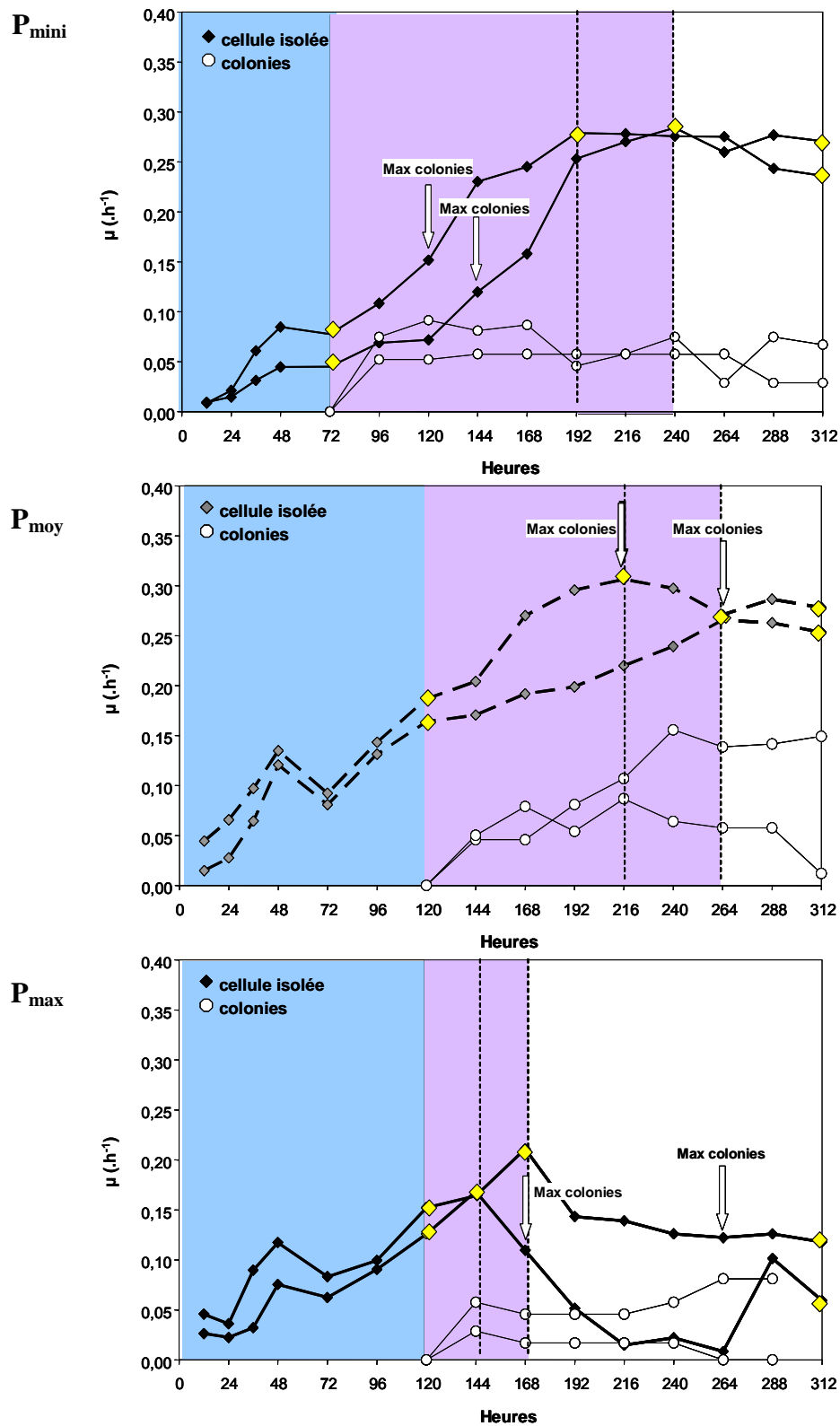


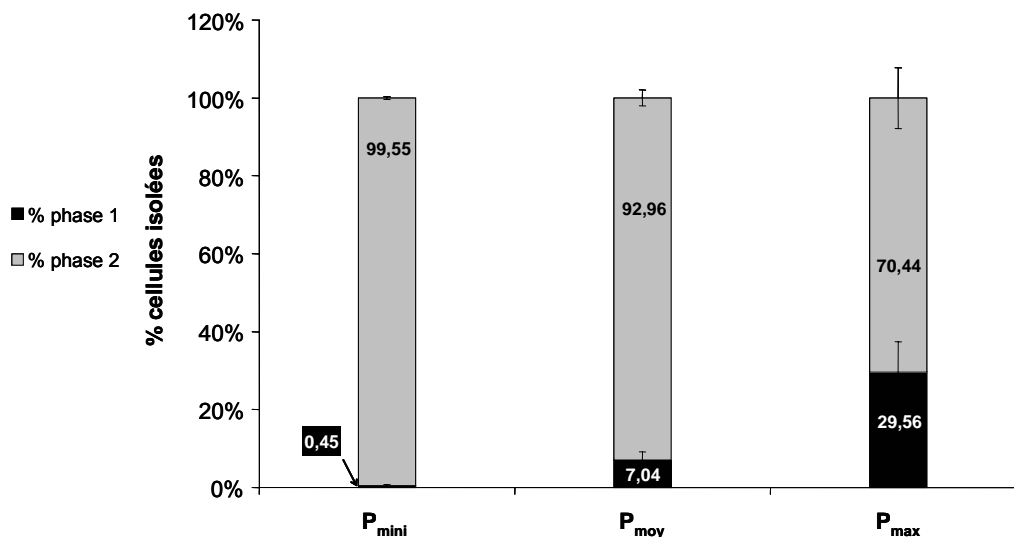
Figure II.29 : Evolution des taux de croissance  $\mu$  ( $\text{h}^{-1}$ ) des cellules isolées et des colonies de *P. globosa* au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence. Les phases 1, 2 et 3 sont représentées respectivement en bleu, mauve et blanc. Les symboles jaunes représentent les taux de croissance en fin de chaque phase (cf section II.1.2).

## II. ASPECT BIOLOGIQUE

### II.1. CROISSANCE DES CELLULES ISOLEES

#### II.1.1. Proportion de cellules isolées formées au cours des différentes phases

Pour chaque condition de turbulence, les pourcentages de cellules isolées formées au cours des trois phases caractéristiques montrent que la majorité des cellules isolées (entre 70,4 et 99,5 %) est formée au cours de la phase 2, c'est-à-dire après l'apparition des premières colonies (Figure II.30). Cependant, la proportion de cellules isolées formées pendant la première phase (% phase 1) augmente avec la turbulence. Ainsi moins de 1 % des cellules isolées sont formées avant l'apparition des premières colonies au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$ , contre 7,0 % dans les cultures  $P_{\text{moy}}$  et 29,6 % pour  $P_{\text{max}}$ .



**Figure II.30 :** Pourcentage (moyenne  $\pm$  E.T.) de cellules isolées de *P. globosa* (% maximum de cellules formées) au cours des phases 1 et 2 dans les deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

#### II.1.2. Taux de croissance des cellules isolées au cours des différentes phases

Les taux de croissance des cellules isolées mesurés au cours des 3 phases sous les différentes conditions expérimentales testées évoluent de manière différente (Figure II.43). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$ , les taux de croissance des cellules isolées mesurés au cours des 3 phases présentent une évolution similaire : (i) une augmentation des taux de croissance entre les phases 1 et 2 et (ii) une stabilisation de ces taux de croissance entre les phases 2 et 3 (Tableau II.16). Sous ces conditions de turbulence faible et modérée, la phase 2 apparaît donc comme une phase de croissance exponentielle des cellules isolées. En revanche sous des conditions de turbulence plus

élevées ( $P_{max}$ ), les taux de croissance mesurés au cours de la phase 2 sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus au cours de la première phase, et diminuent entre la phase 2 et la phase 3.

**Tableau II.11** : Taux de croissance des cellules isolées de *P. globosa* ( $\mu ; h^{-1}$ ) au cours des 3 phases, au sein des deux microcosmes du Phytoturbularium sous différentes conditions de turbulence.

	$\mu_{phase 1}$	$\mu_{phase 2}$	$\mu_{phase 3}$
$P_{mini}$	0,08	0,28	0,24
	0,05	0,28	0,27
$P_{moy}$	0,16	0,27	0,25
	0,19	0,31	0,28
$P_{max}$	0,13	0,11	0,06
	0,15	0,16	0,12

Au cours de la phase 1, les taux de croissance mesurés au sein des cultures  $P_{mini}$  (0,08 et  $0,05.h^{-1}$ ) sont inférieurs à ceux mesurés sous des niveaux de turbulence plus élevés (0,16 et  $0,19.h^{-1}$ ) au sein des cultures  $P_{moy}$ . En revanche, aucune augmentation des taux de croissance n'est observée lors de l'augmentation de la turbulence entre le niveau moyen et le niveau maximum, les valeurs de  $\mu_{phase 1}$  étant de 0,13 et  $0,15.h^{-1}$  pour les cultures  $P_{max}$ .

Après l'apparition des colonies dans le milieu, les taux de croissance obtenus au sein des cultures  $P_{mini}$  et  $P_{moy}$ , compris entre 0,27 et  $0,31.h^{-1}$  sont supérieurs à ceux mesurés au sein des cultures  $P_{max}$  (0,11 et  $0,16.h^{-1}$ ). Les taux de croissance des cellules isolées mesurés au cours de la phase 3 dans les cultures  $P_{mini}$  et  $P_{moy}$  (compris entre 0,24 et  $0,28.h^{-1}$ ) sont plus élevés que ceux obtenus dans les cultures  $P_{max}$  (0,06 et  $0,12.h^{-1}$ ).

### II.1.3. Morphologie et structure de taille des cellules isolées au cours des différentes phases

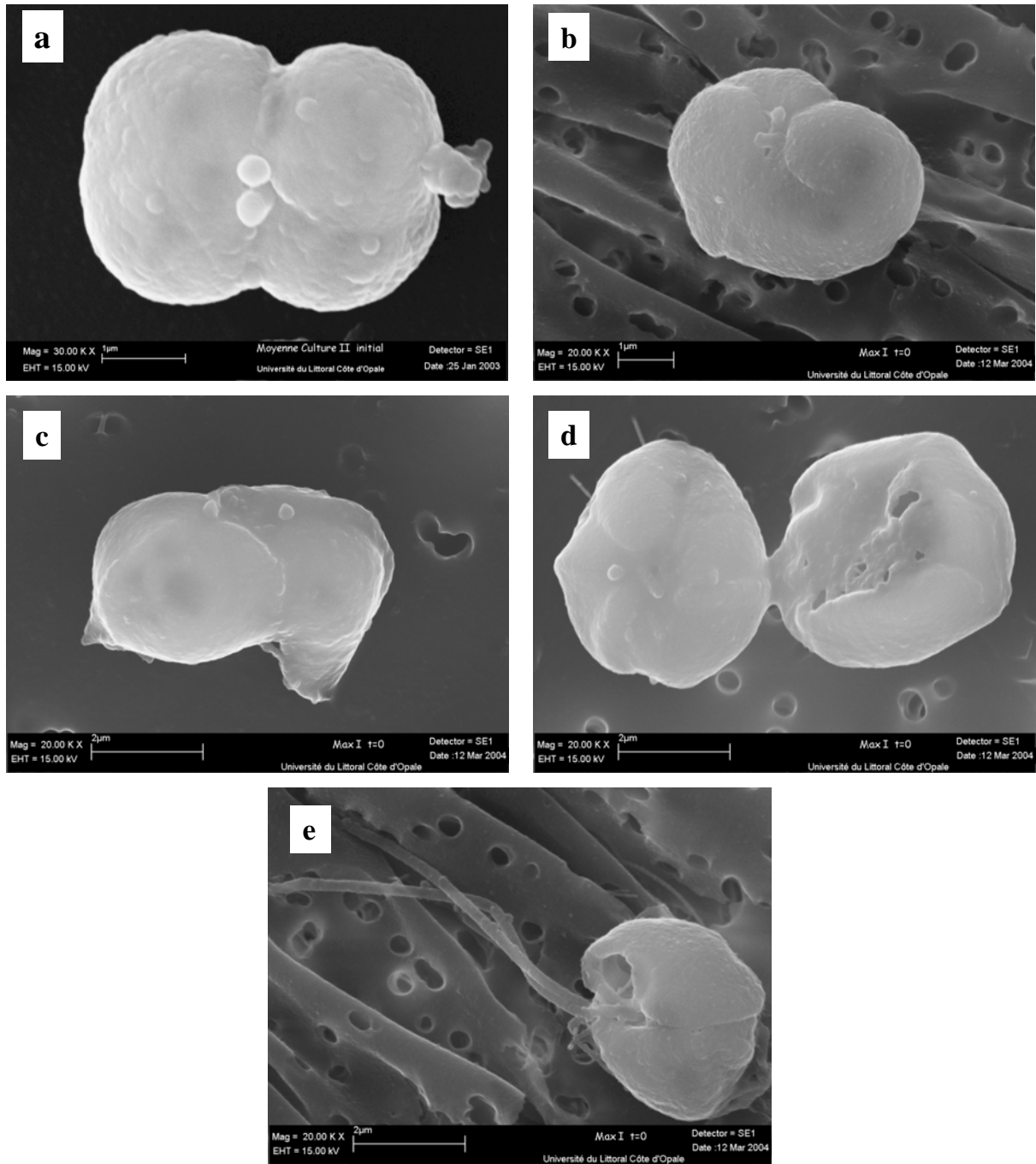
En début d'expérience dans les différentes cultures expérimentales, la majorité des cellules isolées observées sur les images réalisées en microscopie électronique (MEB) présentent les caractéristiques morphologiques des cellules non-flagellées diploïdes de type colonial en phase de division cellulaire (Figure II.31 a-d) : (i) présence de deux papilles, (ii) taille comprise entre 4,2 et  $5,4 \mu m$ , (iii) forme en « pop-corn » de type colonial caractéristique des cellules en phase de division, (iv) haptonème non visible. Toutefois, quelques cellules de 4 à  $5 \mu m$  de diamètre présentant deux flagelles et dépourvues de papilles ont été observées à  $t_0$  (Figure II.31 e). Cependant la rareté de ces observations suggère que la forme cellulaire dominante en début de culture est la forme non flagellée de type colonial.

Après l'apparition des colonies dans le milieu de culture (192 h), les types cellulaires rencontrés varient peu entre les différentes cultures expérimentales et le type cellulaire majoritaire reste la forme non flagellée diploïde (Figure II.32). Cependant, des cellules flagellées de 4 à 5  $\mu\text{m}$  de diamètre ont pu être observées au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$  (Figure II.32 c, d). L'haptonème de ces cellules flagellées n'est toutefois pas visible sur les images réalisées. Enfin, aucune cellule flagellée n'a été observée au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{max}}$  (Figure II.32 a-b). Au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  certaines cellules semblent être bloquées en phase de division (Figure II.32 e), d'autres présentent un aspect extérieur peu régulier (Figure II.32 f, g, h).

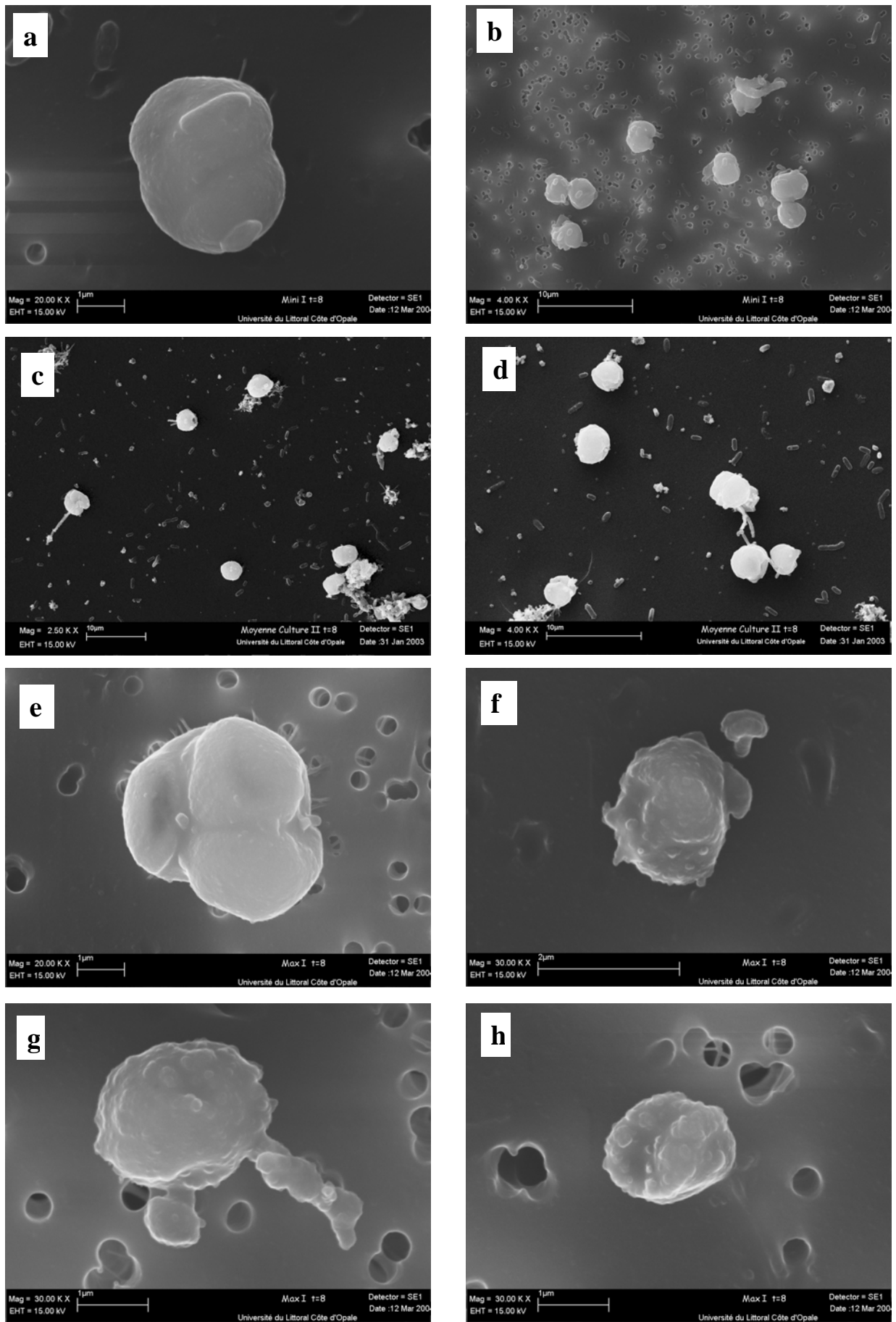
➤ **L'augmentation de la turbulence est à l'origine d'une augmentation de la proportion de cellules isolées formées avant l'apparition des colonies dans le milieu.**

**Sous des conditions de turbulence faibles et modérées, la phase de croissance exponentielle des cellules isolées de *P. globosa* est concomitante avec le développement de la phase coloniale et l'augmentation des conditions turbulentes entre ces deux niveaux est à l'origine d'une augmentation des taux de croissance. En revanche, sous des conditions de turbulence élevées, aucune phase de croissance exponentielle n'est observée et les taux de croissance des cellules isolées apparaissent fortement réduits.**

**Au cours des différentes expériences de turbulence, la majorité des cellules isolées observées sont des cellules non flagellées de type colonial. Cependant, quelques cellules flagellées ont été observées à deux occasions : (i) juste après l'inoculation des cultures expérimentales (au temps  $t_0$ ) et (ii) après l'apparition des colonies dans le milieu sous des conditions de turbulence modérées ( $P_{\text{moy}}$ ).**



**Figure II.31 :** Cellules isolées de *P. globosa* en début d'expérience ( $t_0$ ) (images MEB). **a)**, **b)** et **c)** cellules isolées non flagellées en phase de division active (forme « pop-corn ») ; **d)** 2 cellules non flagellées en fin de division ; **e)** cellule flagellée.



**Figure II.32** : Cellules isolées de *P. globosa* au cours de la phase 2,  $t = 8$  jours = 192 heures (images MEB) sous différentes conditions de turbulence : **a)**, **b)**  $P_{\text{mini}}$  ; **c)**, **d)**  $P_{\text{moy}}$  ; **e)**, **f)**, **g)** et **h)**  $P_{\text{max}}$ .

## II.2. DEVELOPPEMENT DE LA PHASE COLONIALE

### II.2.1. Densité coloniale

Des colonies sphériques caractéristiques de *P. globosa* ont été observées dans toutes les conditions de turbulence testées. Cependant, les résultats montrent que le développement de la phase coloniale, en terme de nombre de colonies, varie suivant le niveau de turbulence appliquée aux cultures de *P. globosa* (Figure II.29). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{max}}$ , les taux de croissance des colonies atteignent rapidement des valeurs maximales et restent constants par la suite :  $\mu=0,06$  et  $\mu=0,09.h^{-1}$  48 et 72 h après l'apparition des premières colonies pour  $P_{\text{mini}}$ , et  $\mu=0,03$  et  $\mu=0,06.h^{-1}$  24 h après les premières colonies pour  $P_{\text{max}}$ . En revanche au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$ , le nombre de colonies formées augmente de manière régulière au sein des cultures et les taux de croissance maxima de 0,09 et 0,16.h<sup>-1</sup> sont atteints au terme de 96 et 120 h après la formation des premières colonies.

### II.2.2. Rapports taille/nombre

Pour chaque condition expérimentale, la taille et le nombre de colonies observées lors de chaque comptage ont été considérés (Figure II.33). La turbulence joue un rôle particulier sur le développement de la phase coloniale de *P. globosa*. En effet, la forme coloniale est fortement réduite en terme de densité (maximum de  $2,1 \times 10^4 \text{ colo.l}^{-1}$ ) et de taille (maximum de 0,03 mm) au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ . Le nombre de colonies formées est maximal au sein des cultures  $P_{\text{moy}}$  atteignant jusqu'à  $1,1 \times 10^5 \text{ colo.l}^{-1}$  contre  $5,2 \times 10^4 \text{ colo.l}^{-1}$  dans les cultures  $P_{\text{mini}}$ . En revanche, c'est au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  que les colonies de plus grande taille ont été recensées avec un diamètre de 0,17 mm pour les plus grandes.

➤ **Suivant les conditions de turbulence expérimentées par les cultures de *P. globosa*, le développement de la forme coloniale au cours de la phase 2 est différent. Sous des conditions de turbulence maximales, la formation de colonies apparaît fortement limitée en densité comme en taille. Des intensités de turbulence modérées semblent favoriser le développement de nombreuses colonies alors que des niveaux de turbulence faibles semblent favoriser la formation de colonies de grande taille.**



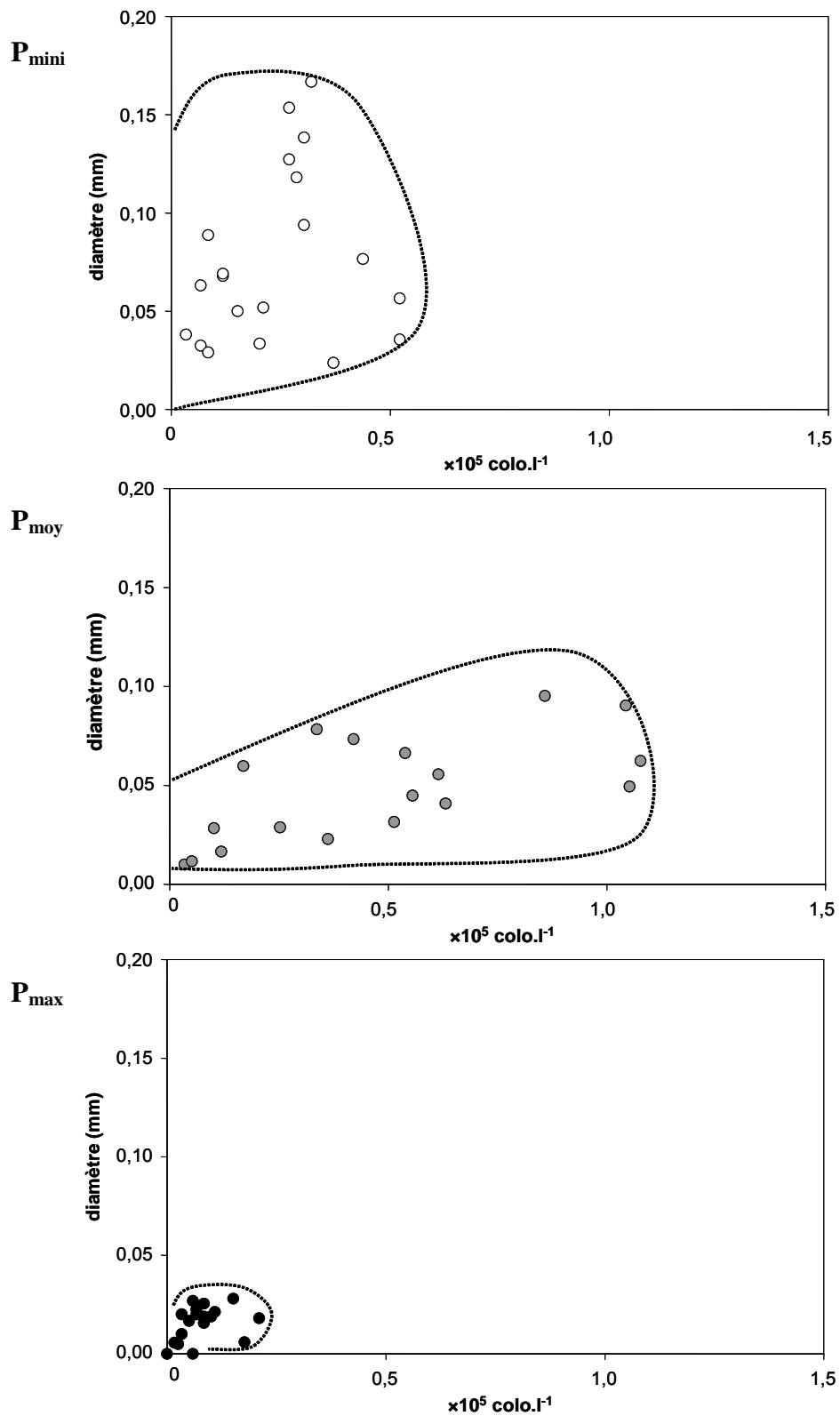


Figure II.33 : Diamètre (mm) et nombre de colonies de *P. globosa* observées ( $\text{colo.l}^{-1}$ ) sous différentes conditions de turbulence. Le trait pointillé représente l'enveloppe des observations.

### III. CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES

#### III.1. EVOLUTION DU PH

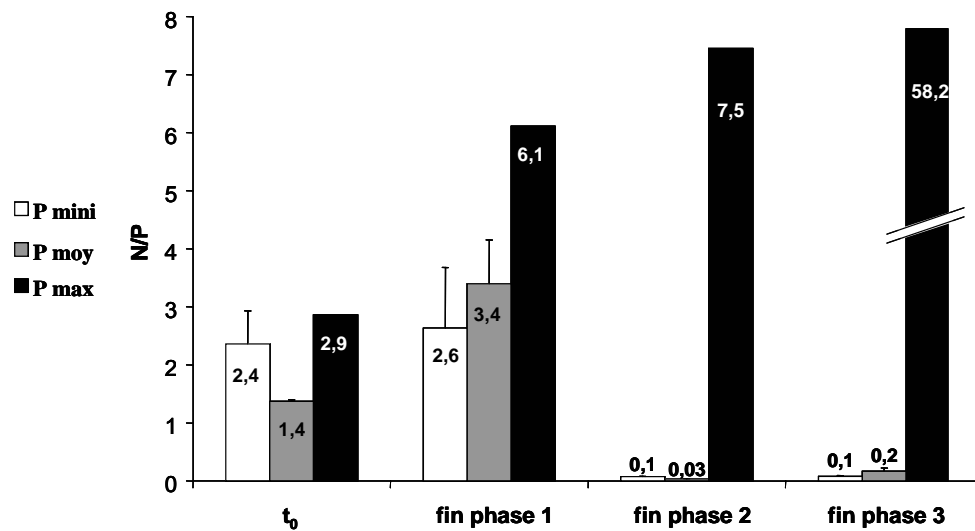
Les mesures de pH réalisées quotidiennement au sein des différentes cultures expérimentales ont permis de mettre en évidence une augmentation de pH après l'apparition des colonies dans le milieu, c'est-à-dire au cours de la phase 2 (Tableau II.12). Cette augmentation du pH est observée au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  (+ 0,9 et 0,7) et  $P_{\text{moy}}$  (+1,0 et 1,1) alors que le pH reste constant dans les cultures  $P_{\text{max}}$  au cours de cette même phase. Cette augmentation se produit au cours du développement de la phase coloniale plus marquée, en terme de densité pour  $P_{\text{moy}}$  et en terme de taille pour  $P_{\text{mini}}$ .

**Tableau II.12 :** Variations de pH mesurées au cours de différentes phases au sein des deux microcosmes du *Phytoturbularium* sous différentes conditions de turbulence.

	$\Delta \text{pH phase 1}$	$\Delta \text{pH phase 2}$	$\Delta \text{pH phase 3}$
$P_{\text{mini}}$	-0,6	1,0	-0,1
	-0,5	1,1	-0,1
$P_{\text{moy}}$	-0,5	0,9	-0,2
	-0,5	0,7	-0,3
$P_{\text{max}}$	-0,5	0,0	0,0
	-0,6	0,0	-0,2

#### III.2. EVOLUTION DES RAPPORTS N/P

Les rapports N/P dans la phase dissoute ont été calculés en début de culture et à la fin de chacune des phases pour les trois conditions de turbulence (Figure II.34). En fin de phase 1, ce rapport est en moyenne de  $2,2 \pm 0,8$ , au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$  et atteint des valeurs de 6,1 pour  $P_{\text{max}}$ . En fin de phase de croissance exponentielle (fin phase 2) le rapport N/P de la phase dissoute des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$  est respectivement de 0,10 et 0,03 et reste stable jusqu'à la fin de la phase 3. En revanche, le rapport N/P augmente dans les cultures  $P_{\text{max}}$  pour atteindre des valeurs de 7,5 en fin de phase 2 et de 58,2 en fin de culture (fin phase 3).



**Figure II.34** : Evolution des rapports N/P moyens  $\pm$  E.T. (phase dissoute) sous différentes conditions de turbulence, à t<sub>0</sub> : début de culture ; fin de phase 1 ; fin de phase 2 ; fin de phase 3.

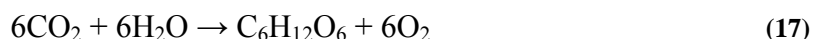
➤ **Sous des conditions de turbulence faible et modérée, le développement intense de la phase coloniale est accompagné par une augmentation importante du pH dans le milieu de culture. Sous des conditions de turbulence maximale, les colonies sont formées pour des rapports N/P dans la phase dissoute deux fois plus élevés que ceux mesurés au même moment sous des conditions de turbulence plus faibles.**

## CHAPITRE 4 : DISCUSSION

### I. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET PROCESSUS BIOLOGIQUES : CONSEQUENCES SUR LA CROISSANCE DE *PHAEOCYSTIS GLOBOSA*

#### I.1. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE

Au cours de la photosynthèse, le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) et l'eau (H<sub>2</sub>O) sont transformés en carbohydrates (CH<sub>2</sub>O) et en oxygène (O<sub>2</sub>), selon l'équation suivante :



Cette conversion se déroule en deux étapes appelées classiquement « réactions claires » (au niveau des membranes photosynthétiques) et « réactions sombres » (au niveau du stroma). Le CO<sub>2</sub>, substrat de la photosynthèse est un acide en milieu aqueux (CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O → H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>) et sa fixation, catalysée par l'enzyme ribulose biphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco), au cours des différentes étapes de la réaction sombre est à l'origine d'une accumulation d'ions OH<sup>-</sup> au sein du milieu de culture, conduisant à une augmentation du pH. Une activité photosynthétique intense conduit donc à une augmentation du pH du milieu de culture et à l'opposé, la formation de CO<sub>2</sub> au cours de réactions de photorespiration est à l'origine d'une diminution du pH (Grobbelaar, 2004). Le suivi des concentrations en oxygène dissous et des variations de pH au sein des différents milieux de culture rend donc compte de l'activité photosynthétique de l'espèce cible sous différentes conditions de turbulence. Cependant, l'utilisation des différentes formes azotées par les cellules phytoplanctoniques exerce aussi un contrôle sur le pH du milieu. Ainsi, l'utilisation d'ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) conduit à une diminution du pH (libération d'ions H<sup>+</sup>) et au contraire l'utilisation des nitrates (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) est à l'origine d'une augmentation de pH (Grobbelaar, 2004).

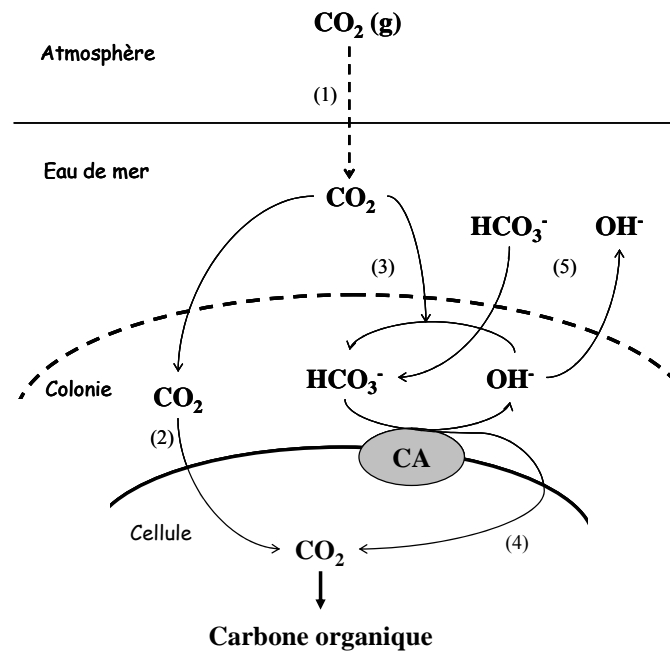
Lors des différentes expériences menées sur *P. globosa*, une augmentation du pH a été observée au cours du temps au sein des cultures soumises à des conditions de turbulence faible et modérée. Le pH du milieu de culture atteint alors des valeurs élevées de 9,1 dans les cultures P<sub>mini</sub> et de 8,5-8,8 au sein des cultures P<sub>moy</sub>. Sous ces deux conditions, l'augmentation de pH se produit essentiellement au cours de la phase coloniale (phase 2). Cette augmentation est de 0,97-1,08, et de 0,89-0,66 en condition de turbulence minimum et moyenne respectivement. Avant l'apparition des colonies dans le milieu de culture (phase 1), la libération d'ions H<sup>+</sup> liée à l'utilisation des ions NH<sub>4</sub><sup>+</sup> par les cellules de *P. globosa* a pu masquer l'augmentation des ions OH<sup>-</sup> liée à l'acquisition du CO<sub>2</sub>, conduisant ainsi à une légère diminution du pH au cours de cette phase. Les valeurs maximales de pH observées dans cette étude sont en accord avec des observations antérieures réalisées à la fois

dans des cultures de *P. globosa* et dans le milieu naturel lors d'un bloom de *Phaeocystis* (Tableau II.13).

**Tableau II.13** : Revue bibliographique des valeurs de pH mesurées au sein de cultures de *P. globosa* ou dans le milieu naturel lors d'un bloom de *P. globosa*.

pH	Conditions	Milieux / souches	Références
9,1 - 9,1	cultures ( $P_{\text{mini}}$ )	<i>P. globosa</i> (clone Ph 91)	Cette étude
8,5 - 8,8	cultures ( $P_{\text{moy}}$ )	<i>P. globosa</i> (clone Ph 91)	Cette étude
8,0 - 8,1	cultures ( $P_{\text{max}}$ )	<i>P. globosa</i> (clone Ph 91)	Cette étude
7,9 - 8,7	milieu naturel	Mer du Nord	(Brussaard <i>et al.</i> , 1996)
8,8 - 9,1	milieu naturel	Ecosystèmes côtiers	(Hinga, 1992)
9,2	cultures	<i>P. globosa</i>	(Elzenga <i>et al.</i> , 2000)
8,9	cultures	<i>P. globosa</i> (clone Ph 91)	(Peperzak, 2002)

Le  $\text{CO}_2$  est la forme de carbone inorganique ( $C_i$ ) préférentielle utilisée par les cellules de *P. globosa*, (Elzenga *et al.*, 2000 ; Peperzak, 2002) et son utilisation conduit à une augmentation de pH du milieu (Sikes *et al.*, 1980). L'augmentation du pH, liée à la fixation du  $\text{CO}_2$  par les cellules de *P. globosa*, est à l'origine du déplacement de l'équilibre des carbonates vers la droite ( $\text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \leftrightarrow 2\text{H}^+ + \text{CO}_3^{2-}$ ), c'est-à-dire à une diminution des concentrations en  $\text{CO}_2$  pouvant potentiellement limiter la photosynthèse, le taux de diffusion du  $\text{CO}_2$  de l'atmosphère vers le milieu aqueux étant inférieur au taux de fixation de  $C_i$  lors des processus de photosynthèse (Stumm et Morgan, 1996). Ces conditions limitantes en  $\text{CO}_2$  entraînent l'activation de l'enzyme carbonique anhydrase (CA) au niveau de la membrane plasmique des cellules coloniales de *P. globosa* (Elzenga *et al.*, 2000). Cette enzyme permet la transformation, au niveau extracellulaire, de l'ion  $\text{HCO}_3^-$  (forme de  $C_i$  disponible sous ces conditions) en  $\text{CO}_2$  et  $\text{OH}^-$ . Le  $\text{CO}_2$  ainsi produit diffuse à l'intérieur de la cellule où il est alors fixé et converti en carbone organique (Figure II.35). Le flux de  $\text{CO}_2$  vers l'intérieur de la cellule et la production d'ions  $\text{OH}^-$  sont à l'origine d'une augmentation du pH intracoloniaux qui peut atteindre des valeurs de 9,1 lorsque le pH du milieu de culture est de 8,6 (Lubbers *et al.*, 1990 ; Ploug *et al.*, 1999a). Cette différence de pH entre l'eau de mer et le milieu intracoloniaux entraîne la diffusion des ions  $\text{OH}^-$ , des colonies vers le milieu extérieur, accentuant ainsi l'augmentation du pH du milieu de culture. La sortie des ions  $\text{OH}^-$  est équilibrée par un flux de  $\text{CO}_2$  et  $\text{HCO}_3^-$  vers le milieu intracoloniaux, permettant ainsi l'acquisition de  $\text{CO}_2$  par les cellules coloniales de *P. globosa* et sa transformation en carbone organique (Peperzak, 2002).



**Figure II.35 :** Acquisition de carbone inorganique par les cellules coloniales de *P. globosa* ; d'après Peperzak (2002). (1) la diffusion du  $\text{CO}_2$  atmosphérique vers l'eau de mer est négligeable par rapport au taux de fixation de  $\text{C}_i$  lors de la photosynthèse. (2) le  $\text{CO}_2$  diffuse à l'intérieur de la colonie et directement dans la cellule coloniale, ou (3) est hydraté par l'ion  $\text{OH}^-$  pour produire l'ion  $\text{HCO}_3^-$  qui est ensuite déshydraté à la surface de la cellule par l'enzyme carbonique anhydrase (CA). (4) le  $\text{CO}_2$  ainsi produit diffuse à l'intérieur de la cellule. Le pH intracoloniaux est supérieur au pH du milieu de culture (acquisition de  $\text{CO}_2$  par les cellules + production de  $\text{OH}^-$ ). (5) La diffusion de  $\text{OH}^-$  à l'extérieur de la colonie est équilibrée par la diffusion de  $\text{HCO}_3^-$  vers le milieu intracoloniaux.

Pour un pH extérieur de 8,2 la conversion de  $\text{HCO}_3^-$  contribue seulement à 0,5% du flux de  $\text{C}_i$  vers la cellule coloniale, contre 18% pour des valeurs de pH de 9,2. Cependant, sous des valeurs de pH aussi élevées, les concentrations en  $\text{CO}_2$  sont proches du point de compensation de la Rubisco, conduisant à une fixation nette de  $\text{CO}_2$  minimale (Elzenga *et al.*, 2000). De plus, les flux de  $\text{CO}_2$  vers les colonies et ceux de  $\text{OH}^-$  vers le milieu extérieur dépendent à la fois des valeurs de pH du milieu de culture (concentrations en  $\text{CO}_2$ ) et de la différence de pH entre le milieu externe et le milieu intracoloniaux. De fortes valeurs de pH au sein du milieu de culture diminuent le gradient de concentration du  $\text{CO}_2$  et lorsqu'elles atteignent des valeurs proches de celles du milieu intracoloniaux, le flux net de  $\text{CO}_2$  est alors proche de zéro (Peperzak, 2002).

Au sein des cultures soumises à de faibles intensités de turbulence, les concentrations en oxygène dissous sont significativement plus importantes que celles mesurées sous des conditions de turbulence plus élevées, ainsi que l'augmentation plus rapide et plus importante du pH, traduisent une activité photosynthétique plus intense des cellules de *P. globosa* sous ces conditions en début de culture. Par la suite, lorsque le pH atteint des valeurs maximales (8<sup>ième</sup> jour), les concentrations en oxygène dissous diminuent, laissant supposer une diminution de l'activité photosynthétique des cellules de *P. globosa* à partir du 8<sup>ième</sup> jour. Il apparaît donc que les valeurs élevées de pH (9,1)

observées au cours de la phase coloniale ont été à l'origine d'une diminution importante du flux de CO<sub>2</sub> vers les cellules coloniales de *P. globosa* (Figure II.36). En conséquence, il est possible de proposer l'hypothèse de fonctionnement suivante :

➤ sous ces conditions de faible turbulence ( $P_{\text{mini}}$ ), le développement de la phase coloniale peut avoir été potentiellement limité par une diminution du taux de fixation du C<sub>i</sub> par les cellules de *P. globosa*. Ce phénomène peut expliquer le faible développement de la phase coloniale en durée et en intensité observé sous ces conditions de turbulence (Figure II.36) :

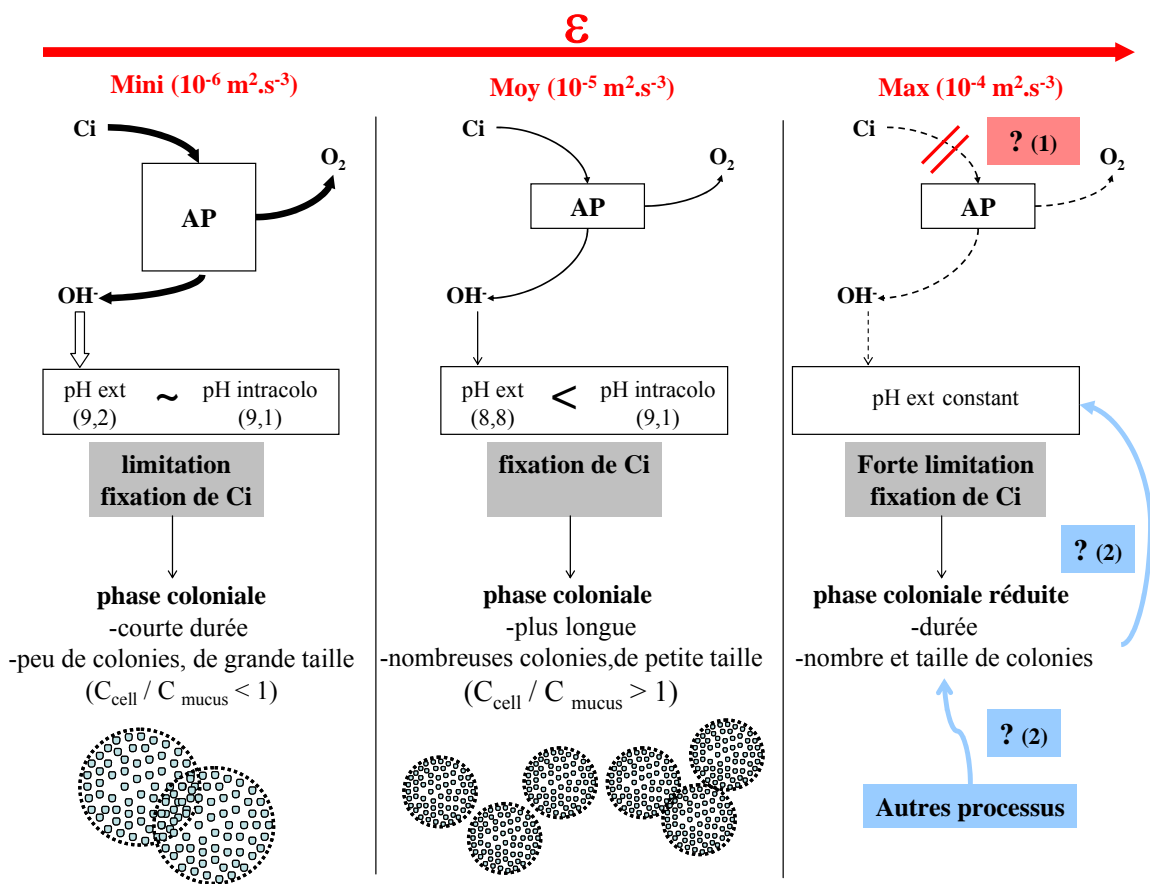
- (i) le nombre maximal de colonies est atteint seulement 48 à 72 h après l'apparition des premières colonies ;
- (ii) les taux de croissance et le nombre de colonies observés sont réduits ;
- (iii) la formation de colonies de grande taille est constatée (comparativement à celles mesurées sous les autres conditions expérimentales). En effet, la quantité de carbone nécessaire à la formation de la matrice coloniale étant moins importante que celle nécessaire à la réplication des cellules de *P. globosa* (Rousseau *et al.*, 1990), sous des conditions limitantes en C<sub>i</sub>, les colonies vont plutôt augmenter leur taille. Pour les colonies de grande taille, la quantité de carbone allouée à la matrice coloniale est plus importante que celle allouée au carbone cellulaire (Rousseau *et al.*, 1990).

➤ sous des conditions de turbulence plus élevées ( $P_{\text{moy}}$ ), l'activité photosynthétique des cellules de *P. globosa* apparaît plus modérée : les concentrations en oxygène dissous et les valeurs de pH sont moindres dans ces cultures (pH maximum= 8,45 et 8,81). Sous ces conditions, les concentrations en oxygène dissous n'atteignent pas des valeurs aussi élevées qu'au sein des cultures soumises à une faible turbulence, mais diminuent plus tardivement et plus lentement (entre le 8<sup>ème</sup> et 11<sup>ème</sup> jour). Sous ces conditions de turbulence, les cellules de *P. globosa* maintiennent une activité photosynthétique conséquente jusqu'au 11<sup>ème</sup> jour de culture. Ainsi, les taux de fixation du C<sub>i</sub> par les cellules de *P. globosa* restent importants au sein de ces cultures. Ces phénomènes peuvent donc expliquer en partie l'intensification du développement de la phase coloniale observée sous ces conditions de turbulence, en durée et en intensité, comme la formation de colonies de plus petite taille. Une part plus importante du carbone fixé est ainsi allouée à la réplication des cellules coloniales de *P. globosa*, conduisant à la formation de nombreuses colonies de petite taille (Figure II.36) :

- (i) le nombre maximal de colonies est atteint 96 à 144 h après l'apparition des premières colonies ;
- (ii) les taux de croissance et le nombre maximum de colonies observés atteignent des valeurs élevées.

➤ sous des conditions de turbulence maximales (cultures  $P_{max}$ ), aucune modification du pH ni des concentrations en oxygène dissous n'a été observée au cours de la phase coloniale (phase 2), rendant compte d'une activité photosynthétique moins intense des cellules de *P. globosa* dans ces cultures. Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce résultat (Figure II.36) :

- (i) la faible croissance des cellules isolées ainsi que le faible développement de la phase coloniale, en terme de nombre et de taille des colonies formées, n'a pu donner lieu à une augmentation notable du pH, liée à l'acquisition du  $C_i$  par les cellules de *P. globosa* ;
- (ii) des niveaux de turbulence trop élevés pourraient avoir des effets négatifs sur les processus d'acquisition du  $C_i$  par les cellules de *P. globosa*.



**Figure II.36** : Hypothèses de fonctionnement de l'activité photosynthétique des cellules de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence et conséquences sur le développement de la phase coloniale. L'importance des flux est symbolisée par l'épaisseur des flèches. AP : activité photosynthétique. pH ext : pH du milieu extérieur. pH intracolo : pH intracolonial (d'après les valeurs de pH ext (Lubbers *et al.*, 1990 ; Ploug *et al.*, 1999a).  $C_{cell} / C_{mucus}$  : rapport entre le carbone alloué à la formation de nouvelles cellules et le carbone alloué à la constitution du mucus. **Turbulence faible** : (i) AP intense : flux de  $C_i$  et  $O_2$  importants, (ii) forte augmentation de pH (flux de  $OH^-$  importants), (iii) par la suite les valeurs élevées de pH entraînent une diminution du taux de fixation de  $C_i$  et (iv) en conséquence le développement d'une phase coloniale courte, avec peu de colonies de grandes tailles ( $C_{mucus} > C_{cell}$ ). **Turbulence moyenne** : (i) AP moindre : flux de  $C_i$  et  $O_2$  moindres, (ii) augmentation de pH plus modérée (flux de  $OH^-$  plus faibles), (iii) pas de limitation de la fixation de  $C_i$  (pH plus faibles) et (iii) en conséquence phase coloniale longue, nombreuses colonies de petite taille ( $C_{cell} > C_{mucus}$ ). **Turbulence forte** : pH ext est constant au cours du temps. 2 hypothèses : (1) limitation des processus d'acquisition du  $C_i$  par les cellules et en conséquence faible développement de la phase coloniale. (2) faible développement de la phase coloniale lié à d'autres processus ne permettent pas d'observer une augmentation importante du pH.



De part son effet sur l'activité photosynthétique des cellules de *P. globosa*, la turbulence à petite échelle (jusqu'à un niveau modéré) est susceptible d'exercer un contrôle quantitatif et qualitatif sur le bloom colonial de *P. globosa*. Par ailleurs sous ces conditions de turbulence, les processus particuliers d'acquisition du  $C_i$  par les cellules de *P. globosa* sont à l'origine d'une augmentation importante du pH du milieu. En revanche, sous des conditions de turbulence plus élevées d'autres mécanismes seraient responsables d'une limitation importante (i) de la croissance des cellules isolées et (ii) du développement de la phase coloniale, conduisant à une faible augmentation du pH sous ces conditions.

## I.2. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET ABSORPTION DES SELS NUTRITIFS

Représentant 7 à 10 % du poids sec de la cellule et entrant dans la composition des différentes protéines structurales et fonctionnelles, l'azote est un élément nutritif majeur pour les cellules phytoplanctoniques (Hu, 2004). Parmi les différentes formes d'azote inorganiques et organiques disponibles dans le milieu marin, l'ammonium ( $NH_4^+$ ) est la forme préférentielle utilisée par les cellules phytoplanctoniques ; son assimilation est en effet moins coûteuse en énergie que celle du nitrate ( $NO_3^-$ ), dont l'atome d'azote doit être réduit afin d'être incorporé à la matière organique. L'évolution des stocks de  $NH_4^+$  et de  $NO_3^-$  permet de déterminer la forme d'azote préférentiellement utilisée au cours du temps et de voir si une modification de l'environnement turbulent des cellules peut modifier cet équilibre.

### I.2.1. Utilisation des différentes formes azotées disponibles

Chez *P. globosa*, l'acquisition d'azote inorganique est complexe. Nos résultats indiquent que dans un premier temps, les cellules utilisent l'ammonium disponible en début de culture, puis lorsque les concentrations deviennent faibles, les nitrates constituent alors la source d'azote secondaire pour les cellules de *P. globosa*. Ces résultats sont en accord avec les travaux publiés précédemment (Peperzak *et al.*, 2000c). La disponibilité des éléments nutritifs et en particulier des différentes formes azotées peut jouer un rôle sur la morphologie de *P. globosa* lorsque les concentrations en azote deviennent limitantes. En effet dans le milieu naturel, les cellules libres flagellées sont généralement observées lorsque l'ammonium constitue la source principale d'azote (Peperzak *et al.*, 2000c), alors que la formation de colonies est généralement inféodées aux milieux non limitants en nitrates (Margalef, 1978). Les résultats montrent que suivant le niveau de turbulence appliqué aux cultures, les cellules de *P. globosa* utilisent différemment ces deux formes d'azote. Ceci peut être illustré par le calcul des rapports  $NO_3^-/NH_4^+$  sous différentes conditions

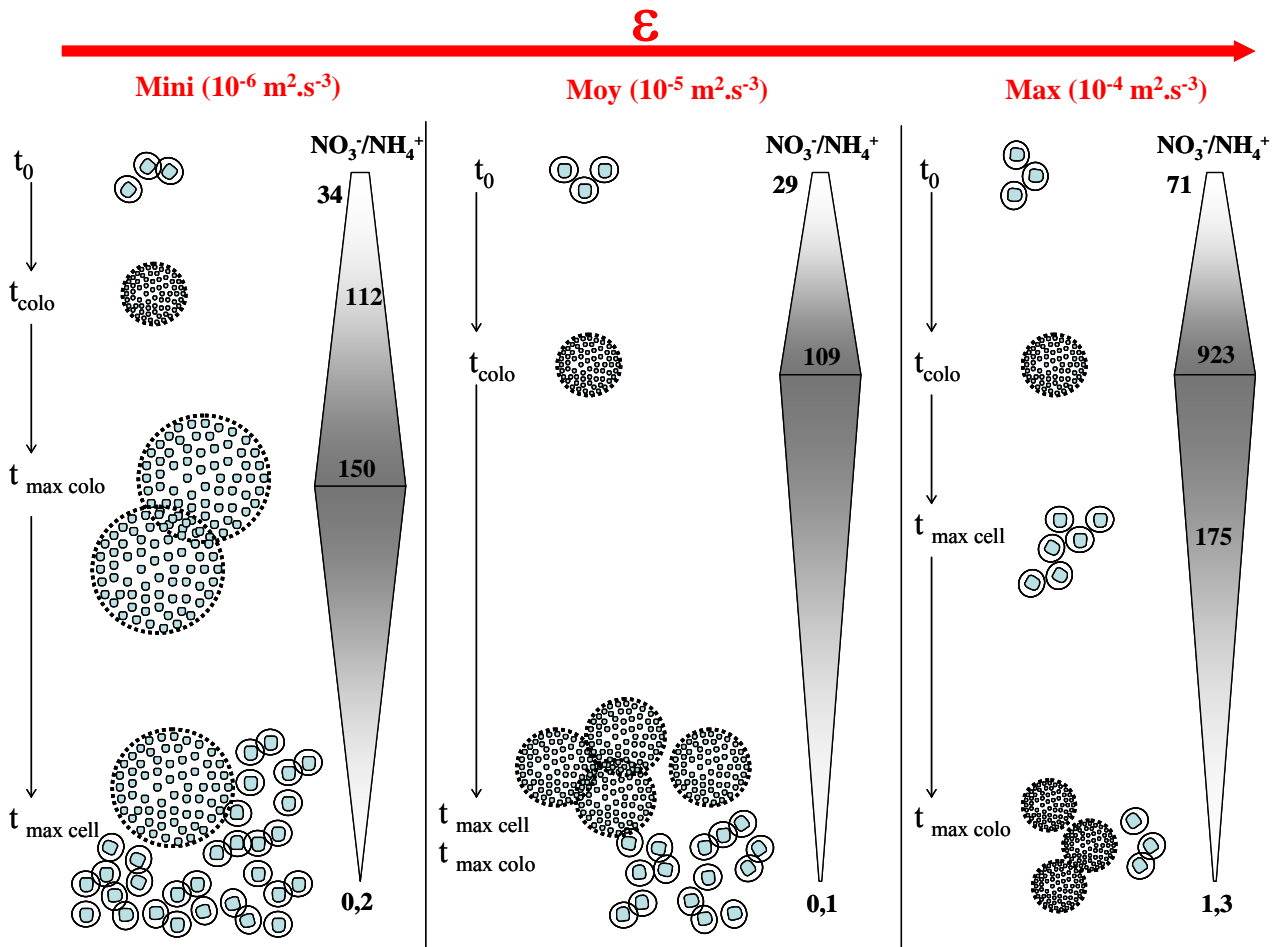
expérimentales (Figure II.37). En conséquence la turbulence peut jouer un rôle sur les types morphologiques rencontrés et en particulier sur le développement de la phase coloniale.

Jusqu'au jour d'apparition des premières colonies dans le milieu,  $\text{NH}_4^+$  constitue la forme d'azote préférentielle des cellules de *P. globosa*, quel que soit le niveau de turbulence considéré (rapport  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+ < 100$  ; Figure II.37). Cependant, sous des conditions de turbulence élevées, un temps d'adaptation semble nécessaire aux cellules pour répondre à cette modification des caractéristiques physiques du milieu et utiliser activement le  $\text{NH}_4^+$ . En effet en turbulence moyenne et maximale, les premières heures de culture sont caractérisées par une augmentation des teneurs en  $\text{NH}_4^+$ , alors qu'elles diminuent dès les premières heures sous des conditions de turbulence plus faibles. Après ce délai, les cellules semblent adaptées à ces nouvelles conditions et sont alors capables d'utiliser  $\text{NH}_4^+$ . L'apparition plus tardive des premières colonies ainsi que l'augmentation de la proportion de cellules isolées formées avant les colonies peut être en rapport avec ce temps de latence nécessaire aux cellules de *P. globosa* pour s'adapter à ce nouvel environnement physique, lorsque la turbulence augmente.

### **1.2.2. Utilisation différentielle des formes azotées par les cellules de *P. globosa***

Les cellules phytoplanctoniques sont généralement entourées par une couche d'eau particulière au sein de laquelle le transport des éléments nutritifs et des déchets est gouverné par les lois de diffusion moléculaire (Lazier et Mann, 1989). Sous des conditions non turbulentes, l'épaisseur de cette couche limite de diffusion est égale au rayon de la cellule (Ploug *et al.*, 1999a). Le flux des éléments nutritifs, des fortes vers les faibles concentrations, en accord avec la première loi de Fick (1855), est alors proportionnel au gradient de concentration, défini par la différence de concentration divisée par la longueur de diffusion. L'existence d'une couche limite de diffusion autour des colonies de *P. globosa* a été montré par Ploug *et al.* (1999a). L'augmentation de la turbulence du milieu est à l'origine d'une diminution de l'épaisseur de la couche limite de diffusion et en conséquence, d'une augmentation du gradient de concentration. La turbulence augmente donc les flux d'éléments nutritifs vers ou à partir des colonies.

Au jour d'apparition des premières colonies, au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$ , les concentrations en  $\text{NH}_4^+$  sont similaires dans ces deux cultures, soit 1,7-1,8  $\mu\text{M}$  pour  $P_{\text{mini}}$  et 1,1-1,7  $\mu\text{M}$  pour  $P_{\text{moy}}$ . Cependant, le  $\text{NO}_3^-$  constitue la forme d'azote principale utilisée dans les cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ , alors que  $\text{NH}_4^+$  reste la forme préférentielle utilisée par les cellules de *P. globosa* des cultures  $P_{\text{mini}}$  (Figure II.37). Ainsi, au cours du développement de la phase coloniale, la forme d'azote principalement utilisée par *P. globosa* est différente suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules. Une hypothèse de fonctionnement peut être proposée :



**Figure II.37 :** Hypothèse de fonctionnement : relation entre l'évolution des rapports  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  et les différentes phases morphologiques de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence.  $t_0$  : début d'expérience ;  $t_{\text{colo}}$  : apparition des colonies ;  $t_{\text{max colo}}$  : maximum de colonies ;  $t_{\text{max cell}}$  : maximum de cellules isolées. L'augmentation du rapport  $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$  illustre une utilisation préférentielle de  $\text{NH}_4^+$  ; à l'inverse une diminution du rapport montre une utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$ . De  $t_0 \rightarrow t_{\text{colo}}$ . Turbulence faible :  $t_{\text{colo}} \rightarrow t_{\text{max colo}}$ , utilisation préférentielle de  $\text{NH}_4^+$  et formation de colonies de grande taille de  $t_{\text{max colo}} \rightarrow t_{\text{max cell}}$ , utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$  et formation de nombreuses cellules isolées. Turbulence moyenne et maximal : à partir de  $t_{\text{colo}}$  utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$ , formation de nombreuses colonies de petite taille.

➤ Sous ces conditions de faible turbulence, l'épaisseur de la couche limite de diffusion entourant les colonies est importante et en conséquence, la diffusion des sels nutritifs vers les cellules coloniales est ralentie. Les taux de diffusion des nitrates et de l'ammonium étant relativement proches (Ploug *et al.*, 1999b), aucune de ces deux formes n'est favorisée en terme de diffusion sous de telles conditions. Cependant au sein d'un tel milieu, l'assimilation des ions  $\text{NH}_4^+$  moins coûteuse en énergie que celle de  $\text{NO}_3^-$  est plus avantageuse pour les cellules coloniales de *P. globosa*. Par ailleurs, l'existence de flux diffusifs de moindre importance peut avoir joué un rôle sur le faible développement de la phase coloniale, en terme de durée et de densité, ainsi que sur la formation de colonies de grande taille observées sous ces conditions de faible turbulence. En effet, une limitation des flux diffusifs peut être à l'origine d'une accentuation de la sécrétion de mucus par les cellules de *P. globosa* (Mykkestad et Haug, 1972) conduisant à une augmentation relative de la taille des colonies par rapport au nombre de cellules composant ces colonies. Cette hypothèse est en

accord avec les résultats obtenus par Ploug *et al.* (1999b) qui ont montré qu'il existait une corrélation significative entre le nombre de cellules à l'intérieur des colonies de *P. globosa* et la limitation des flux diffusifs. De plus, au sein des cultures soumises à de faibles niveaux de turbulence, le nombre de cellules isolées formées au cours de la phase coloniale est très élevé. La limitation des taux de diffusion des différentes formes azotées vers les cellules coloniales peut être à l'origine de la libération de cellules isolées, ces dernières étant plus compétitives face à des conditions limitantes en sels nutritifs (Ploug *et al.*, 1999b). La croissance des cellules isolées serait alors soutenue par l'utilisation massive de  $\text{NO}_3^-$ , aboutissant à l'épuisement du stock (Figure II.37).

➤ Sous des conditions de turbulence plus élevées (cultures  $P_{\text{moy}}$ ), les flux diffusifs sont plus importants (diminution de l'épaisseur de la couche limite de diffusion) conduisant d'une part au développement d'une phase coloniale plus intense, en terme de nombre de colonies et de durée, et d'autre part à la formation de colonies de plus petite taille dont la densité cellulaire au sein de la matrice coloniale est plus importante. Dans ces cultures, le développement de la phase coloniale, concomitant avec celui des cellules isolées de *P. globosa*, s'accompagne d'une diminution importante des concentrations en  $\text{NO}_3^-$ , jusqu'à l'épuisement du stock entre le 9<sup>ième</sup> et 10<sup>ième</sup> jour (Figure II.37).

➤ En revanche, au sein des cultures soumises à des intensités de turbulence maximales, même si les flux diffusifs sont supposés plus importants, la phase coloniale est peu développée et l'utilisation de  $\text{NO}_3^-$  reste très faible. Sous ces conditions, l'environnement physico-chimique des cellules est fortement modifié et d'autres mécanismes entrent en jeu (tels que l'inhibition des phénomènes de divisions cellulaires et l'augmentation de la diffusion moléculaire) pour limiter la croissance des cellules isolées et la formation des colonies de *P. globosa* (Figure II.37).

### **I.2.3. Equilibre entre processus azotés et carbonés des cellules de *P. globosa***

Les rapports C/N (en moyenne  $6,3 \pm 0,9$ ) en début de culture sont caractéristiques des cellules isolées de *P. globosa* en phase de croissance exponentielle (Schoemann *et al.*, 2004). Au sein des cultures  $P_{\text{mini}}$  et  $P_{\text{moy}}$ , les rapports C/N augmentent au cours du temps et atteignent des valeurs maximales en fin de culture de 13,4-17,5 et 10,2-11,6 respectivement. Cette augmentation peut être attribuée à une forte production de matrice mucilagineuse sous des conditions limitantes en sels nutritifs telles que celles observées en fin de culture sous ces conditions de turbulence. Les rapports C/N peuvent varier entre 6 et 30 chez *P. globosa* et augmentent de manière exponentielle avec l'azote inorganique sous des concentrations inférieures à 15  $\mu\text{M}$  (Baumann *et al.*, 1994b). Ce phénomène peut être attribué au rôle de réservoir énergétique que constitue la matrice mucilagineuse des colonies de *P. globosa* (Lancelot et Mathot, 1985). Sous des conditions de faible

turbulence, les rapports C/N atteignant des valeurs supérieures à celles mesurées sous des conditions de turbulence plus élevées, laissent donc supposer une limitation plus importante de la croissance par l'azote inorganique dans ces cultures. En revanche, sous des conditions de turbulence maximale, les rapports C/N diminuent au cours du temps, traduisant le faible développement de la phase coloniale observée sous ces conditions.

#### **I.2.4. Conversion des sels nutritifs en matière organique**

Comme mentionné précédemment, la turbulence à petite échelle modifie fortement l'environnement des cellules phytoplanctoniques et, en particulier, augmente le taux de diffusion des éléments nutritifs vers les cellules, la diffusion turbulente étant quantitativement supérieure à la diffusion moléculaire ; si l'écoulement est turbulent, la diffusion sera  $10^3$  à  $10^5$  fois supérieure à un écoulement laminaire. Cet effet, dans un premier temps supposé important seulement pour des cellules phytoplanctoniques de grande taille (diamètre  $> 100 \mu\text{m}$  ; Lazier et Mann, 1989), est aujourd'hui considéré comme significatif même pour des cellules de plus petit diamètre ( $< 60 \mu\text{m}$  ; Karp-Boss *et al.*, 1996).

Cependant, la turbulence semble n'avoir aucun effet sur les taux d'absorption apparents des sels nutritifs par les cellules de *P. globosa*. Le calcul des taux d'absorption apparents ne tenant compte que du nombre de cellules isolées, aucun effet significatif de la turbulence sur les taux d'absorption apparents des différents sels nutritifs n'a été mis en évidence. La méthode utilisée pour mesurer les capacités d'absorption des sels nutritifs par les cellules de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence, basée sur une diminution des concentrations, ne permet pas de discriminer la part d'absorption liée aux différentes formes cellulaires présentes dans le milieu. En début de culture, seules sont présentes des cellules isolées, dont le spectre de taille (3 à  $5 \mu\text{m}$ ) est inférieur à l'échelle de Kolmogorov, quel que soit le niveau de turbulence appliqué. A cette échelle, le transport des éléments nutritifs vers les cellules est donc assuré par les phénomènes de diffusion moléculaire et en conséquence, l'augmentation de la turbulence ne peut être à l'origine d'une augmentation des taux de diffusion. C'est pourquoi aucune différence significative des taux d'absorption apparents de  $\text{NH}_4^+$  n'a été mesurée en début d'expérience au sein des différentes cultures turbulentes. Par la suite, les colonies qui apparaissent dans le milieu sont soumises à un environnement turbulent et l'augmentation de la turbulence, en diminuant l'épaisseur de la couche limite de diffusion entourant les colonies, peut entraîner une augmentation des taux de diffusion des sels nutritifs.

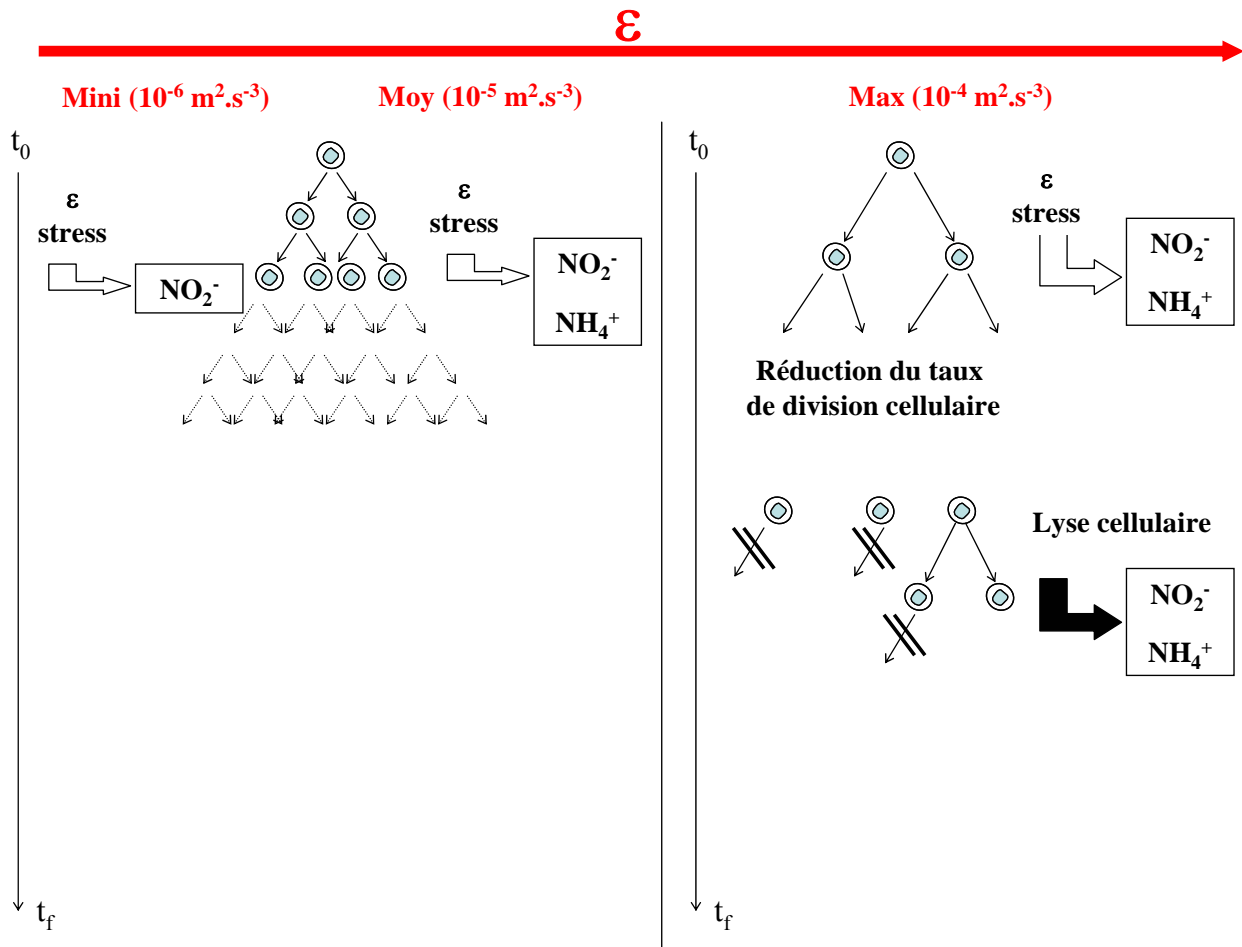
Par ce biais, la turbulence peut avoir des conséquences sur le développement de la phase coloniale de *P. globosa* (cf. section I.2.2). Cependant, sous des conditions de turbulence maximales, d'autres mécanismes entrent en jeu et sont à l'origine d'une diminution notable de la croissance des cellules isolées et des colonies. Plusieurs études montrent en effet que la turbulence peut affecter les organismes planctoniques de petite taille telles que les cellules de *P. globosa*, par le biais de mécanismes autres que l'absorption des sels nutritifs, telles que des modifications physiologiques (Peters *et al.*, 2000) ou comportementales (Dolan *et al.*, 2003).

### **I.3. EFFETS PHYSIQUES DIRECTS DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE SUR LA CROISSANCE DE *P. GLOBOSA***

Jusqu'à un certain seuil, situé entre le niveau moyen et le niveau maximum, la modification des conditions turbulentes semble avoir des conséquences sur le développement plus ou moins intense des différentes formes morphologiques de *P. globosa*. Cependant, il apparaît qu'au-dessus de ce seuil, d'autres mécanismes entrent en jeu pour limiter à la fois le développement des cellules isolées comme celui de la phase coloniale.

#### **I.3.1. Croissance des cellules isolées**

L'augmentation de l'intensité de turbulence entre le niveau moyen et le niveau maximal, entraîne parallèlement : (i) une diminution du taux de croissance et (ii) une augmentation du contenu en chlorophylle *a* des cellules isolées de *P. globosa*. Avant l'apparition des premières colonies dans le milieu, cette augmentation du stock cellulaire de chlorophylle *a* couplée à de faibles taux de croissance, laissent supposer une réduction du taux de division des cellules isolées soumises à des intensités de turbulence trop intenses. De telles observations ont été réalisées précédemment sur d'autres cellules phytoplanctoniques. En effet, des études expérimentales menées sur différentes espèces de flagellés suggèrent un effet inhibiteur de la turbulence sur le taux de division des cellules (Berdalet, 1992 ; Thomas *et al.*, 1995 ; Juhl et Latz, 2002). Des niveaux de turbulence élevés seraient à l'origine de perturbations physiques au niveau de l'assemblage des microtubules, lors de la division cellulaire, conduisant ainsi à une inhibition ou limitation du taux de division (Karentz, 1987 ; Berdalet, 1992). Un tel effet inhibiteur de la turbulence sur les processus de division cellulaire de *P. globosa* peut être à l'origine de la réduction des taux de croissance des cellules isolées observés sous des conditions de turbulence maximales (Figure II.38).



**Figure II.38 :** Hypothèse de fonctionnement. Taux de division et processus d'excrétion d'azote des cellules isolées de *P. globosa* sous différentes conditions de turbulence.  $t_0$ : début d'expérience ;  $t_f$ : fin d'expérience. La modification des conditions physiques du milieu est à l'origine d'un stress pour les cellules de *P. globosa* conduisant à des phénomènes d'excrétion (flèches blanches) de  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  (sauf turbulence minimum) plus marqués sous des conditions de turbulence élevées. Turbulence maximale : réduction du taux de division des cellules isolées, conduisant peu à peu à une lyse cellulaire responsable de l'augmentation des teneurs en  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  dans le milieu en fin de culture.\*

En début d'expérience, une augmentation des teneurs en  $\text{NO}_2^-$  est observée au cours des 48 premières heures au sein des cultures de *P. globosa*. Ce phénomène peut être lié à une lyse cellulaire ou à une excrétion active d'azote par les cellules en réponse à un stress (Sciandra et Amara, 1994). Or, au cours de cette phase le nombre de cellules isolées augmente régulièrement. Cette augmentation des teneurs en  $\text{NO}_2^-$  apparaît donc liée à une excrétion active de  $\text{NO}_2^-$  par les cellules de *P. globosa* en réponse à une modification des conditions turbulentes du milieu. Les cellules de *P. globosa* apparaissent donc sensibles à une modification brutale des conditions turbulentes. D'autre part ce phénomène d'excrétion est beaucoup plus marqué sous des conditions de turbulence maximale : le taux d'excrétion de  $\text{NO}_2^-$  y est 5 à 7 fois plus élevé dans les culture  $P_{\max}$  par rapport à ceux mesurés sous des conditions de turbulence plus faibles. Sous des conditions de forte turbulence, les cellules de *P. globosa* semblent subir un stress beaucoup plus important en début de culture que sous des conditions de turbulence plus faibles (cf. section I.4). De plus, sous

ces conditions, une nouvelle phase d'augmentation des teneurs en  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  est observée en fin de culture à partir du 8<sup>ième</sup> jour. Les quantités d'azote alors libérées sous forme de  $\text{NO}_2^-$  et de  $\text{NH}_4^+$  sont très importantes et augmentent régulièrement au cours du temps. Ce phénomène est illustré par l'augmentation continue des rapports N/P au sein des cultures  $P_{\text{max}}$ , jusqu'à des valeurs maximales de 58,2 en fin d'expérience. A l'opposé, sous des conditions de turbulence plus faibles, les rapports N/P diminuent au cours de la phase coloniale et atteignent des valeurs minimales de 0,1 et 0,03 dès la fin de cette phase. Le nombre de cellules et de colonies diminuant au cours de cette même période, cette nouvelle augmentation des concentrations en  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  serait davantage liée à des phénomènes de lyse cellulaire (Goldman et Dennett, 1985 ; Kirchman *et al.*, 1989). Il semble donc que les cellules de *P. globosa* exposées de manière prolongées à un environnement hautement turbulent subissent des dommages irréversibles entraînant une lyse cellulaire importante (Figure II.38). En revanche ces phénomènes n'ont pas été observés au sein des cultures soumises de manière prolongée à des conditions de turbulence plus faibles.

Lors d'une augmentation brutale et importante des conditions turbulentes, bien que les taux de division cellulaires soient réduits et qu'un temps de latence soit nécessaire aux cellules pour s'adapter à ce nouvel environnement physico-chimique, les cellules de *P. globosa* sont capables de se diviser (lentement) et de former quelques colonies. Cependant le maintien de ces conditions pendant plusieurs jours (> 6 jours) peut avoir des conséquences négatives irréversibles sur la croissance de cette espèce phytoplanctonique.

### I.3.2. Formation des colonies

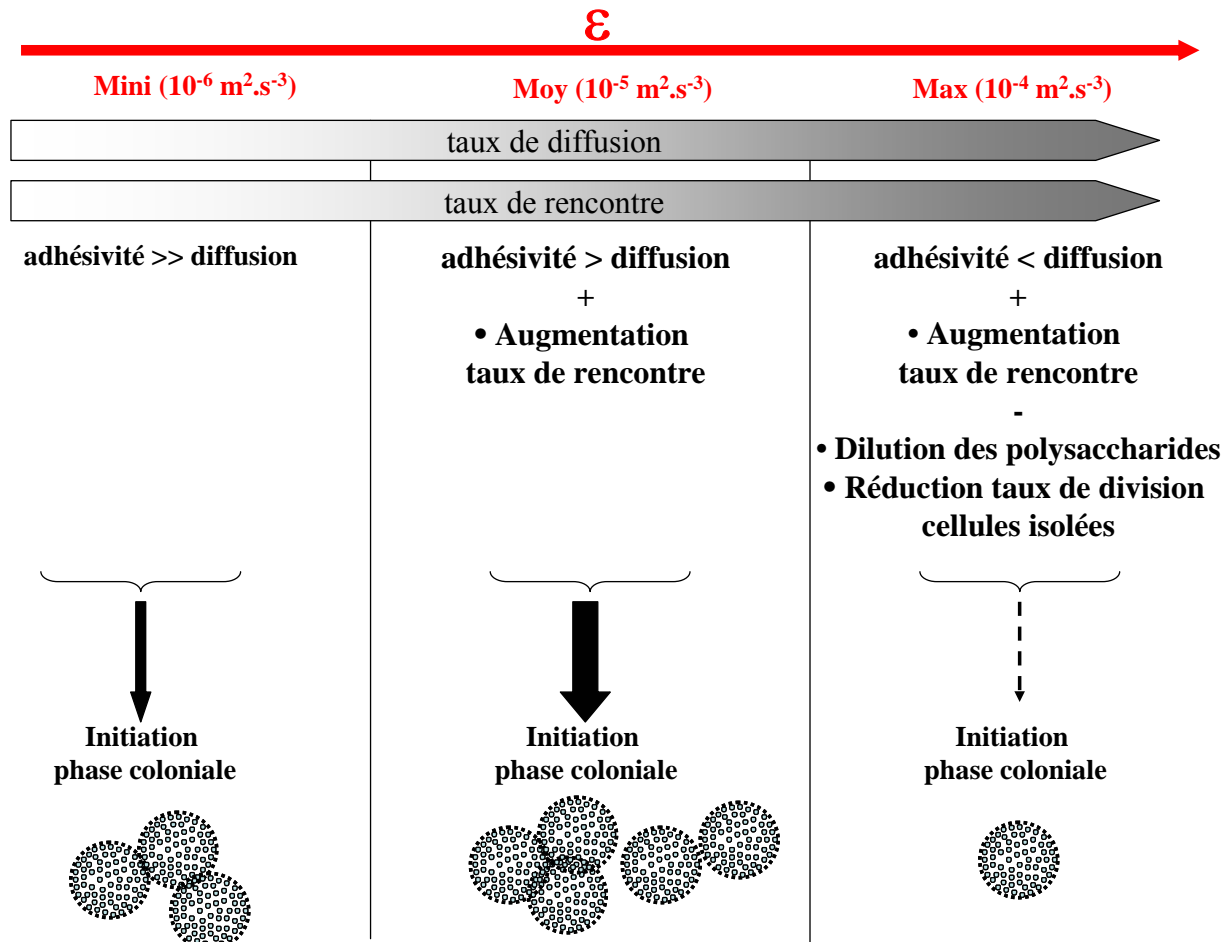
Des colonies globuleuses caractéristiques de l'espèce *P. globosa* se sont formées sous tous les niveaux de turbulence testés. Cependant, le développement de la phase coloniale apparaît fortement contrôlé par l'intensité de la turbulence à laquelle sont soumises les cellules de *P. globosa*. La turbulence est susceptible de jouer un rôle indirect sur le développement de la phase coloniale par le biais des processus d'acquisition des éléments nutritifs tels que le carbone et l'azote (cf. section I.1 et I.2). Cependant, les modifications des caractéristiques physiques du milieu engendrées par la turbulence peuvent aussi avoir des conséquences plus directes sur le développement de la phase coloniale et en particulier sur l'initiation de la formation des premières colonies dans le milieu.

*P. globosa* présente un cycle de vie polymorphique complexe au cours duquel plusieurs types cellulaires se succèdent (cf. partie II, chap. 1). D'après Peperzak (2002), la formation des colonies de *P. globosa* serait initiée par la fixation d'un macroflagellé sur un substrat solide biotique (cellules de diatomées dans le milieu naturel) ou abiotique (particules, parois de l'enceinte de



culture...) qui, une fois fixé, commencerait à sécréter des polysaccharides nécessaires à la formation de la matrice coloniale. L'augmentation de la turbulence a pour conséquence une augmentation des taux de rencontre entre les différentes particules en suspension dans le milieu (Kiorboe, 1997). En conséquence, elle a probablement favorisé la rencontre entre les cellules de *P. globosa* et les particules solides en suspension, et donc initiée la formation des colonies (Figure II.39). Cet effet direct de la turbulence peut être à l'origine du développement plus intense en terme de densité de la phase coloniale sous des conditions de turbulence modérées par rapport aux cultures soumises à des niveaux de turbulence plus faibles. Cependant, pour des niveaux de turbulence plus élevés, nos résultats indiquent que les forces de diffusion induites par de fortes intensités ont été plus importantes que les forces d'adhésivité. Ceci conduit à une réduction de l'initiation des colonies malgré une augmentation du taux de rencontre. D'autre part, à la différence des colonies mûres, les jeunes colonies ne possèdent pas encore de membranes rigides (Kornmann, 1955 ; Cariou *et al.*, 1994) et sous des conditions de turbulence trop élevées, l'augmentation des flux diffusifs peut être à l'origine d'une dilution des polysaccharides sécrétés par les premières cellules coloniales avant qu'une membrane rigide protégeant la future colonie ne soit formée. Le faible développement de la phase coloniale, observé en  $P_{\max}$  en terme de nombre de colonies résulte donc de ces différents phénomènes physiques engendrés par la turbulence.

Des travaux antérieurs menés sur *P. globosa* laissent supposer que des conditions de turbulence élevées pourraient aussi inverser la transition macroflagellés-colonies (Kornmann, 1955 ; Cariou *et al.*, 1994 ; Peperzak *et al.*, 2000c). Dans cette étude, quelques cellules flagellées ont été observées pendant la phase coloniale, uniquement au sein des cultures soumises à des conditions de turbulence modérées, mais le faible nombre d'observations réalisées ne permet pas de confirmer cette hypothèse. De plus, des cellules flagellées ont pu également être observées sur les images (MEB) réalisées au début de nos expériences. Or, l'ensemencement des différentes cultures expérimentales est réalisé par filtration d'un volume donné de culture mère de *P. globosa* sur une soie de 5  $\mu\text{m}$ . Lors de cette filtration, la destruction des colonies peut être à l'origine de la libération de ces cellules flagellées observées en début de culture.



**Figure II.39 :** Hypothèse de fonctionnement. Modifications de l'environnement physique des cellules de *P. globosa* et initiation de la phase coloniale sous différentes conditions de turbulence. La turbulence augmente les taux de diffusion et de rencontre entre particules solides et cellules. Entre un niveau de turbulence faible et moyen, l'augmentation du taux de rencontre favorise la formation de colonies. Entre un niveau moyen et fort, l'augmentation du taux de diffusion (i) limitant l'adhésion des cellules sur les particules solides, (ii) à l'origine d'une dilution des polysaccharides sécrétés, ainsi que de la réduction du taux de division des cellules isolées limitent l'initiation de la formation des colonies malgré l'augmentation du taux de rencontre.

#### I.4. TURBULENCE A PETITE ECHELLE ET RELARGAGE D'AZOTE PAR LES CELLULES DE *P. GLOBOSA*

Les phénomènes d'excrétion de  $\text{NO}_2^-$  sont généralement observés lors de l'utilisation de  $\text{NO}_3^-$  par les cellules phytoplanctoniques, lorsqu'il existe un découplage entre le transport et l'assimilation de  $\text{NO}_3^-$  (Raimbault, 1986 ; Sciandra et Amara, 1994). L'assimilation de  $\text{NO}_3^-$  se déroule en deux étapes :

- (i) une première réaction catalysée par l'enzyme nitrate réductase :  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$
- (ii) une seconde réaction catalysée par l'enzyme nitrite réductase :  $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+$

Lorsque l'activité nitrate réductase est plus importante que l'activité nitrite réductase, le  $\text{NO}_2^-$  accumulé au niveau cellulaire est alors excrété (Sciandra et Amara, 1994). D'autre part certaines

espèces de diatomée seraient capables de relarguer  $\text{NO}_2^-$  mais aussi  $\text{NH}_4^+$ , réduit à partir de  $\text{NO}_3^-$  (Lomas et Glibert, 2000). Au sein des cultures de *P. globosa*, les premières heures de culture sont caractérisées par une augmentation des teneurs en azote (NID). Cependant, dans cette étude, l'augmentation des concentrations en  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  observée en début de culture, ne correspond pas à une phase d'utilisation active de  $\text{NO}_3^-$ . D'autres mécanismes seraient responsables de ce phénomène.

Au cours des premiers jours de culture, les taux de relargage de  $\text{NO}_2^-$  par les cellules de *P. globosa* sont plus élevés au sein des cultures  $P_{\text{max}}$  et une augmentation importante des teneurs en  $\text{NH}_4^+$  n'est observée que sous des conditions de turbulence élevées (cultures  $P_{\text{moy}}$  et  $P_{\text{max}}$ ). Les cultures mères utilisées pour ensemercer les cultures expérimentales sont maintenues au laboratoire sous de faibles conditions d'agitation. La modification brutale des conditions physiques du milieu lors de l'ensemencement peut être à l'origine d'un stress et conduire à une excrétion de  $\text{NO}_2^-$  et de  $\text{NH}_4^+$  en réponse à cette modification du milieu. A petite échelle, la turbulence est caractérisée par les phénomènes d'intermittence, générateurs d'inhomogénéité. Au sein des cultures mères, les cellules sont adaptées à un environnement faiblement inhomogène et l'augmentation brutale du degré d'inhomogénéité lors de l'ensemencement peut constituer un stress pour les cellules, conduisant à un relargage d'azote dans le milieu en début de culture. Le passé turbulent des cellules phytoplanctoniques peut ainsi jouer un rôle sur les processus étudiés et ces résultats soulignent la nécessité de prendre en compte ce paramètre.

*P. globosa* apparaît donc sensible aux modifications brutales de son environnement physico-chimique. Cependant, malgré ce stress les cellules sont capables de s'adapter à ces nouvelles conditions de culture, dès lors que le  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$  libérés dans le milieu sont à nouveau absorbés. De tels phénomènes d'absorption de  $\text{NO}_2^-$ , après une phase d'excrétion ou de relargage, sont répandus chez les microalgues (Olson *et al.*, 1980 ; Collos, 1982 ; Raimbault, 1986).

Les résultats obtenus dans cette étude ont permis d'identifier un effet différentiel de la turbulence sur différents processus impliqués à l'échelle de la cellule phytoplanctonique et de déterminer leurs conséquences sur la croissance et le cycle de vie de *P. globosa*. Ces processus à petite échelle peuvent jouer un rôle à plus grande échelle et en particulier sur les successions phytoplanctoniques saisonnières.

## II. IMPLICATIONS ECOLOGIQUES : SUCCESSIONS *P. GLOBOSA* - DIATOMEES

### II.1. EFFET DIFFERENTIEL DE LA TURBULENCE A PETITE ECHELLE

En Manche Orientale, le bloom printanier de *P. globosa* disparaît brutalement à la fin du printemps et laisse place à une seconde efflorescence de diatomées dont l'espèce la plus représentative est *G. striata*. Une compétitivité différentielle de ces deux taxa vis-à-vis de la lumière et des sels nutritifs, peut en partie expliquer cette succession (Matrai *et al.*, 1995 ; Peperzak *et al.*, 1998 ; Meyer *et al.*, 2000). Cependant les résultats obtenus dans cette étude ainsi que les travaux antérieurs menés en laboratoire sur les diatomées, permettent de mettre en évidence le rôle potentiel de la turbulence à petite échelle sur cette succession phytoplanctonique saisonnière.

En effet de nombreuses études menées en laboratoire montrent un effet positif de la turbulence sur la croissance des diatomées, en particulier de grande taille, *via* une augmentation des taux d'absorption des sels nutritifs (Estrada *et al.*, 1998 ; Arin *et al.*, 2002, Alcaraz *et al.*, 2002 ; Delaney et Knoechel, 2004 ; Metcalfe *et al.*, 2004). Les cellules de grande taille sont soumises en permanence aux tourbillons turbulents. Ces résultats expérimentaux sont en accord avec la théorie de Margaleff (« Margaleff's Mandala », 1978) qui associe le développement des diatomées aux zones fortement turbulentes et riches en sels nutritifs.

A l'opposé, les résultats obtenus dans cette étude mettent en évidence un effet non linéaire de la turbulence à petite échelle sur le développement de *P. globosa*, caractérisé par l'existence d'un seuil de turbulence, entre le niveau moyen et maximal.

➤ Au-dessus du seuil  $\varepsilon = 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ , la turbulence est à l'origine (i) d'une réduction importante du taux de division des cellules isolées et (ii) d'une limitation du développement de la phase coloniale. Des intensités de turbulence maximales telles que celles rencontrées en Manche Orientale lors du maximum de courant de marée, peuvent donc favoriser le développement des diatomées sur celui de *P. globosa*, si la quantité de  $\text{NH}_4^+$  disponible n'est pas limitante. En revanche si les cellules retrouvent leurs capacités à se diviser lors du retour de conditions plus calmes, l'accumulation de chlorophylle *a* au sein des cellules isolées, réalisée sous des conditions de turbulence maximales, peut favoriser le développement de *P. globosa*. Enfin, une exposition prolongée des cellules de *P. globosa* à de telles intensités de turbulence, par exemple lors d'une tempête, peut avoir des effets négatifs irréversibles sur la croissance des cellules et le développement de la phase coloniale. Des conditions de turbulence élevées apparaissent donc comme un facteur susceptible de limiter le développement de *P. globosa* dans les eaux côtières de la Manche Orientale et de favoriser en revanche celui des diatomées.

➤ Au-dessous du seuil  $\varepsilon = 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ , la turbulence exercerait un contrôle quantitatif et qualitatif sur le développement du bloom colonial de *P. globosa*. A l'échelle de la cellule ce contrôle s'exercerait principalement par l'intermédiaire de deux processus : (i) l'activité photosynthétique des cellules et (ii) l'utilisation différentielle des formes azotées.

- La limitation rapide de la croissance par le  $\text{C}_i$  serait à l'origine (i) d'une limitation du développement de la phase coloniale en terme de durée et de densité et (ii) de la formation de colonies de grandes tailles, riches en mucus et pauvres en cellules. L'augmentation de la turbulence jusqu'à un niveau modéré, en retardant l'effet potentiellement limitant du  $\text{C}_i$  sur la croissance, aurait pour conséquence une intensification du bloom colonial de *P. globosa* (en terme de durée et de densité) et la formation de colonies de plus petite taille riches en cellules.

- La limitation des flux diffusifs des différentes formes azotées vers les cellules coloniales apparaît comme un mécanisme favorisant le développement intense des cellules isolées de *P. globosa* qui utilisent alors de manière préférentielle  $\text{NO}_3^-$ , mais limitant en revanche celui de la phase coloniale dont le développement apparaît soutenu par l'utilisation de  $\text{NH}_4^+$ . Sous des conditions de turbulence modérées, une augmentation des flux diffusifs et l'utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$  au cours de la phase coloniale semblent au contraire favoriser le développement intense de la forme coloniale de *P. globosa*.

A l'échelle de la cellule, la turbulence est capable d'exercer un contrôle sur ces deux processus cellulaires et les conséquences de ces phénomènes sur le développement de la phase coloniale sont similaires. Les résultats obtenus au cours de cette étude ne permettent pas de discriminer la contribution de chaque processus sur le développement plus ou moins intense de la phase coloniale observé sous des conditions de turbulence faible ou modérée. Cependant, suivant le niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules de *P. globosa*, ce développement différentiel de la phase coloniale peut avoir des conséquences sur la croissance des autres microalgues présentes dans le milieu et en particulier sur celle des diatomées.

## II.2. TURBULENCE, pH ET $\text{CO}_2$

Comme nos expériences l'ont montré, sous des conditions de turbulence faible et modérée, les cellules de *P. globosa* seraient capables de séquestrer le  $\text{C}_i$  du milieu en augmentant le pH intracoloniaux grâce à l'activation de l'enzyme carbonique anhydrase. Ce phénomène est à l'origine :

- (i) d'une augmentation du pH du milieu externe : des valeurs élevées de pH ont été relevées dans des cultures et dans le milieu naturel au cours du développement de la phase coloniale de *P. globosa* (cf. Tableau II.13) ;

- (ii) d'une diminution importante des concentrations en CO<sub>2</sub> du milieu : au cours du bloom colonial de *P. globosa*, les concentrations en CO<sub>2</sub> peuvent chuter de 30% dans le milieu (Peperzak, 2002).

Cependant, de nombreuses études rapportent l'effet négatif de fortes valeurs de pH sur le taux de croissance des diatomées (Hinga, 1992 ; Riebesell *et al.*, 1993 ; Chen et Durbin, 1994 ; Peperzak, 2002). Le pH de croissance optimale des diatomées serait de 8,1 et des valeurs de pH supérieures à 8,6 auraient pour conséquence une diminution significative des taux de croissance (Hinga, 1992). De plus, l'augmentation du pH du milieu, liée à la libération d'ions OH<sup>-</sup>, est à l'origine d'une modification de l'équilibre des carbonates et contribue donc à la diminution des concentrations en CO<sub>2</sub>. Les diatomées et les autres espèces phytoplanctoniques co-occurentes de *P. globosa* dans le milieu qui ne peuvent compenser ce déficit en CO<sub>2</sub> en utilisant le HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, verront leur taux de croissance diminuer sous l'effet d'une limitation par le Ci (Hinga, 1992).

Ainsi, l'augmentation du pH et la diminution des concentrations en CO<sub>2</sub> liés au développement de la phase coloniale de *P. globosa*, peuvent potentiellement donner un avantage compétitif à cette espèce face aux diatomées. En revanche, sous des conditions de turbulence plus élevées, cet effet négatif du développement de *P. globosa* sur la croissance des diatomées n'existe plus pouvant cette fois-ci conférer un avantage compétitif aux diatomées.

### II.3. TURBULENCE ET UTILISATION DES DIFFERENTES FORMES AZOTEES

L'ammonium constitue la forme d'azote inorganique principale utilisée par les diatomées. En revanche, nos résultats montrent que les cellules de *P. globosa* sont capables d'utiliser les deux formes d'azote inorganiques principales, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, quel que soit le niveau de turbulence. Ceci constitue un avantage pour cette espèce lorsque les teneurs de l'une ou l'autre des deux formes deviennent limitantes dans le milieu. D'autre part, la morphologie de *P. globosa* est fortement influencée par la disponibilité des sels nutritifs et en particulier des formes azotées. Les cellules flagellées de *P. globosa* seraient, de par leur petite taille, de meilleurs compétiteurs sous des conditions limitantes en sels nutritifs que les cellules coloniales (Ploug *et al.*, 1999b). La succession entre colonies et cellules libres confère donc un avantage adaptatif à *P. globosa* sous des conditions limitantes en sels nutritifs. De plus, la capacité des cellules coloniales de *P. globosa* à synthétiser des protéines à l'obscurité, grâce au surplus d'énergie dérivant du carbone intra- et extracellulaire accumulé pendant le jour au sein de la matrice coloniale (Lancelot et Mathot, 1985), lui confère un avantage par rapport aux autres espèces qui ne possèdent pas cette capacité (Lancelot et Rousseau, 1994). Cependant, l'efficacité des cellules de diatomées à tirer avantage de l'augmentation des flux diffusifs de sels nutritifs et de leurs apports intermittents lors d'une augmentation de la turbulence

dans le milieu, leur permettrait de dominer la communauté phytoplanctonique en particulier à la fin de l'efflorescence printanière de *P. globosa*.

➤ Sous des conditions de faible turbulence et non limitantes en  $\text{NH}_4^+$ , le développement de la phase coloniale de *P. globosa* apparaît soutenue principalement par l'utilisation de  $\text{NH}_4^+$ . Dans ce contexte, les diatomées et les cellules de *P. globosa* se trouvent donc en compétition vis-à-vis de la ressource azotée. Cependant, les faibles conditions de turbulence ne favoriseraient pas le développement des diatomées et l'absorption de  $\text{NH}_4^+$  par ces cellules serait alors réduite. D'autre part, lorsque les concentrations en  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$  chutent au sein du milieu, les cellules isolées de *P. globosa*, libérées de la matrice coloniale sous ces conditions sont alors capables d'utiliser  $\text{NO}_3^-$  et de se multiplier activement.

➤ Sous des conditions de turbulence plus élevées, le développement de la phase coloniale est soutenu par l'utilisation principale de  $\text{NO}_3^-$ . Dans ce contexte *P. globosa* et les diatomées ne se trouvent pas en compétition vis-à-vis de la ressource azotée. De plus sous ces conditions, les cellules de diatomées seraient capables de tirer avantage efficacement en terme de croissance de l'augmentation des flux diffusifs de sels nutritifs et de leur apport intermittent liés à l'augmentation de la turbulence dans le milieu.

#### II.4. ROLE DE LA TURBULENCE SUR LES SUCCESSIONS PHYTOPLANCTONIQUES SAISONNIERES

Les résultats de cette étude confrontés à ceux de la littérature laissent supposer un effet différentiel de la turbulence à petite échelle sur les deux taxa caractéristiques de la Manche Orientale, *Phaeocystis* et diatomées. Des niveaux de turbulence élevés apparaissent favorables au développement des diatomées, alors que la croissance de *P. globosa* semble limitée sous ces mêmes conditions. Bien que les niveaux de turbulence utilisés dans cette étude soient réalistes par rapport aux conditions rencontrées en Manche Orientale, ces différentes expériences ont été réalisées sous des conditions de turbulence constantes. Or, dans le milieu naturel les niveaux de turbulence expérimentés par les cellules phytoplanctoniques varient au cours d'un cycle de marée et il est donc difficile de généraliser les résultats obtenus sous des conditions de turbulence constantes à la réalité du milieu.

Cependant, ces résultats expérimentaux sont en accord avec des observations réalisées dans les eaux côtières de la Manche Orientale entre 1995 et 2000 (Seuront et Souissi, 2002). Dans cette étude les auteurs ont montré l'existence d'une corrélation négative entre l'indice de NAO<sup>30</sup> et

---

<sup>30</sup> NAO : North Atlantic Oscillation.

l'abondance de *P. globosa* sur cette zone. De faibles et virtuellement négatifs indices de NAO impliquent une diminution de l'intensité des vents dominants (SW et NE) et en conséquence du niveau de turbulence auquel sont soumises les cellules phytoplanctoniques. Ces conditions physiques, couplées à une diminution des apports en sels nutritifs (e.g. réduction du niveau de précipitation et donc des apports fluviaux sur la zone) seraient favorables au développement de *P. globosa*. En revanche, en Manche Orientale l'abondance des diatomées apparaît corrélée positivement avec l'indice de NAO (Irigoien *et al.*, 2000). Le développement des diatomées est alors favorisé par des conditions de turbulence et des teneurs élevées en sels nutritifs élevées (Margalef, 1978, 1997).

Bien qu'il soit difficile de généraliser les résultats obtenus en milieu contrôlé au milieu naturel, nos résultats en accord avec ces observations réalisées *in situ* mettent en évidence le rôle direct et indirect que peuvent jouer les conditions hydrodynamiques et en particulier la turbulence à petite échelle, sur la succession *P. globosa* / diatomées et l'ampleur du bloom printanier de *P. globosa*. En particulier, la fréquence plus élevée de forts niveaux de turbulence ( $\varepsilon > 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ) en Manche Orientale, par rapport à d'autres zones où se produit chaque année une importante efflorescence de *P. globosa* (Mer du Nord), peut en partie expliquer les différences d'ampleur du bloom observées.

### III. ASPECTS METHODOLOGIQUES

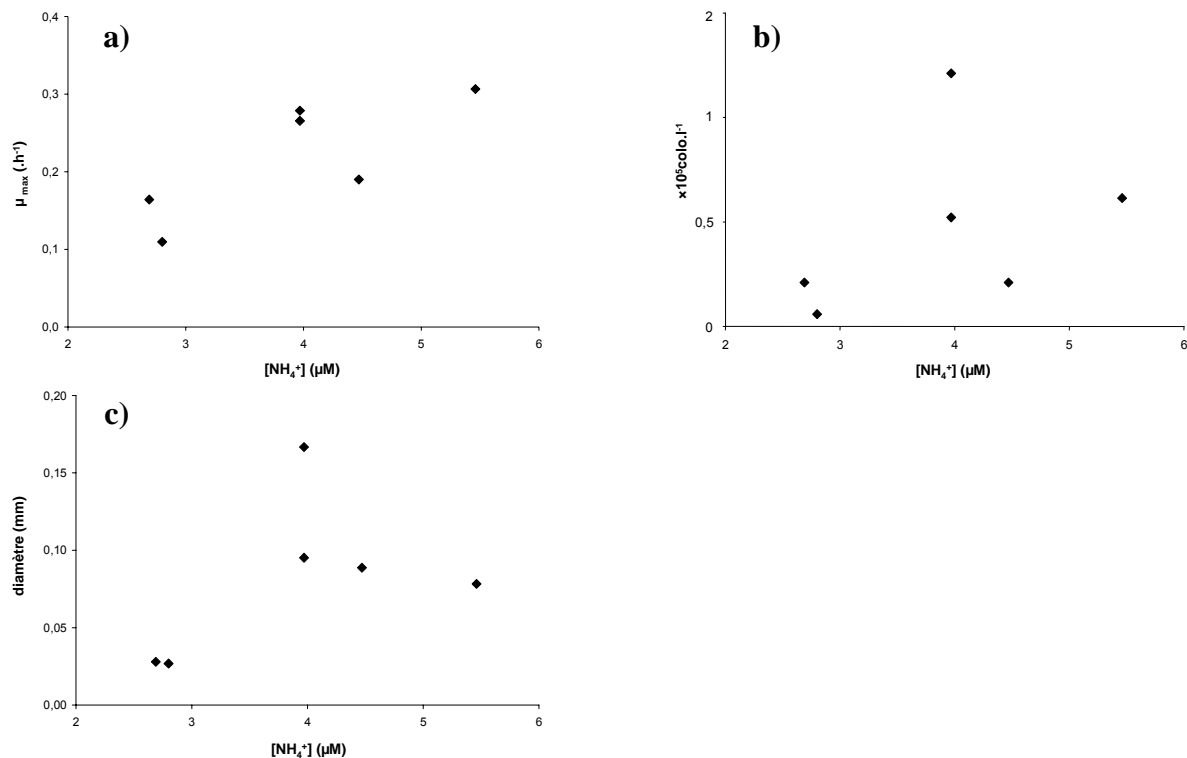
#### III.1. ROLE DES CONDITIONS INITIALES

Des études expérimentales précédentes montrent que les effets de la turbulence sur le phytoplancton sont dépendants des conditions initiales et plus particulièrement des concentrations initiales en sels nutritifs (Petersen *et al.*, 1998 ; Arin *et al.*, 2002).

Au cours des différentes expériences sur *P. globosa* présentées dans cette étude, les concentrations initiales en  $\text{NH}_4^+$  ne sont pas constantes entre les différentes expériences de turbulence. Les trois niveaux de turbulence ayant été testés l'un après l'autre, l'eau de mer utilisée pour les milieux de culture a évolué au cours du temps conduisant à une variation des concentrations en ammonium (de 2,7 et 5,5  $\mu\text{M}$ ). Cependant, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre les concentrations initiales en  $\text{NH}_4^+$  et les différents paramètres décrits précédemment dans cette étude, tels que le taux de croissance des cellules isolées, le nombre et la taille des colonies (test de significativité du  $r$  de Pearson ; Figure II.40). Ainsi les différences observées entre les différentes expériences de turbulence décrites précédemment ne sont pas liées



aux différentes conditions initiales en ammonium, mais aux conditions de turbulence expérimentées par les cellules de *P. globosa*.



**Figure II.40 :** Relation entre les concentrations initiales en ammonium ( $[NH_4^+]$  ;  $\mu M$ ) et les différents paramètres de croissance de *P. globosa* mesurés au sein des différentes cultures expérimentales ; **a)** taux de croissance maximum, ( $\mu_{max}$  ;  $h^{-1}$ ), **b)** nombre maximum de colonies formées ( $\times 10^5 \text{ colo. l}^{-1}$ ) et **c)** diamètre maximum des colonies (mm).

### III.2. GENERATION DE TURBULENCE EN MICROCOSME

Dans le milieu naturel, la turbulence est un phénomène physique complexe. En conséquence, recréer de la turbulence océanique totalement réaliste en laboratoire n'est pas un objectif réalisable (Sullivan et Swift, 2003). Cependant, il est possible de générer au laboratoire des champs turbulents présentant les caractéristiques majeures de la turbulence océanique.

Parmi les différents dispositifs existant, le cylindre de Couette est une méthode largement utilisée pour générer de la turbulence à petite échelle en laboratoire (Sullivan et Swift, 2003). Néanmoins, le manque d'intermittence temporelle et spatiale caractéristiques de la turbulence à petite échelle océanique au sein de ces dispositifs rend difficilement extrapolables les résultats obtenus dans un tel système au milieu naturel (Peters et Redondo, 1997 ; Sullivan et Swift, 2003). En revanche les dispositifs de grilles oscillantes, comme celui utilisé dans cette étude, permettent de reproduire les principales caractéristiques de la turbulence à petite échelle naturelle que sont : (i) la tridimensionnalité, (ii) l'isotropie et (ii) l'intermittence spatio-temporelle (Webster *et al.*, 2004). Cependant, les méthodes de grilles oscillantes présentent l'inconvénient majeur de placer un objet

solide oscillant dans le milieu expérimental, en contact direct avec les organismes étudiés. Cet effet physique indésirable de la grille a pu jouer un rôle sur les résultats obtenus au cours de cette étude et en particulier sur les organismes de grande taille tels que les colonies de *P. globosa*.

Néanmoins, le dispositif du Phytoturbularium utilisé dans cette étude nous a permis :

- (i) de générer une turbulence à petite échelle isotropique, tridimensionnelle et intermittente
- (ii) de tester différentes intensités de turbulence réalistes par rapport à celles rencontrées couramment en Manche Orientale
- (iii) de contrôler les autres paramètres (tels que la température et la lumière) pouvant influencer sur la physiologie et la croissance des cellules phytoplanctoniques.

Bien qu'il soit difficile de généraliser les résultats obtenus en laboratoire à la réalité du milieu, cette étude expérimentale a permis de mettre en évidence une réponse différentielle d'une espèce clef de l'écosystème Manche Orientale face à différents niveaux de turbulence et d'appréhender le rôle potentiel que ce phénomène physique peut jouer sur la succession *P. globosa* / diatomées dans le milieu.

### **III.3. « TEMOINS » NON TURBULENTS ?**

Le protocole expérimental utilisé dans cette étude a été conditionné par la volonté de reproduire au laboratoire différentes conditions physiques (conditions turbulentes) représentatives de celles rencontrées en Manche Orientale et de les tester sur deux espèces cibles, afin d'appréhender le rôle de la turbulence à petite échelle sur la succession *P. globosa* / diatomées. Lors de la mise en place de ce protocole, et en particulier du choix des niveaux de turbulence, s'est posée la question de la nécessité et de la représentativité des cultures « témoins non turbulents ».

Au sein du milieu naturel, les cellules phytoplanctoniques sont soumises en permanence aux phénomènes de turbulence et des conditions strictement « non turbulentes » ont peu de représentativité par rapport aux conditions naturelles. Il apparaît donc difficile de généraliser les résultats obtenus en laboratoire sous ces conditions de culture à la réalité du milieu. Si ces mesures ont peu de significativité au niveau écologique, elles peuvent cependant apporter de nouvelles informations nécessaires à la compréhension des mécanismes d'interaction à petite échelle entre la turbulence et divers processus biologiques des cellules phytoplanctoniques. Cependant, ces cultures non turbulentes ne peuvent être considérées comme des cultures témoins au sens strict du terme, par rapport aux cultures turbulentes. Dans ce cadre, des expériences complémentaires ont été menées sur des cultures de *P. globosa* au sein desquelles aucune turbulence n'était générée (c.f. article

soumis en annexe). Le suivi des paramètres de croissance et de l'utilisation des sels nutritifs au sein de ces cultures témoins a permis :

- (i) d'étudier la croissance de *P. globosa* sous des conditions extrêmes par rapport à la réalité du milieu naturel que sont des conditions non turbulentes ;
- (ii) de tester des conditions de culture supplémentaires sur cette espèce phytoplanctonique particulière.

Dans le cadre d'une étude portant sur le rôle potentiel de la turbulence à petite échelle sur les successions phytoplanctoniques saisonnières et à la vue de ces considérations, il est apparu plus pertinent de tester les mêmes conditions de culture (niveaux de turbulence), représentatives du milieu naturel, sur une espèce clef de la communauté phytoplanctonique printanière de la Manche Orientale.

---

## **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**

---



La Manche Orientale, zone côtière très productive et fortement exploitée (pêcheries, pêche à pied) se caractérise par un régime hydrodynamique intense, lié à l'existence de très forts courants de marée et comme nous l'avons vu, par des contrastes hydrologiques (gradient thermo-halin, concentrations en sels nutritifs) et biologiques (floraison phytoplanctonique) très marqués. Ces contrastes s'expriment à méso-échelle et concernent plus particulièrement, les gradients Nord/Sud et Wimereux/Baie de Somme, et le gradient côte/large dans chacun de ces sites.

Tous ces caractères font de la Manche Orientale un écosystème de grand intérêt scientifique pour l'étude de processus physiques, chimiques et biologiques, et de leurs interactions

L'étude de la dynamique spatio-temporelle de *P. globosa* en Manche Orientale ainsi que les expériences menées en laboratoire ont permis d'aborder et de répondre aux trois objectifs majeurs exposés au début de ce travail. Certains des résultats acquis dans ce travail possèdent par ailleurs un caractère novateur concernant:

- (i) une approche synoptique de l'écosystème Manche Orientale à différentes échelles spatiales prenant en compte les paramètres physiques, chimiques et biologiques de l'environnement ainsi que leurs implications potentielles dans la variabilité spatio-temporelle des assemblages phytoplanctoniques,
- (ii) une étude de processus à échelle plus fine permettant d'étudier la réponse des assemblages phytoplanctoniques naturels aux apports intermittents en azote et de l'intégrer dans une approche couplant physique (passé turbulent) et biologie (structure des communautés).
- (iii) ce type d'approche a été développé *in situ* et au laboratoire (conditions contrôlées) et dans ce contexte, a été mis en évidence l'impact de différents niveaux de turbulence passé et présent sur la morphologie, le cycle de vie et la physiologie de *Phaeocystis globosa*.

Le travail présenté ici et développé autour du facteur "turbulence" représente une thématique scientifique de grand intérêt pour expliquer le déterminisme de la succession des blooms phytoplanctoniques (en particulier la succession *P. globosa*/diatomées) en Manche Orientale.

Il a par ailleurs permis de répondre à certaines questions centrales concernant la dynamique des populations phytoplanctoniques naturelles et leurs réponses physiologiques à la variabilité de leur environnement physique.

## **I- Quelle est la réponse des communautés phytoplanctoniques naturelles de la Manche Orientale aux apports sporadiques en azote ?**

La caractérisation spatio-temporelle des communautés phytoplanctoniques a permis de mettre en évidence un certain nombre de particularités propres :

- au site d'étude
- à l'année d'étude et
- aux paramètres physiques, chimiques et biologiques considérés.

Les conditions climatiques particulières de l'année 2003 ont en effet joué un rôle important sur la typologie du bloom phytoplanctonique en Manche Orientale. Ce dernier a ainsi été caractérisé par :

- (i) le développement d'un bloom précoce (mars) par rapport aux conditions habituelles d'apparition sur cette zone,
- (ii) la présence dès le mois d'avril d'un assemblage caractéristique d'une période correspondant
- (iii) la présence d'espèces atypiques (*e.g. A. glacialis*).

Ces résultats confirment le rôle que peuvent jouer les conditions climatiques sur la forte variabilité interannuelle déjà observée sur ce site (Breton, 2000 ; Brunet *et al.*, 1992 ; Boulart, 2004).

Par ailleurs, cette étude menée sur deux sites très contrastés de la Manche Orientale a souligné le lien étroit qui existe d'un point de vue spatial comme temporel entre la structure des assemblages phytoplanctoniques et les conditions nutritives du milieu :

- d'un point de vue spatial, il est apparu que plusieurs phénomènes tant physiques (turbulence), atmosphériques (pluies) que biologiques (excrétions) pouvaient être à l'origine d'une distribution hétérogène à petite échelle de cette ressource nutritive, et expliquer les différentes relations observées entre la qualité/quantité des apports en sels nutritifs, leur absorption par les cellules phytoplanctoniques et la turbulence. L'étude écophysiological menée au cours du printemps 2003 a ainsi montré une forte variabilité spatio-temporelle de la réponse des communautés phytoplanctoniques à des apports sporadiques en azote. Les différents assemblages se succédant au cours du printemps sur la zone d'étude ont d'ailleurs montré des capacités différentes face à ces apports intermittents.

- d'un point de vue temporel, 3 assemblages phytoplanctoniques différents ont pu être identifiés et quantifiés (abondance, biomasse, spectre de taille) au cours de la période d'étude :

- un assemblage caractéristique du milieu/fin de bloom de *P. globosa* adapté à des apports sporadiques en azote et plus particulièrement en  $\text{NH}_4^+$ . L'abondance des ciliés au cours de cette période traduit le développement intense d'une boucle microbienne. Les nombreuses interactions trophiques existant au sein de telles structures sont probablement à l'origine d'une libération massive d'azote inorganique, créant des microzones fortement concentrées en  $\text{NH}_4^+$ . Ces dernières sont ainsi disponibles pour les organismes autotrophes (ciliés, diatomées de grande taille) susceptibles d'utiliser rapidement ce type d'apport, leur conférant un avantage compétitif vis-à-vis de la ressource azotée en particulier face aux cellules isolées de *P. globosa* abondantes au cours de cette période.
- un assemblage printanier (mai) caractérisé par des diatomées de taille intermédiaire (*e.g.* *D. fragilissimus*) et de grande taille (*e.g.* *R. imbricata*). La limitation potentielle de la croissance phytoplanctonique par la silice est à l'origine de modifications physiologiques et biochimiques importantes chez les diatomées dominantes à cette période, induisant une réduction de la structure de taille des assemblages phytoplanctoniques. Ceci se répercute sur les paramètres physiologiques mesurés puisqu'une faible réponse est observée en terme de surge uptake et semble liée aux conditions physiologiques des cellules avant leur échantillonnage.
- un assemblage estival (juillet) dans lequel les diatomées de grande taille dominent sur l'ensemble de la zone et montrent une excellente capacité à utiliser des apports sporadiques de  $\text{NH}_4^+$  et de  $\text{NO}_3^-$ . Les conditions nutritives différentes (concentrations en sels nutritifs) observées à cette période entre les deux sites échantillonnés ont un impact non négligeable sur la variabilité spatiale des surge uptake.

L'étude spatio-temporelle des phénomènes de surge uptake a ainsi permis d'émettre certaines hypothèses quant à la capacité des différents assemblages en présence à répondre à des apports intermittents en azote. En particulier, il semblerait que les diatomées de grande taille soient capables de répondre efficacement à des pulses d'azote inorganique. Cette capacité leur conférerait un avantage compétitif sous des conditions limitantes, mais elle semble toutefois dépendre de la taille et de la morphologie cellulaire. A ce titre, la morphologie particulière des diatomées pennées de grande taille (rapport surface/volume élevé) représente un avantage par rapport aux petites cellules sphériques (Grover, 1989). Cependant, étant donné la variété des spectres de taille et des taxa considérés dans un échantillon représentatif des populations naturelles, attribuer nos résultats de surge uptake à une espèce ou à un groupe phytoplanctonique donné apparaît particulièrement délicat et nécessiterait le développement d'expériences monospécifiques très ciblées.



Quoiqu'il en soit, les conditions physiologiques des cellules semblent jouer un rôle important sur ces phénomènes d'absorption. Plus particulièrement, les résultats obtenus dans cette étude mettent en évidence le rôle de la turbulence à petite échelle sur les phénomènes de surge uptake. En effet, il semblerait que le niveau de turbulence expérimenté par les cellules phytoplanctoniques conditionne leur capacité à répondre aux apports intermittents en azote. Cependant, la relation entre passé turbulent et taux d'absorption apparents est complexe et dépend à la fois de la forme d'azote considérée et de la concentration ajoutée.

Cette première partie de notre travail a montré que l'environnement physique est indissociable de l'environnement biologique. En effet, la structure des communautés phytoplanctoniques, leur variabilité spatio-temporelle, et leur activité physiologique dépendent des paramètres hydrologiques du milieu, eux-mêmes régulés par des paramètres physiques s'exprimant à grande échelle (turbulence, climat). Cette variabilité environnementale est difficile à appréhender en milieu naturel. C'est pourquoi, afin de confirmer les hypothèses émises quant au rôle de la turbulence sur le phytoplancton, une étude en laboratoire a été initiée dans la seconde partie de ce travail.

## **II – Quel est le rôle de la turbulence à petite échelle sur la croissance et le cycle de vie de *P. globosa* ?**

L'étude réalisée au laboratoire a permis de tester des niveaux de turbulence réalistes sur cette espèce clef de l'écosystème Manche Orientale. Ces expérimentations ont permis d'apporter des éléments de réponses aux thèmes suivants :

### **➤ Turbulence et processus d'acquisition des éléments nutritifs**

L'étude ciblée des taux d'absorption apparents des éléments nutritifs (N, P) ainsi que des mesures de pH régulières au cours des expérimentations ont souligné un effet non négligeable de la turbulence à petite échelle sur *Phaeocystis globosa*.

L'acquisition des sels nutritifs est elle aussi conditionnée par le niveau de turbulence imposé aux cellules :

- Chez *P. globosa*, l'acquisition des éléments nutritifs ne semble pas être un processus directement dépendant des niveaux de turbulence. En effet, nos observations et résultats montrent clairement que l'assimilation des sels nutritifs varie selon le stade de développement de *P. globosa*, lui-même conditionné par les niveaux de turbulence. Ainsi, les cellules isolées de *P. globosa* montrent une très forte affinité pour le  $\text{NH}_4^+$  entraînant un épuisement des concentrations dans le milieu de culture. Par la suite, le développement des colonies et leur sénescence s'accompagnent d'une utilisation préférentielle de  $\text{NO}_3^-$ .

Dans cette première étape de travail, la turbulence est apparue comme un processus ayant une action directe et indirecte (par son action sur le cycle de développement de *P. globosa*) sur l'activité photosynthétique et l'acquisition d'éléments nutritifs. Comprendre et caractériser de manière plus précise les effets de la turbulence sur d'autres processus cellulaires et physiologiques constituait la seconde étape logique de notre approche.

#### ➤ **Turbulence et conséquences sur d'autres processus cellulaires et physiologiques**

Les principaux processus qui ont pu être identifiés au cours de cette étape concernent à la fois le cycle de vie (*e.g.* stades de développement chez *P. globosa*) et la physiologie (excrétion, division) de cette espèce.

Les niveaux de turbulence les plus élevés imposés à nos cultures pendant les expériences sont apparus comme facteur déclenchant du **relarguage d'azote** dans le milieu de culture. Ce type de processus déjà rapporté (Sciandra et Amara, 1994) s'exprime pendant les 24 premières heures d'expérimentations. Il suggère un stress cellulaire chez cette espèce qui doit passer d'un environnement faiblement turbulent (cultures mères) à des conditions de turbulence très élevées. Chez *P. globosa* cette excrétion est aussi observée en fin de culture (stade colonies sénescentes) et correspond alors à une intense lyse cellulaire liée à l'explosion des colonies.

Nos résultats ont par ailleurs montré l'impact considérable que pouvait avoir la turbulence sur la **dynamique (cycle de vie, divisions cellulaires)** des deux taxa principaux de l'écosystème Manche Orientale, *P. globosa* et les diatomées. Ainsi, chez les diatomées l'augmentation de la turbulence s'accompagnerait d'un accroissement linéaire du nombre de cellules. La turbulence induirait donc une intense division des cellules assurée par l'augmentation des taux d'absorption apparents en des sels nutritifs.

Concernant *P. globosa*, le rôle joué par la turbulence est beaucoup plus complexe et dépend essentiellement de son intensité. Ainsi, si des niveaux de turbulence faibles et moyens ( $\leq 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ) exercent un contrôle quantitatif (nombre) et qualitatif (taille) sur l'apparition des colonies, le dépassement d'une valeur seuil de turbulence ( $>10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ ) semble induire une réduction importante du taux de division des cellules isolées ainsi qu'une limitation du développement de la phase coloniale.

Cette approche à petite échelle montrant l'impact inéluctable de la turbulence sur la physiologie et la biologie d'espèces caractéristiques de la Manche Orientale est susceptible d'avoir des implications à plus grande échelle, au regard des successions phytoplanctoniques observées dans cet écosystème pendant la période printanière.

### ➤ **Implications écologiques**

Elles concernent :

- une **compétition potentielle** entre diatomées et *P. globosa* dans le milieu naturel qui s'exprime par rapport aux milieux physiques et chimiques.

Les résultats antérieurs indiquent que les diatomées semblent mieux adaptées à de fortes conditions turbulentes et peu sensibles aux modifications brutales de leur environnement physique. A l'échelle saisonnière, l'apparition de *consortium* de diatomées en fin d'hiver/début de printemps correspond à l'utilisation importante des stocks de sels nutritifs hivernaux et à des périodes de forte turbulence (hydrodynamisme). En revanche, *P. globosa*, qui apparaît de manière récurrente au printemps (avril/mai), est très sensible à son environnement physique dès lors qu'une exposition prolongée à de fortes intensités de turbulence peut avoir des effets négatifs, voir irréversibles, sur la croissance des cellules et la formation des colonies.

Les expériences réalisées en culture révèlent une augmentation importante du pH au cours du développement de *P. globosa* sous de faibles niveaux de turbulence. Cette augmentation induite par la séquestration du carbone inorganique du milieu, peut nuire au développement des diatomées (Chen et Durbin, 1994 ; Peperzak, 2002). Elle entraînerait une réduction considérable leur taux de croissance *via* une limitation de l'absorption de CO<sub>2</sub> (Hinga, 1992).

La turbulence peut ainsi accentuer la compétition inter-spécifique potentielle des autotrophes vis-à-vis de la ressource nutritive disponible en modifiant les propriétés physico-chimiques du milieu (*e.g.* pH). Les phénomènes mis en évidence à petite échelle au cours de notre étude peuvent avoir des conséquences très importantes à l'échelle de l'écosystème : ils constituent une contribution supplémentaire à l'étude des successions phytoplanktoniques observées pendant la période printanière. A cet égard, beaucoup d'études ont jusqu'à présent exposé l'effet des teneurs en sels nutritifs sur la dominance de l'un ou l'autre des taxas (Rousseau *et al.*, 2002 ; Tungaraza *et al.*, 2003) mais aucune d'entre elles n'a jusqu'à présent tenu compte de la turbulence, facteur responsable de la distribution et de la variabilité des ressources nutritives à petite échelle.

La transposition de ces résultats à l'échelle de la Manche Orientale peut expliquer les contrastes observés avec d'autres écosystèmes concernés par les blooms de *P. globosa*.

- **L'ampleur du bloom.** En effet, comparativement à d'autres écosystèmes (Mer du Nord) où les abondances cellulaires atteignent des niveaux pléthoriques lors de bloom de *P. globosa*, en Manche Orientale, ce bloom semble être de relativement moindre ampleur. Les fortes conditions hydrodynamiques (courants de marées) introduisant de l'énergie turbulente dans les eaux côtières de cet écosystème limitent probablement l'extension du bloom par une action
  - sur les processus d'acquisition des éléments nutritifs et/ou
  - sur le cycle de vie (stades de développement) de cette microalgue.

Ce travail s'inscrit dans la **perspective** d'une préservation et d'un développement durable des écosystèmes côtiers anthropisés dont la gestion et la compréhension sont aujourd'hui indispensables.

Les résultats acquis dans ce travail représentent un outil de gestion qui a permis notamment :

- de définir de manière précise ces zones d'interface en précisant l'importance des échanges entre continent et océan par le biais des concentrations en sels nutritifs (dérivés des apports fluviaux) mais aussi en caractérisant les communautés phytoplanctoniques autochtones et allochtones participant à la production locale.
- d'appréhender la réponse de l'écosystème à différentes sources de variabilité spatiale et temporelle en ciblant notre démarche sur le rôle de la turbulence à petite et grande échelle.
- de rendre compte de la diversité de ce milieu. Cette dernière s'exprimant sur la base des communautés planctoniques présentes et des interactions multiples qui peuvent s'établir entre elles.

La suite de ce travail doit tenir compte de l'évolution à plus long terme de ces écosystèmes très exploités, d'autant plus que l'année de réalisation de notre travail s'est révélée très atypique d'un point de vue physique et biologique. Poursuivre le suivi des communautés phytoplanctoniques dans l'écosystème Manche Orientale s'avère être une nécessité absolue puisqu'il permettra :

- (i) de définir précisément les facteurs impliqués dans l'initiation, le maintien et le déclin du bloom de *P. globosa*. A cet égard, le suivi des conditions turbulentes à l'échelle de l'écosystème (ADCP, courantomètres) permettrait de confirmer les hypothèses émises dans ce travail.
- (ii) de caractériser les processus en jeu.

A terme, ce type d'approche pluriannuelle permettra d'avoir une vue synoptique et dynamique du déterminisme et de la chronologie de développement des communautés phytoplanctoniques. Néanmoins, cette phase de travail doit tenir compte des résultats acquis ici. En effet, et bien que nos résultats permettent clairement de définir 3 phases clés du bloom de *P. globosa*, les études ultérieures devront s'adapter à la dynamique du phytoplancton (*e.g.* temps de développement) et par exemple considérer un suivi à plus haute fréquence temporelle tels que ceux entrepris sur les stations SOMLIT (Station Marine de Wimereux) et REPHY (Ifremer).

Il est bien sûr évident que les études de processus présentées en partie I de ce travail ne pourraient être entreprises à cette échelle temporelle et qu'il faudra par conséquent faire un choix dans les espèces cibles et/ou les éléments nutritifs testés.

A ce titre, la mise en oeuvre de la méthode de traceurs isotopiques  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  (Dugdale et Goering, 1967; Slawyk et Raimbault, 1995) dans l'étude de l'acquisition et du relargage d'azote et de carbone par les cellules phytoplanctoniques permettrait d'apporter des informations plus précises sur la dynamique des cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote (i) à l'échelle de la cellule (en laboratoire) mais aussi (ii) à l'échelle des communautés et de l'écosystème (*in situ*). Ce type d'expériences pourrait par ailleurs être couplé à des tests de niveaux turbulents mais aussi à des mesures de paramètres physiques connus pour induire des modifications du milieu au cours du bloom de *P. globosa* (viscosité ; Seuront *et al.*, 2005). L'étude de l'impact de niveaux de turbulence variables au cours du temps sur les processus mesurés ici représenterait une approche plus réaliste des conditions physiques du milieu si par exemple elle tenait compte de la périodicité tidale.

Enfin, sur le terrain comme au laboratoire, des mesures de processus complémentaires sont nécessaires pour tenir compte du compartiment phytoplanctonique dans son intégralité c'est à dire pour appréhender sa dynamique en liaison avec d'autres éléments physiques (lumière, température) et biologiques :

- étudier plus précisément les stocks et activités des compartiments pico- et nanoplanctoniques (bactéries, virus) permettrait d'intégrer les processus de lyse virale et/ou bactérienne et de vérifier leur influence sur la dégradation des colonies et le devenir du bloom de *P. globosa*.

- inclure le compartiment zooplanctonique (mésoplankton et microzooplancton) comme prédateurs potentiels des protistes autotrophes et comme "régénérateurs" (Glibert *et al.*, 1992) d'éléments nutritifs (excrétion) semble aussi nécessaire pour comprendre la succession des communautés observées dans le milieu. Cette problématique fait partie des préoccupations actuelles de projets développés en Manche Orientale (CPER *Phaeocystis*) et permettra d'aboutir à une approche globalisée de l'écosystème en fournissant aux modélisateurs des informations nouvelles sur les processus impliqués dans ce cadre.



---

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---





**A**

- Agawin, N. S. R., Duarte, C. M. et Agusti, S.** (1998). Growth and abundance of *Synechococcus* sp. in a Mediterranean Bay: seasonality and relationship with temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 170: 45-53.
- Alcaraz, M., Marrasé, C., Peters, F., Arin, L. et Malits, A.** (2002). Effects of turbulence conditions on the balance between production and respiration in marine planktonic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 242: 63-71.
- Alcaraz, M., Saiz, E. et Calbet, A.** (1994). Small-scale turbulence and zooplankton metabolism: effects of turbulence on heart-beat rates of planktonic crustaceans. *Limnology and Oceanography*, 39: 1465-1470.
- Alcaraz, M., Saiz, E., Marrasé, C. et Vaqué, D.** (1988). Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod populations in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 49: 117-125.
- Anonyme.** (1988). Courants de marée dans le Pas-De-Calais. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, Paris.
- Arin, L., Marrasé, C., Maar, M., Peters, F., Sala, M.-M. et Alcaraz, M.** (2002). Combined effects of nutrients and small-scale turbulence in a microcosm experiment. I. Dynamics and size distribution of osmotrophic plankton. *Aquatic Microbial Ecology*, 29: 51-61.
- Auby, I., Trut, G., D'Amico, F. et Beliaeff, B.** (1999). Réseau hydrologique du Bassin d'Arcachon. Synthèse des résultats 1988-1997. *Rapport interne IFREMER/DEL, Arcachon*, 85 pp.

**B**

- Barbault, R.** (1992). *Ecologie des peuplements*. Masson, (ed), Paris, 273 pp.
- Batchelor, G. K.** (1953). *The theory of Homogenous turbulence*. Press, Cambridge Univ., Cambridge, UK, 353 pp.
- Batchelor, G. K. et Townsend, A. A.** (1949). The nature of turbulent motion at large wavenumbers. *Process of the Royal Society Academy*, 199: 238-250.
- Baumann, M. E. M., Lancelot, C., Brandini, F. P., Sakshaug, E. et John, D. M.** (1994). The taxonomic identity of the cosmopolitan prymnesiophyte *Phaeocystis*: a morphological and ecophysiological approach. *Journal of Marine Systems*, 5: 5-22.
- Bendschneider, K. et Robinson, R. J.** (1952). A new spectrophotometric method for determination of nitrite in the sea water. *Journal of Marine Research*, 2: 87-96.

- Bentley, D.** (1985). Caractéristiques physicochimiques des eaux du détroit du Pas de Calais. *Journal de la Recherche Océanographique*, 10 (2): 69-71.
- Benzécri, J. P.** (1979). L'analyse des données. Tome II: L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 pp.
- Berdalet, E.** (1992). Effect of turbulence on the marine dinoflagellate *Gymnodinium nelsonii*. *Journal of Phycology*, 28: 267-272.
- Boulart, C.** (2004). Apports de sels nutritifs en Manche Orientale: Bilan 2003-2004. Diplôme Supérieur de Recherche en Sciences Naturelles, Université des Sciences et Techniques de Lille, 83 pp.
- Bowers, D. G. et Simpson, J. H.** (1987). Mean position of tidal fronts in European-shelf seas. *Continental Shelf Research*, 7: 35-44.
- Breton, E.** (2000). Qualité du pool nutritif et nutrition des copépodes pélagiques en Manche Orientale. Thèse de troisième cycle, Université du Littoral - Côte d'Opale., Wimereux, 280 pp
- Breton, E., Sautour, B. et Brylinski, J. M.** (1999). No feeding on *Phaeocystis* sp. as solitary cells (post-bloom period) by the copepod *Temora longicornis* in the coastal waters of the English Channel. *Hydrobiologia*, 414: 13-23.
- Brunet, C., Brylinski, J. M. et Frontier, S.** (1992). Productivity, photosynthetic pigments and hydrology in the coastal front of the Eastern English Channel. *Journal of Plankton Research*, 14 (11): 1541-1552.
- Brussaard, C. P. D., Gast, F. C., Van Duyl, F. C. et Riegman, R.** (1996). Impact of phytoplankton bloom magnitude on a pelagic microbial food web. *Marine Ecology Progress Series*, 144: 211-221.
- Brylinski, J. M., Dupont, J. et Bentley, D.** (1984). Conditions hydrologiques au large du Cap Gris-Nez (France): premiers résultats. *Oceanologica Acta*, 7 (3): 315-322.
- Brylinski, J. M. et Lagadeuc, Y.** (1990). L'interface eaux côtières / eaux du large dans le Pas de Calais (côte française): une zone frontale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 311, Série II: 535-540.
- Brylinski, J. M., Lagadeuc, Y., Gentilhomme, V., Dupont, J. P., Lafite, R., Dupeuple, P. A., Huault, M. F., Auger, Y., Puskaric, E., Wartel, M. et Cabioch, L.** (1991). Le fleuve côtier : un phénomène hydrologique important en Manche Orientale. Exemple du Pas de Calais. *Oceanologica Acta*, 11: 197-203.
- Brylinski, J. M., Brunet, C., Bentley, D., Thoumelin, G. et Hilde, D.** (1996). Hydrography and phytoplankton biomass in the Eastern English Channel in spring 1992. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43: 507-519.

## C

- Cadée, G. C. et Hegeman, J.** (1986). Seasonal and annual variation in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Netherland Journal of Sea Research*, 20: 29-36.
- Cariou, V., Casotti, R., Birrien, J. L. et Vaultot, D.** (1994). The initiation of *Phaeocystis* colonies. *Journal of Plankton Research*, 16: 457-470.
- Casasayas, J. E. G.** (2000). Analysis of the effect of small-scale turbulence on the phytoplankton dynamics in the open ocean. Modeling and numerical simulation in the vertical dimension. Ph.D. Dissertation, Universitat Politècnica de Catalunya, 171 pp
- Catell, R. B.** (1966). The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research*, 1: 245-276.
- Chen, C. Y. et Durbin, E. G.** (1994). Effects of pH on the growth and carbon uptake of marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 109: 83-94.
- Chrétiennot-Dinet, M. J.** (1999). Enigmatic microorganisms and life in extreme environments. An enigma in marine nanoplankton. Seckbach, J. (ed.), Kluwer Acad. Publisher, Pays Bas, 205-213.
- Chrétiennot-Dinet, M. J., Giraud-Guille, M. M., Vaultot, D., Puteaux, J. L., Saito, Y. et Chanzy, H.** (1997). The chitinous nature of filaments ejected by *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae). *Journal of Phycology*, 33: 666-672.
- Cloern, D. J.** (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210: 223-253.
- Collos, Y.** (1982). Transient situations in nitrate assimilation by marine diatoms. II. Changes in nitrate and nitrite following a nitrate perturbation. *Limnology and Oceanography*, 27: 528-535.
- Collos, Y.** (1983). Transient situations in nitrate assimilation by marine diatoms. IV. Non-linear phenomena and the estimation of the maximum uptake rate. *Journal of Plankton Research*, 5: 677-691.
- Conley, D. J.** (2000). Biogeochemical nutrients cycles and nutrient management strategies. *Hydrobiologia*, 410: 87-96.

**D**

- De Reviere, B.** (2003). Biologie et Phylogénie des algues. Belin Sup Science (ed.), Paris, 183 pp.
- Del-Amo, Y., Le Pape, O., Tréguer, P., Quéguiner, P., Ménesguen, A. et Aminot, A.** (1997). Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton in the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series*, 161: 213-224.
- Delaney, M. P. et Knoechel, R.** (2004). Turbulence effects on cold microbial communities: an enclosure study. *Journal of Marine Systems*, 49: 123-131.
- Denman, K. L. et Gargett, A. E.** (1983). Vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnology and Oceanography*, 28: 801-815.
- Dolan, J. R., Sall, N., Metcalfe, A. et Gasser, B.** (2003). Effects of turbulence on the feeding and growth of a marine oligotrich ciliate. *Aquatic Microbial Ecology*, 31: 183-192.
- Dugdale, R. C. et Goering, J. J.** (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, 12: 196-206.
- Dupuy, C., Vaquer, A., Lam-Hoai, T., Rougier, C., Mazouni, N., Lautier, J., Collos, Y. et Le Gall, S.** (2000). Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural plankton community on the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 205: 171-184.

**E**

- Elrifi, I. R. et Turpin, D. H.** (1987). Short-term physiological indicators of N deficiency in phytoplankton: a unifying model. *Marine Biology*, 96: 425-432.
- Elzenga, J. T. M., Prins, H. B. A. et Stefels, J.** (2000). The role of extracellular carbonic anhydrase activity in inorganic carbon utilization of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): A comparison with other algae using the isotopic disequilibrium technique. *Limnology and Oceanography*, 45: 372-380.
- Estrada, M., Alcaraz, M. et Marrasé, C.** (1987). Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 267-281.
- Estrada, M. et Berdalet, E.** (1997). Phytoplankton in a turbulent world. *Scientia Marina*, 61: 125-140.
- Estrada, M., Marrasé, C. et Alcaraz, M.** (1998). Phytoplankton response to intermittent stirring and nutrient addition in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 48: 225-234.

**F**

- Falkowski, P. G.** (1997). Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO<sub>2</sub> in the ocean. *Nature*, 387: 272-275.
- Falkowski, P. G., Sukenik, A. et Herzig, R.** (1989). Nitrogen limitation in *Isochrysis galbana* (Haptophyceae). II. Relative abundance of chloroplast proteins. *Journal of Phycology*, 25: 471-478.
- Fick, A.** (1855). Uber diffusion. In Boudreau B. P., 1997. Diagenetic models and their implementation. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, 415 pp.
- Frontier, S., Le Fèvre, J. et Pichod-Viale, D.** (1992). Hiérarchies et échelles en écologie. Hiérarchies, dépendances d'échelles et transferts d'échelles en océanographie. Naturalia publications, Auger, P., Baudry, J. et Fournier, F. Cahors, France, 187-223.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D. et Luczak, C.** (2004). Ecosystèmes. Structure, Fonctionnement, Evolution. DUNOD (ed.) , Paris, 549 pp.
- Frost, B. W.** (1972). Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, XVII (6): 805-815.

**G**

- Gentilhomme, V. et Lizon, F.** (1998). Seasonal cycle of nitogen and phytoplankton biomass in a well-mixed coastal system (Eastern English Channel). *Hydrobiologia*, 361: 191-199.
- Gentilhomme, V. et Rich, M.** (2001). Periodic ammonium pulses : are they important for the uptake kinetics of *Isochrysis galbana* ? *Hydrobiologia*, 361: 1-9.
- Gieskes, W. W. C. et Kraay, G. W.** (1975). The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. *Netherland Journal of Sea Research*, 9: 166-196.
- Glibert, P. M. et Goldman, J. C.** (1981). Rapid ammonium uptake by Marine phytoplankton. *Marine Biology Letters*, 2: 25-31.
- Goldman, J. C. et Dennett, M. R.** (1985). Susceptibility of some marine phytoplankton species to cell breakage during filtration and post filtration rinsing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 86: 47-58.
- Grobbelaar, J. U.** (2004). Algal nutrition, mineral nutrition in Handbook of Microalgal Culture Botechnology and Applied Phycology. Ed. by Amos Richmond. 97-116.
- Grover, J. P.** (1989). Influence of cell shape and size an algal competitive ability. *Journal of Phycology*, 24: 402-405.

**Guillard, R. R. L.** (1975). Culture of marine invertebrate animals. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. Smith, W. L. & Chanley, M.H. (ed.), New York and London, 30-60.

## H

**Harris, G. P.** (1986). Phytoplankton ecology: structure and function and fluctuation. Chapman and Hall Ltd (ed), London, 384 pp.

**Hasle, G. R., Syversten, E. E., Steidinger, K. A., Tangen, K., Throndsen, J. et Heimdal, B. R.** (1997). Identifying marine phytoplankton. C.R. Tomas (ed), St Petersburg, Florida, 201 pp.

**Hedin-Bougard, M.** (1980). Hydrobiologie littorale : phytoplancton (région de Dunkerque - Mer du Nord). Thèse de troisième cycle, USTL 1, Lille, 192 pp.

**Hill, M. O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.

**Hill, M. O.** (1974). Correspondence analysis a neglected multivariate method. *Applied Statistics*, 23: 340-354.

**Hill, P. S., Nowell, A. R. M. et Jumars, P. A.** (1992). Encounter rate by turbulent shear of particles similar in diameter to the Kolmogorov scale. *Journal of Marine Research*, 50: 643-668.

**Hinga, K. R.** (1992). Co-occurrence of dinoflagellate bloom and high pH in marine enclosures. *Marine Ecology Progress Series*, 86: 181-187.

**Hinze, J. O.** (1959). Turbulence. McGrawHill (ed) New York, 402 pp.

**Howard, R. W., Butler, T., Lunde, K., Swaney, D. et Chu, C. R.** (1993). Turbulence and planktonic nitrogen fixation: a mesocosm experiment. *Limnology and Oceanography*, 38 (8): 1696-1711.

**Hu, Q.** (2004). Handbook of microalgal culture: biotechnology and applied phycology. Environmental Effects on Cell Composition. Richmond A. (ed), 83-93.

## I

**Ibanez, F.** (1973). Méthode d'analyse spatio-temporelle du processus d'échantillonnage en planctologie, son influence dans l'interprétation des données par l'analyse en composantes principales. *Annales de l'Institut Océanographique*, 49: 83-111.

**Irigoién, X., Harris, R. P., Head, R. N. et Harbour, D.** (2000). North Atlantic Oscillation and spring bloom phytoplankton composition in the English Channel. *Journal of Plankton Research*, 22: 2367-2371.

**J**

- Jenkinson, I. R.** (1986). Oceanographic implications of non-newtonian properties found in phytoplankton cultures. *Nature*, 323: 435-437.
- Juhl, A. R. et Latz, M. I.** (2002). Mechanisms of fluid shear-induced inhibition of population growth in a red-tide dinoflagellate. *Journal of Phycology*, 38: 683-694.

**K**

- Karentz, D.** (1987). *Phycotalk*. Dinoflagellate cell cycles. Print House, India, 377-397.
- Karp-Boss, L., Boss, E. et Jumars, P. A.** (1996). Nutrients fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 34: 71-107.
- Karp-Boss, L., Boss, E. et Jumars, P. A.** (2000). Motion of dinoflagellates in a simple shear flow. *Limnology and Oceanography*, 45 (7): 1594-1602.
- Kiorboe, T.** (1995). Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advanced in Marine Biology*, 29: 1-72.
- Kiorboe, T.** (1997). Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *Scientia Marina*, 61 (Supl. 1.): 141-158.
- Kiorboe, T. et Saiz, E.** (1995). Planktivorous feeding in calm and turbulent environments with emphasis on copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 122: 135-145.
- Kirchman, D. L., Keil, R. G. et Wheeler, P. A.** (1989). The effect of amino acids on ammonium utilization and regeneration by heterotrophic bacteria in the subarctic Pacific. *Deep Sea Research*, 36: 1763-1776.
- Kiirikki, M. et Blomster, J.** (1996). Wind-induced upwelling as a possible explanation for mass occurrences of epiphytic *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta) in the northern Baltic Proper. *Marine Biology*, 127: 353-358.
- Kolmogorov, A. N.** (1941). The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynold's numbers. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR*, 30: 299-303.
- Kornmann, P.** (1955). Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen. *Helgöänder wiss. Meeresunters.*, 5: 218-233.
- Koroleff, F.** (1969). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *International Council of The Exploration of The Sea*, 9: 1-6.



## L

- Lagus, A., Suomela, J., Weithoff, G., Heikkilä, K., Helminen, H. et Sipura, J.** (2004). Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 26(7): 779-798.
- Lancelot, C.** (1987). *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambiology*, 16: 38-46.
- Lancelot, C.** (1995). The mucilage phenomenon in the continental coastal waters of the North Sea. *The Science of the Total Environment*, 165: 83-102.
- Lancelot, C. et Mathot, S.** (1985). Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short- and long-term incubations with <sup>14</sup>C-bicarbonate. II. *Phaeocystis pouchetti* colonial population. *Marine Biology*, 86: 227-232.
- Lancelot, C. et Rousseau, V.** (1994). The Haptophyte Algae. Ecology of *Phaeocystis*: the key role of colony forms. In: Green J.C. and Leadbeater B.S.C (eds.). Oxford, 229-245.
- Landry, F., Miller, T. J. et Leggett, W. C.** (1995). The effects of small-scale turbulence on the ingestion rate of fathead minnow (*Pimephales promelas*) larvae. *Canadian Journal of Fishing and Aquatic Science*, 52: 1714-1719.
- Lazier, J. R. N. et Mann, K. H.** (1989). Turbulence and the diffusive layers around small organisms. *Deep Sea Research*, 36: 1721-1733.
- Lefebvre, A. et Bucas, K.** (2003). Rapport annuel de la surveillance de la qualité du milieu littoral. Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral, Laboratoire Côtier de Boulogne-sur-Mer. « Résultats de la surveillance de la qualité du Milieu Marin Littoral ». Département Nord, Pas de Calais et Somme, IFREMER (ed.), 58 pp.
- Legendre, L. et Legendre, P.** (1984). Ecologie numérique - Tome 2. La structure des données écologiques. Masson (ed.), 335 pp.
- Legendre, L., Demers, S. et LeFaivre, D.** (1986). Marine Interfaces Ecohydrodynamics. Biological production at marine ergoclines. J. C. J. Nihoul (ed.), Amsterdam, 1-54.
- Legendre, L. et Rassoulzadegan, F.** (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41: 153-172.
- Loir, M.** (2004). Guide des diatomées. Niestlé, Dunot (eds), Paris, 239 pp.
- Lomas, M. W. et Glibert, P.** (2000). Comparaison of nitrate uptake, storage and reduction in marine Diatoms and Flagellates. *Journal of Phycology*, 36: 903-913.

**Lubbers, G. W., Gieskes, W. W. C., Castilho del, P., Salomons, W. et Bril, J.** (1990). Manganese accumulation in the high pH microenvironment of *Phaeocystis* sp. (Haptophyceae) colonies from the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 59: 285-293.

## M

**MacKenzie, B. R. et Kiorboe, T.** (1995). Encounter rates and swimming behaviour of pause-travel and cruise larval fish predators in calm and turbulent laboratory environments. *Limnology and Oceanography*, 40: 1278-1289.

**MacKenzie, B. R. et Legget, W. C.** (1993). Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulence energy in aquatic environments: empirical comparisons. *Marine Ecology Progress Series*, 94: 207-216.

**Malone, T. C.** (1980). Algal size. The physiological ecology of plankton. Morris, I. E. (ed), Oxford, United Kingdom, Blackwell Scientific Publishers, 433-463.

**Mantoura, R. F. C., Martin, J. M. et Wollast, R.** (1991). Ocean Margin Processes in Global Changes. Wiley & Sons, Chichester, U.K., 449 pp.

**Margalef, R.** (1978). Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1: 493-509.

**Margalef, R.** (1958). Temporal succession and spatial heterogeneity in plankton. *Perspectives in Marine Biology*. Buzzati-Traverso, A. A. (Ed), Berkeley, University of California Press, 323-349.

**Margalef, R.** (1997). Turbulence and marine life. *Scientia Marina*, 61: 109-123.

**Matrai, P. A., Vernet, M., Hood, R. et Jennings, A.** (1995). Light-dependence of carbon and sulfur production by polar clones of the genus *Phaeocystis*. *Marine Biology*, 124: 157-167.

**Mc Carthy, J. J. et Goldman, J. C.** (1979). Nitrogenous nutrition of Marine phytoplankton in nutrient-depleted waters. *Science*, 203: 670-672.

**Menden-Deuer, S. et Lessard, E. J.** (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 45: 569-579.

**Metcalfe, A. M., Pedley, T. J. et Thingstad, T. F.** (2004). Incorporating turbulence into a plankton foodweb model. *Journal of Marine Systems*, 49: 105-122.

**Meyer, A. A., Tackx, M. et Daro, N.** (2000). Xanthophyll cycling in *Phaeocystis globosa* and *Thalassiosira* sp.: a possible mechanism for species succession. *Journal of Sea Research*, 43: 373-384.

**Moestrup, O.** (1979). Identification by electron microscopy of marine nanoplankton from New Zealand, including the description of four new species. *New Zealand Journal of Botany*, 17: 61-95.

**Mullin, J. B. et Riley, J. P.** (1955). The colorimetric determination of silicate with special reference to sea and natural waters. *Analytica Chimica acta*, 12: 162-176.

**Murphy, J. et Riley, J. P.** (1962). A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica acta*, 27: 31-36.

**Myklestad, S. et Haug, A.** (1972). Production of carbohydrates by the marine diatom *Chaetoceros affinis* var. *willei* (Gran) Hustedt. I. Effects of the concentration of nutrients in the culture medium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 9: 125-136.

## N

**Nelson, S. et Dortch, Q.** (1996). Silicic acid depletion and silicon limitation in the plume of the Mississippi River: evidence from kinetics studies in spring and summer. *Marine Ecology Progress Series*, 136: 163-178.

## O

**Okobukhov, A. M.** (1941). Spectral energy distribution in a turbulent flow. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR*, 32: 22-24.

**Olson, R. J., SooHoo, J. B. et Kiefer, D. A.** (1980). Steady-state growth of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. Uncoupled kinetics of nitrate uptake and nitrite production. *Plant Physiology*, 66: 383-389.

**Oviatt, C. P., Doering, P., Nowicki, B., Reed, L., Cole, J. et Frithsen, J.** (1995). An ecosystem level experiment on nutrient limitation in temperate coastal marine environments. *Marine Ecology Progress Series*, 116: 171-179.

## P

**Parke, M., Green, J. C. et Manton, I.** (1971). Observations on the fine structure of zooids of the genus *Phaeocystis* (Haptophyceae). *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, 51: 927-941.

**Paulmier, G.** (1997). Atlas des Diatomophycées des côtes françaises et des aires océaniques adjacentes. IFREMER-DRV - RH - RST, 94.14, 187 pp.

**Pauly, D. et Christensen, V.** (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255-257.

- Pedersen, O. B., Christiansen, C. et Laursen, M. B.** (1995). Wind-induced long term increase and short-term fluctuations of shallow water suspended matter and nutrient concentrations, Rinkobing Fjord, Denmark. *Ophelia*, 41: 273-287.
- Pedersen, A., Kraemer, G. et Yarish, C.** (2004). The effects of temperature and nutrient concentrations on nitrate and phosphate uptake in different species of *Porphyra* from Long Island Sound (USA). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312: 235-252.
- Peperzak, L.** (1993). Daily irradiance governs growth rate and colony formation of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae). *Journal of Plankton Research*, 15: 809-821.
- Peperzak, L.** (2002). The wax and the wane of *Phaeocystis globosa* blooms. Thèse de doctorat, Rijksuniversiteit Groningen, Pays Bas, 254 pp.
- Peperzak, L., Colijn, F., Gieskes, W. W. C. et Peeters, J. C. H.** (1998). Development of the diatom-*Phaeocystis* spring bloom in the Dutch coastal zone of the North Sea: the silicon depletion versus the daily irradiance threshold hypothesis. *Journal of Plankton Research*, 20: 517-537.
- Peperzak, L., Colijn, F., Vrieling, E. G., Gieskes, W. W. C. et Peeters, J. C. H.** (2000). Observations of flagellates in colonies of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae); a hypothesis for their position in the life cycle. *Journal of Plankton Research*, 22: 2181-2203.
- Pernetta, J. C. et Milliman, J. D.** (1995). Land-ocean interactions in the coastal zone. Implementation plan. *IGBP Rep.*, 33: 1-215.
- Peters, F., Choi, J. W. et Gross, T.** (1996). *Paraphysomonas imperforata* (Protista, Chrysomonadida) under different turbulence levels: feeding, physiology and energetics. *Marine Ecology Progress Series*, 134: 235-245.
- Peters, F. et Gross, T.** (1994). Increased grazing rates of microplankton in response to small-scale turbulence. *Marine Ecology Progress Series*, 115: 299-307.
- Peters, F., Marrasé, C., Havskum, H., Rassoulzadegan, F., Dolan, J., Alcaraz, M. et Gasol, J. M.** (2000). Turbulence and the microbial food web: effects on bacterial losses to predation and on community structure. *Journal of Plankton Research*, 24 (4): 321-331.
- Peters, F. et Redondo, J. M.** (1997). Turbulence generation and measurement: application to studies on plankton. *Scientia Marina*, 61 (Supl 1): 205-228.
- Petersen, J. E., Sanford, L. P. et Kemp, W. M.** (1998). Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 23-41.
- Pingree, R. D. et Maddock, L.** (1977). Tidal residuals in the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 57: 339-354.
- Ploug, H., Stolte, W., Epping, H. G. et Jorgensen, B. B.** (1999a). Diffusive boundary layers, photosynthesis, and respiration of the colony-forming plankton algae, *Phaeocystis* sp. *Limnology and Oceanography*, 44 (8): 1949-1958.

**Ploug, H., Stolte, W. et Jorgensen, B. B.** (1999b). Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.-implications for nutrient uptake and cellular growth. *Limnology and Oceanography*, 44 (8): 1959-1967.

## R

**Radach, G. et Lenhart, H. J.** (1995). Nutrient dynamics in the North Sea: fluxes and budgets in the water column derived from ERSEM. *Netherland Journal of Sea Research*, 33: 301-355.

**Raimbault, P.** (1984). Influence of temperature on the transient response in nitrate uptake and reduction by four marine diatoms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 84: 37-53.

**Raimbault, P.** (1986). Effect of temperature on nitrite excretion by three marine diatoms during nitrate uptake. *Marine Biology*, 92: 149-155.

**Raimbault, P. et Mingazzini, M.** (1987). Diurnal variations of intracellular nitrate storage by marine diatoms: effects of nutritional state. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 112: 217-232.

**Raimbault, P. et Gentilhomme, V.** (1990). Short- and long-term responses of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* to spike additions of nitrate at nanomolar levels. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 135: 161-176.

**Ramani, P., Cardinali, S., Cabrini, M. et del Negro, P.** (1994). Thread-like appendages of *Phaeocystis* in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea). *Botanic Italy*, 128: 1065-1067.

**Redfield, A. C., Klum, B.H. et Richards, F. A.** (1963). The influence of organisms on composition of seawater. *The Sea*, 2: 26-77.

**Ricard, M.** (1987). Atlas du phytoplancton marin. Diatomophycées, CNRS(ed), Paris, 297 pp.

**Richardson, L. F.** (1922). Weather prediction by numerical processes. Cambridge University Press (republished by Dover, New York, 1965), 420 pp.

**Riebesell, U., Wolf-Gladrow, D. A. et Smetacek, V.** (1993). Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates. *Nature*, 361: 249-251.

**Riegman, R. et Van Boekel, W.** (1996). The ecophysiology of *Phaeocystis globosa*: a review. *Journal of Sea Research*, 35 (4): 235-242.

**Rines, J. E. B., Donaghay, P. L., Deksheniaks, M. M., Sullivan, J. M. et Twardowski, M. S.** (2002). Thin layers and camouflage : hidden *Pseudonitzschia* spp. (Bacillariophyceae) populations in a fjord in the San Juan Islands, Washington, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 225: 123-137

- Riou, S. A.** (1999). Cycle de l'azote à l'interface eau-sédiment dans le Bassin d'Arcachon: rôle des bactéries dans les processus de pertes en azote (nitrification-dénitrification). Thèse de doctorat de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Bordeaux I, France, 234 pp.
- Roberts, E. C., Davidson, K. et Gilpin, L. C.** (2003). Response of temperate microplankton communities to N: Si ratio perturbation. *Journal of Plankton Research*, 25(12): 1485-1495.
- Rousseau, V., Mathot, S. et Lancelot, C.** (1990). Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations. *Marine Biology*:
- Rousseau, V., Vaultot, D., Casotti, R., Cariou, V., Lenz, J., Gunkel, J. et Baumann, M. E. M.** (1994). The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses. *Journal of Marine Systems*, 5: 23-39.
- Rousseau, V., Becquevort, S., Parent, J. Y., Gasparini, S., Daro, N., Tackx, M. et Lancelot, C.** (2000). Trophic efficiency of the planktonic food web in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis* colonies. *Journal of Sea Research*, 43: 357-372.
- Rousseau, V., Leynaert, A., Daoud, N. et Lancelot, C.** (2002). Diatom succession, silicification and availability in Belgian coastal waters (southern North Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 236: 61-73.

## S

- Saiz, E., Alcaraz, M. et Paffenhöfer, G.-A.** (1992). Effects of small-scale turbulence on feeding rate and growth efficiency of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research*, 14: 1085-1097.
- Saiz, E. et Kiorboe, T.** (1995). Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology Progress Series*, 122: 147-158.
- Salomon, J. C. et Breton, M.** (1993). An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanologica Acta*, 16 (5-6): 449-455.
- Savidge, G.** (1981). Studies of the effect of small-scale turbulence on phytoplankton. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, 61: 477-488.
- Schaffelke, B. et Klumpp, D. W.** (1998). Short-term nutrient pulses enhance growth and photosynthesis of the coral reef macroalga *Sargassum baccularia*. *Marine Ecology Progress Series*, 170: 95-105.
- Scherffel, A.** (1900). *Phaeocystis globosa* nov. spec. nebst einigen Betrachtungen Über die phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Abteilung Helgoland N. F.*, Bd. 4: 1-29.

- Scherrer, B.** (1984). Biostatistique. Gaëtan Morin (Ed.), Paris, 850 pp.
- Schoemann, V., Becquevort, S., Stefels, J., Rousseau, V. et Lancelot, C.** (2004). *Phaeocystis* blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. *Journal of Sea Research*, 53 (1-2): 43-66.
- Sciandra, A. et Amara, R.** (1994). Effects of nitrogen limitation on growth and nitrite excretion rates of the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Marine Ecology Progress Series*, 105: 301-309.
- Seuront, L.** (1995). Analyses multifractales de la distribution du plancton en milieu turbulent. Mémoire de DEA, Univ. P. & M. Curie, Paris VI, 30 pp.
- Seuront, L. et Lagadeuc, L.** (1998). Spatio-temporal structure of tidally mixed coastal waters: variability and heterogeneity. *Journal of Plankton Research*, 20: 1387-1401.
- Seuront, L. Schmitt, F. et Lagadeuc, Y.** (2001). Turbulence intermittency, small-scale phytoplankton patchiness and encounter rates in plankton: where do we go from here? *Deep-Sea Research I*, 48, 1199-1215.
- Seuront, L., Gentilhomme, V. et Lagadeuc, L.** (2002). Small-scale nutrient patches in tidally mixed coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 29-44.
- Seuront, L. et Souissi, S.** (2002). Climatic control of *Phaeocystis* spring bloom in the Eastern English Channel (1991-2000). *La mer*, 40: 41-51.
- Seuront, L., Vincent, D. et Mitchell, J. G.** (2005). Biologically-induced modification of seawater viscosity in the Eastern English Channel during a *Phaeocystis globosa* spring bloom. *Journal of Marine Systems*, in press
- Slawyk, G. et Raimbault, P.** (1995). Simple procedure for simultaneous recovery of dissolved inorganic and organic nitrogen in <sup>15</sup>N-tracer experiments improving the isotopic mass balance. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 289-299.
- Sikes, C. S., Roer, R. D. et Wilbur, K. M.** (1980). Photosynthesis and coccolith formation: Inorganic carbon sources and net inorganic reaction of deposition. *Limnology and Oceanography*, 25: 248-261.
- Sneath, P. H. A. et Sokal, R. R.** (1973). Numerical taxonomy. Freeman, W.H.(ed), San Francisco, Californie, 573 pp.
- Sournia, A.** (1986). Atlas du phytoplancton marin 1; Cyanophycées, Dictyophycées, Dinophycées, Radinophycées. CNRS (ed), Paris, 219 pp.
- Stelfox-Widdicombe, C. E., Archer, S. D., Burkill, P. H. et Stefels, J.** (2004). Microzooplankton grazing in *Phaeocystis* and diatom-dominated waters in the southern North Sea in spring. *Journal of Sea Research*, 51: 37-51.
- Stiansen, J. E. et Sundby, S.** (2001). Improved methods for generating and estimating turbulence in tanks suitable for fish larvae experiments. *Scientia Marina*, 65: 151-167.

- Stolte, W. et Riegman, R.** (1996). Short communication: The relative preference index (RPI) for phytoplankton nitrogen use is only weakly related to physiological preference. *Journal of Plankton Research*, 18: 1041-1045.
- Strickland, J. D. H. et Parsons, T. R.** (1972). A practical handbook of seawater analysis. Bulletin Fisheries Research board, Canada, 310 pp.
- Stumm, W. et Morgan, J. J.** (1996). Aquatic Chemistry. Sons, J. W. a., New York,
- Sullivan, J. M. et Swift, E.** (2003). Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 39: 83-94.
- Sullivan, J. M., Swift, E., Donaghay, P. L. et Rines, J. E. B.** (2003). Small-scale turbulence affects the division rate and morphology of two red-tide dinoflagellates. *Harmful Algae*, 2: 183-199.
- Suzuki, R. et Ishimaru, T.** (1990). An improved method for the determination of phtoplankton chlorophyll using N, N-Dimethylformamide. *Journal of The Oceanographical Society of Japan*, 46: 190-194.

## T

- Tennekes, H. et Lumley, J.** (1973). A first course in turbulence. Press, MIT, Cambridge, MA, 287 pp.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. et Olivier, J. M.** (1997). ADE-4: a multivariate analyses and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7: 78-83.
- Thomas, W. T., Vernet, M. et Gibson, C. H.** (1995). Effects on small-scale turbulence on photosynthesis, pigmentation, cell division, and cell size in the marine dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* (dinophyceae). *Journal of Phycology*, 31: 50-59.
- Thomson, S. M. et Turner, J. S.** (1975). Mixing across an interface due to turbulence generated by an oscillating grid. *Journal of Fluid Mechanism*, 67: 349-368.
- Throndsen, J.** (1978). Phytoplankton manual. Preservation and storage. Sournia, A., Paris, 69-74.
- Tungaraza, C., Rousseau, V., Brion, N., Lancelot, C., Gichuki, J., Baeyens, W. et Goeyens, L.** (2003). Contrasting nitrogen uptake by diatom and *Phaeocystis*-dominated phytoplankton assemblages in the North Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 292: 19-41.

## U

- Utermöhl, H.** (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. int. Verein. Limnol.*, 9: 1-39.

## V



- Van Boekel, W.** (1992). *Phaeocystis* colony mucus components and the importance of calcium ions for colony stability. *Marine Ecology Progress Series*, 87: 301-305.
- Van Rijssel, M., Hamm, C. E. et Gieskes, W. W. C.** (1997). *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) colonies: hollow structures built with small amounts of polysaccharides. *European Journal of Phycology*, 32: 185-192.
- Varela, M. et Penas, E.** (1985). Primary production of benthic microalgae in an intertidal sandflat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 111-119
- Vincent, D.** (2002). Dynamique et nutrition du zooplancton en milieu lagunaire macrotidal (Bassin d'Arcachon) : flux de carbone et d'azote associés - conséquences sur le pool nutritif et sur les organismes. *Thèse de doctorat de 3ème cycle, Univ. de la Méditerranée*, 492 pp.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenko, J. et Melillo, J. M.** (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499

## W

- Webster, D. R., Brathwaite, A. et Yen, J.** (2004). A novel laboratory apparatus for simulating isotropic oceanic turbulence at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography*, 2: 1-12.
- Woelkerling, W. J., Kowal, R. R. et Gough, S. B.** (1976). Sedwick-Rafter cell counts: a procedural analysis. *Hydrobiologia*, 48 (2): 95-107.
- Woods, E. D., Armstrong, F. A. J. et Richards, F. A.** (1967). Determination of nitrate in the sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom*, 47: 23-31.
- Worm, B. et Sommer, U.** (2000). Rapid direct and indirect effects of a single nutrient pulse in a seaweed-epiphyte-grazer system. *Marine Ecology Progress Series*, 202: 283-288.

## Z

- Zar, J. H.** (1996). Biostatistical analysis. Editions, Prentice Hall International Editions, 662 pp
- Zingone, A., Chrétiennot-Dinet, M. J., Lange, M. et Medlin, L.** (1999). Morphological and genetic characterization of *Phaeocystis cordata* and *P. jahnii* (Prymnesiophyceae), two new species from the Mediterranean Sea. *Journal of Phycology*, 35: 1322-1337.

---

## ANNEXES

---

## Calendrier d'échantillonnage et conditions de marée des campagnes optiques des missions PHABMO II

D'après les données du SHOM.

MM : marées moyennes

ME : mortes eaux

VE : vives eaux

Périodes	Dates	Conditions de marée	
		Coefficients	Marées
MARS	20 mars	113-114	VE
	21 mars	113-111	VE
	22 mars	107-101	VE
	23 mars	94-85	MM
	24 mars	76-66	MM
	25 mars	57-49	ME
AVRIL	25 avril	39-42	ME
	26 avril	46-51	ME
	27 avril	57-62	ME
	28 avril	67-71	ME
	29 avril	74-77	MM
	30 avril	77-80	MM
MAI	15 mai	99-99	VE
	16 mai	103-106	VE
	17 mai	107-107	VE
	18 mai	105-102	VE
	19 mai	98-92	VE
	20 mai	86-78	MM
JUILLET	30 juin	71-73	MM
	1 juillet	74-75	MM
	2 juillet	76-76	MM
	3 juillet	75-75	MM
	4 juillet	73-72	MM

**Pourcentage d'enrichissement en azote**

**Pour chaque forme azotée  $[\text{NH}_4^+]_{\text{pulse}}$  et  $[\text{NO}_3^-]_{\text{pulse}}$  et chaque concentration du pulse, sur les différents sites au cours des différentes périodes d'étude.**

W1 : station côte Wimereux

W4 : station large Wimereux

S1 : station côte Baie de Somme

S4 : station large Baie de Somme

Périodes	sites	$[\text{NH}_4^+]_{\text{pulse}}$			$[\text{NO}_3^-]_{\text{pulse}}$		
		0,5 $\mu\text{M}$	1 $\mu\text{M}$	2 $\mu\text{M}$	0,5 $\mu\text{M}$	1 $\mu\text{M}$	2 $\mu\text{M}$
avril	W1	31%	48%	65%	69%	82%	90%
	W4	40%	58%	73%	82%	90%	95%
	S1	22%	36%	53%	78%	88%	93%
	S4	44%	61%	76%	42%	59%	74%
mai	W1	20%	33%	50%	79%	89%	94%
	W4	47%	64%	78%	78%	87%	93%
	S1	97%	98%	99%	73%	85%	92%
	S4						
juillet	W1	23%	37%	54%	68%	81%	89%
	W4	32%	48%	65%	97%	99%	99%
	S1	31%	47%	64%	50%	67%	80%
	S4	49%	66%	79%	66%	79%	88%

# Temps du Mois

# 62 Pas-de-Calais

## MARS 2003

### Caractère dominant du mois

A nouveau un mois très doux, exceptionnellement bien ensoleillé et peu pluvieux. Des records de douceur ont été battus principalement durant la dernière décade du mois de mars.

### Précipitations

Les précipitations sont déficitaires sur le mois dans la plupart des régions de 20 à 60% des valeurs moyennes habituelles en cette saison.

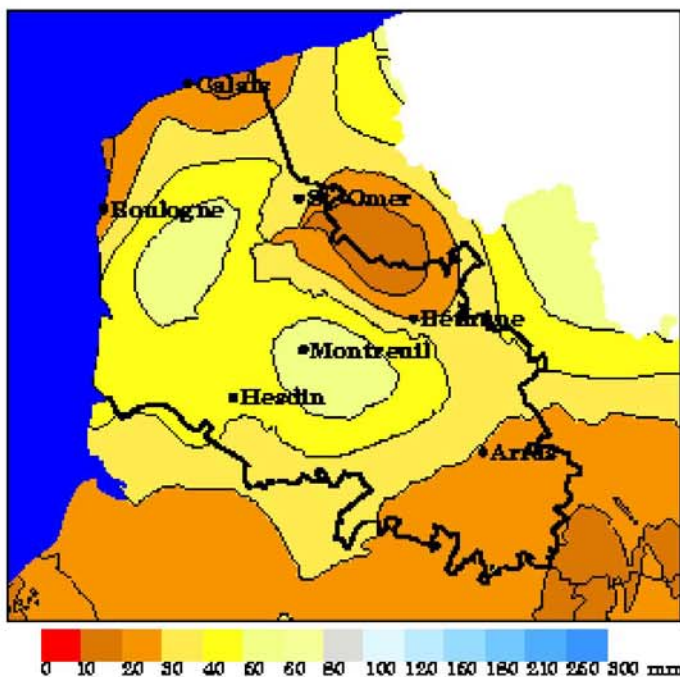
### Températures

Ce mois de mars a été très doux avec une température moyenne de 8,9 degrés contre 6,5 habituellement. Les gelées ont été faibles et se sont produites entre le 14 et 22 mars selon les endroits. La dernière semaine a été particulièrement exceptionnelle avec des températures maximales souvent comprises entre 17 et 20 degrés alors que la moyenne des températures maximales est normalement de 9 à 10 degrés.

Elles sont concentrées essentiellement durant les 10 premiers jours et du 28 au 30 mars.

### Insolation

C'est le mois de mars le plus ensoleillé depuis le début des mesures au Touquet en 1978 avec 173 heures d'ensoleillement. Le précédent record datait de 1982 avec 168 heures d'insolation, la moyenne pour un mois de mars étant de 115 heures.



## Faits marquants

Records de douceur :  
Le 23 mars avec 20,1°C de maxi au Touquet et 19,1°C à Boulogne,

le 24 mars à Epinoy avec 21,7°C et le 28 mars à Richebourg avec 21,5°C.

Record d'insolation au Touquet avec 173 heures d'ensoleillement.



# Temps du Mois

## 62 Pas-de-Calais

### AVRIL 2003

#### Caractère dominant du mois

Mois plus doux que la moyenne mais tout de même très contrasté avec des périodes très fraîches, voire froides, alternant avec des périodes exceptionnellement douces. Pour le troisième consécutif depuis le début de l'année, on enregistre un déficit de précipitations compensé toutefois par 2 jours très pluvieux les 25 et 26 avril.

#### Précipitations

Peu ou pas de précipitations jusqu'au 24 avril inclus. Par contre, il faut noter un bon arrosage les 25 et 26, entre 20 et 40 mm selon les secteurs.

#### Températures

Le thermomètre a joué au yoyo. L'atmosphère reste bien fraîche jusqu'au 12 inclus avec de fortes gelées entre le 7 et le 12. On frise des records de froid le 8.

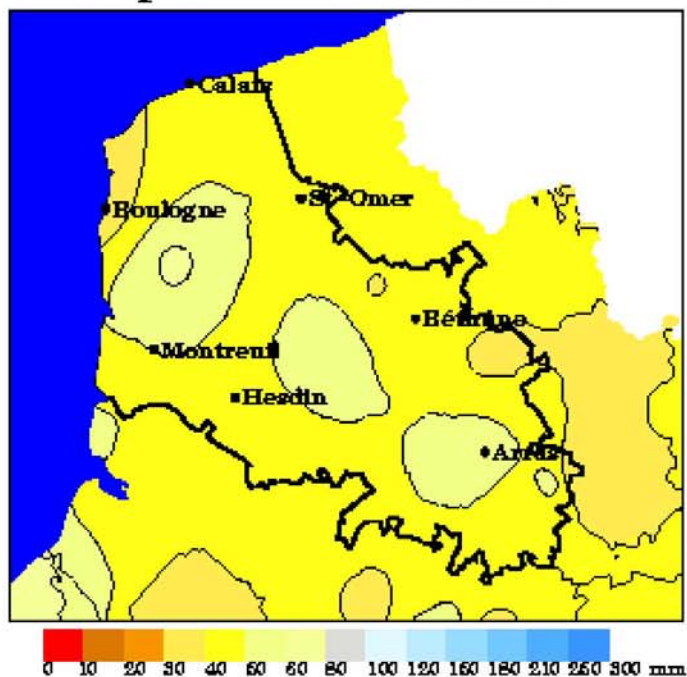
Ensuite, le temps retrouve une douceur exceptionnelle avec des records de chaleur entre le 13 et le 18.

Le mois se termine avec une alternance de douceur et de fraîcheur au gré de passages pluvieux.

#### Insolation

L'ensoleillement mesuré au Touquet, seul point de mesure disponible sur le Pas-de-Calais, a été bon avec 30% de plus que la moyenne.

### Précipitations d'avril 2003



### Faits marquants

8 avril : -5,4°C à Lillers.

Records de chaleur le 15 : 27°C à Richebourg, 26,9°C à

Loison/Lens, 25,1°C à Lillers et 25°C à Epinoy.

Record absolu de chaleur pour la

journée du 16 au Touquet avec 24,8°C de maxi, le précédent record datait du 24/4/1987 avec 24,6°C.



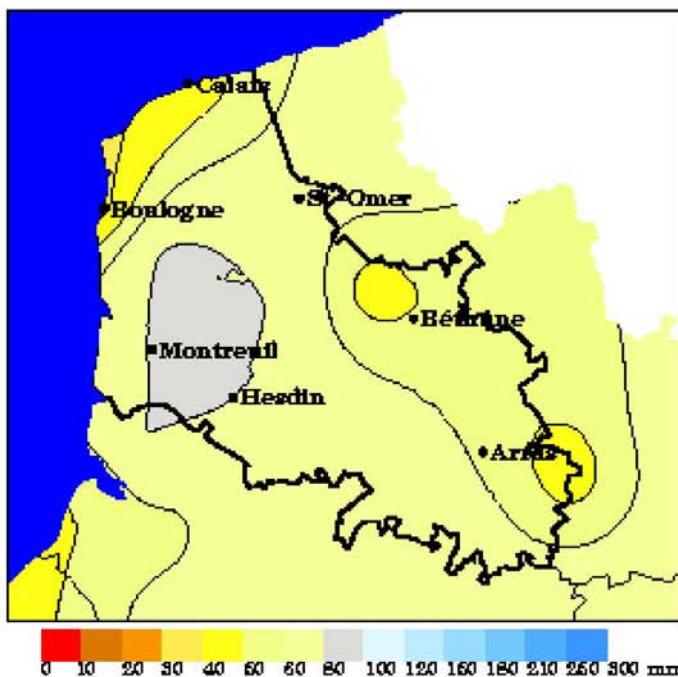
# Temps du Mois

# 62 Pas-de-Calais

## MAI 2003

### Caractère dominant du mois

Mois assez proche des valeurs normales pour les précipitations grâce à des passages de perturbation parfois orageuses.



### Précipitations

On enregistre un léger déficit sur le Boulonnais et sur l'Est de l'Arrageois. Sinon, sur le reste du département les précipitations sont excédentaires, de l'ordre de 10 à 20 % en général. Les pluies se sont produites essentiellement du 1er au 5 mai puis du 11 au 24 avec des orages donnant parfois des valeurs entre 15 et 20 mm en 24 heures.

### Températures

Les températures restent assez fraîches une bonne partie du mois du 1er au 27 inclus, sauf un coup de chaud le 4 mai. Du 28 au 31, on retrouve des conditions estivales.

### Insolation

On a relevé 211 heures au Touquet, valeur tout à fait conforme à la normale.

## Faits marquants

97 km/h de secteur Sud à Boulogne sur Mer le 2 mai



# Temps du Mois

62  
Pas-de-Calais

JUIN  
2003

## Caractère dominant du mois

Un mois exceptionnellement doux.

Globalement, +3°C aux-dessus des valeurs habituelles.

## Précipitations

Les précipitations sont proches des valeurs normales avec même localement un léger excédent dû à des pluies orageuses alternant avec des périodes de temps plus sec.

## Températures

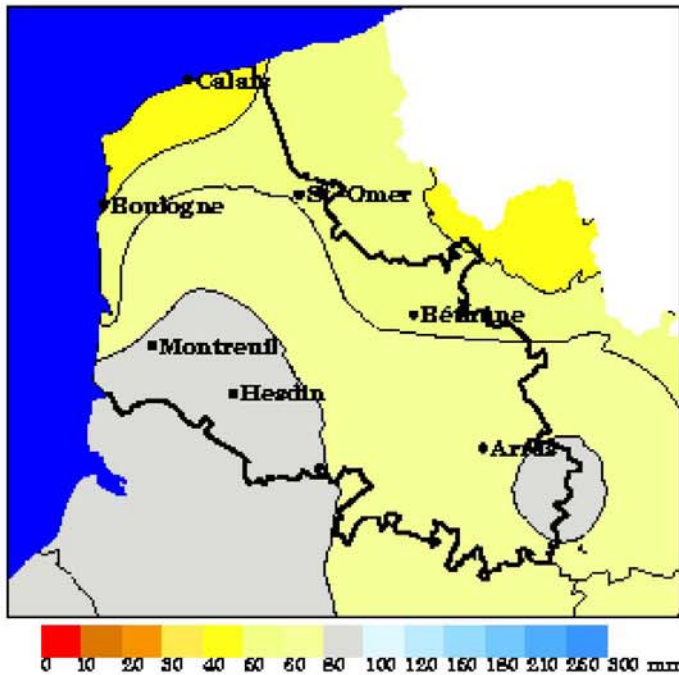
Les températures sont restées douces tout au long du mois, sans hausse ni chute brutales.

A Boulogne, avec 17.1° au lieu de 14.5° relevé en temps normal, on égale le record établi en juin 1976.

A Epinoy, avec 18.3° au lieu de 15.5°, on est près de 3° au-dessus des valeurs habituelles mais on est loin du record établi en 1976 avec 19°.

## Insolation

Le mois est bien ensoleillé avec 231 heures au lieu de 216 heures en moyenne



## Faits marquants

Le 4 juin:  
Orage et inondations dans le centre ville de Boulogne sur Mer

occasionnant de nombreux dégâts.  
Plus de la moitié des précipitations du mois sont tombées en 2 heures.





# Temps du Mois

## 62 Pas-de-Calais

### JUILLET 2003

#### Caractère dominant du mois

Mois nettement plus doux que la normale avec des températures qui affichent 1,5 à 2 degrés de plus que les valeurs habituelles aussi bien pour les minimales, que pour les maximales. Les précipitations sont tout à fait conformes aux normales grâce à quelques pluies orageuses.

#### Précipitations

Le temps est à la pluie du 1er au 3 suivi de 12 jours secs avant de retrouver des pluies orageuses assez marquées le 16.

A nouveau peu ou pas de pluie, puis du 23 au 26 et le 29, nous avons droit à des pluies parfois orageuses.

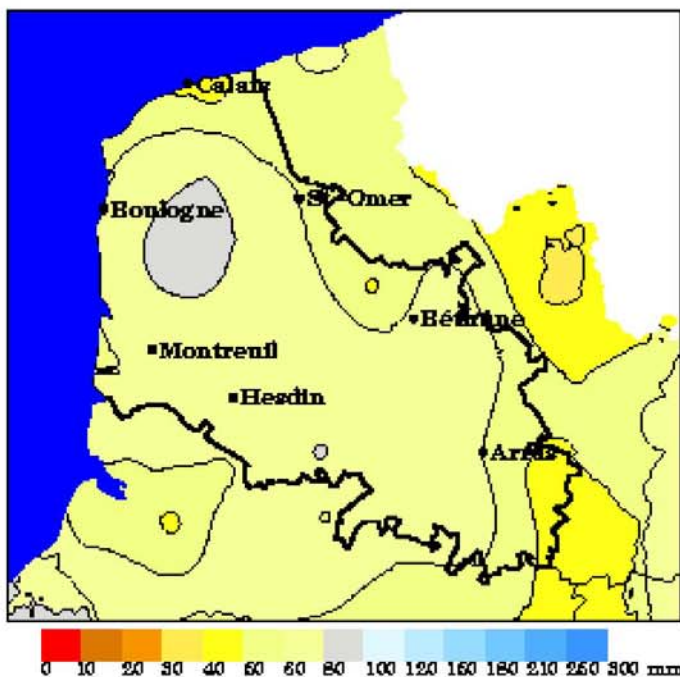
#### Températures

Après un début de mois un peu frais, le mercure commence à grimper à partir du 9 et se maintient à un bon niveau jusqu'au 22 avec un pic de chaleur autour du 15 juillet où les températures dépassent alors un peu partout les 30°.

Le mois se termine avec des températures juste de saison.

#### Insolation

Elle est largement supérieure à la normale. Ce mois de juillet 2003 se classe en 4ème position des mois les plus ensoleillés depuis le début des mesures en 1978 avec 268 heures relevés au Touquet au lieu de 216 heures habituellement.



## Faits marquants

Forts orages le 16 juillet avec 25 à 40 mm relevés des Bas Champs picards aux hauteurs du Boulonnais.

Et des inondations dans le secteur d'Attin avec 50 mm.

Le 26, 25 mm sous des pluies orageuses cette fois dans l'Arrageois.



**Résultats de l'ACP appliquée à la matrice des variables environnementales dans le cadre de la caractérisation du contexte spatio-temporel des observations de surge uptake : [9 variables X 11 observations].**

Eigenval. Valeur propre

R. Iner : % d'inertie

R. sum : Inertie cumulée

```
*-----*
| WinADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| PCA: Correlation matrix PCA                22/03/05  11/16 |
*-----*

Classical Principal Component Analysis (Hotelling 1933)
Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes
documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3
---- Row weight:
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-
Math\ACP3\ACP3.cnpl contains the row weight
It has 11 rows and 1 column
Each row has 9.0909e-02 weight (Sum = 1)
---- Column weights:
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-
Math\ACP3\ACP3.cnpc contains the column weights
It has 9 rows and 1 column
Each column has unit weight (Sum = 9)
---- Table:
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-
Math\ACP3\ACP3.cnta contains the centred and normed table
Zero mean and unit variance for each column
It has 11 rows and 9 columns
File :C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-
Math\ACP3\ACP3.cnta
| Col. |      Mini      |      Maxi      |
|-----|-----|-----|
|  1  | -1.239e+00 |  9.057e-01 |
|  2  | -1.969e+00 |  1.014e+00 |
|  3  | -1.024e+00 |  1.337e+00 |
|  4  | -1.228e+00 |  1.731e+00 |
|  5  | -9.675e-01 |  1.874e+00 |
|  6  | -9.129e-01 |  1.095e+00 |
|  7  | -1.414e+00 |  1.414e+00 |
|  8  | -1.881e+00 |  1.399e+00 |
|  9  | -1.249e+00 |  1.969e+00 |
|-----|-----|-----|
```

- ANNEXE A4 -

---- Info: means and variances  
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnma contains the descriptive of the analysis  
It contains successively:

Number of rows: 11  
Number of columns: 9  
means and variances:  
Col.: 1 | Mean: 5.0339e+01 | Variance: 2.4197e-02  
Col.: 2 | Mean: 1.2614e+00 | Variance: 5.9990e-03  
Col.: 3 | Mean: 1.4627e+02 | Variance: 1.1193e+03  
Col.: 4 | Mean: 1.0614e+01 | Variance: 6.4246e+00  
Col.: 5 | Mean: 2.7813e+01 | Variance: 2.3474e+02  
Col.: 6 | Mean: 1.4545e+00 | Variance: 2.4793e-01  
Col.: 7 | Mean: 4.0000e+00 | Variance: 2.0000e+00  
Col.: 8 | Mean: 2.1273e+02 | Variance: 7.9494e+03  
Col.: 9 | Mean: 6.7182e+01 | Variance: 2.6106e+02

-----  
DiagoRC: General program for two diagonal inner product analysis  
Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnta  
--- Number of rows: 11, columns: 9

-----  
Total inertia: 9

-----  
Num. Eigenval. R.Iner. R.Sum | Num. Eigenval. R.Iner. R.Sum |  
01 +3.3424E+00 +0.3714 +0.3714 | 02 +1.6349E+00 +0.1817 +0.5530 |  
03 +1.5972E+00 +0.1775 +0.7305 | 04 +1.0583E+00 +0.1176 +0.8481 |  
05 +5.5338E-01 +0.0615 +0.9096 | 06 +4.5673E-01 +0.0507 +0.9603 |  
07 +2.3371E-01 +0.0260 +0.9863 | 08 +7.1076E-02 +0.0079 +0.9942 |  
09 +5.2282E-02 +0.0058 +1.0000

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnvp contains the eigenvalues and relative inertia for each axis  
--- It has 9 rows and 2 columns

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnco contains the column scores  
--- It has 9 rows and 3 columns

File :C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnco

Col.	Mini	Maxi
1	-7.979e-01	8.847e-01
2	-8.875e-01	3.825e-01
3	-2.701e-01	6.552e-01

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnli contains the row scores  
--- It has 11 rows and 3 columns

File :C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnli

Col.	Mini	Maxi
1	-2.765e+00	2.586e+00
2	-2.054e+00	1.556e+00
3	-1.754e+00	1.578e+00

-----

**Résultats de l'ACP appliquée à la matrice des variables environnementales dans le cadre de la caractérisation du contexte spatio-temporel des observations de surge uptake : [9 variables X 11 observations].**

**Contributions relatives des variables et des observations à la structuration des axes 1, 2 et 3 de l'ACP.**

Fac 1 : axe 1

Fac 2 : axe 2

Fac 3 : axe 3

Remains : inexpliqué par les axes retenus dans l'ACP.

➤ **Contributions relatives des variables environnementales**

```
*-----*
| WinADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis          22/03/05  11/28 |
*-----*
```

Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnta  
Number of rows: 11, columns: 9

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
Total inertia: 9 - Number of axes: 3

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cncc contains the contribution of columns to the trace  
It has 9 rows and 1 column

Column inertia  
All contributions are in 1/10000

```
-----Relative contributions-----
```

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Remains	Weight	Cont.
LAT	5799	1122	1406	1672	10000	1111
LONG	5134	1463	284	3117	10000	1111
DATE	201	870	4259	4668	10000	1111
HEURE	2825	3372	2514	1287	10000	1111
Z	463	7875	78	1581	10000	1111
MAREE	2790	1442	2261	3505	10000	1111
VVENT	7827	163	144	1864	10000	1111
DVENT	2015	24	4292	3667	10000	1111
COEFF	6366	13	729	2889	10000	1111

```
-----
```

➤ Contributions relatives des stations

```
*-----*
| WinADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis                22/03/05 11/28 |
*-----*
```

Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cnta  
Number of rows: 11, columns: 9

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
Total inertia: 9 - Number of axes: 3

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\ACP-Math\ACP3\ACP3.cncl contains the contribution of rows to the trace  
It has 11 rows and 1 column  
Row inertia  
All contributions are in 1/10000

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Remains	Weight	Cont.
W1 avril	5520	443	3	4033	909	901
W4 avril	23	3098	2149	4728	909	1064
S1 avril	4277	1485	2129	2107	909	1163
S4 avril	4567	2879	2100	452	909	1479
W1 mai	7541	242	935	1280	909	981
W4 mai	6214	964	919	1901	909	1242
S1 mai	0	1304	2692	6002	909	498
W1 juillet	82	3326	3919	2670	909	540
W4 juillet	55	2966	3593	3385	909	699
S1 juillet	2533	4283	1491	1691	909	570
S4 juillet	4372	84	1147	4394	909	857

-----

**Résultats de l'AFC appliquée à la matrice des espèces phytoplanctoniques échantillonnées entre avril et juillet 2003 en Manche Orientale : [43 taxa X 11 observations].**

Eigenval : Valeur propre

R. Iner : % d'inertie

R. sum : Inertie cumulée

```
*-----*
| WinADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| COA: COrrespondence Analysis                03/03/05  19/45 |
*-----*

fc/COA: Correspondence analysis
Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes
documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math
Number of rows: 11, columns: 43
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi
Mathilde\Data analyses\data-math.fcpl contains the margin distribution of rows
It has 11 rows and 1 column
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi
Mathilde\Data analyses\data-math.fcpc contains the margin distribution of
columns
It has 43 rows and 1 column
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi
Mathilde\Data analyses\data-math.fcta contains the double centred table DI-
1*P*DJ-1 -1I*1J'
It has 11 rows and 43 columns
File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi
Mathilde\Data analyses\data-math.fcma contains:
    the number of rows: 11
    the number of columns: 43
    the total number: 2.9988E+06
-----

DiagoRC: General program for two diagonal inner product analysis
Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes
documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcta
--- Number of rows: 11, columns: 43
-----

Total inertia:  1.87767
-----

Num. Eigenval.   R.Iner.   R.Sum   | Num. Eigenval.   R.Iner.   R.Sum   |
01   +5.1481E-01 +0.2742  +0.2742 | 02   +4.0632E-01 +0.2164  +0.4906 |
03   +3.6241E-01 +0.1930  +0.6836 | 04   +2.0952E-01 +0.1116  +0.7952 |
05   +2.0778E-01 +0.1107  +0.9058 | 06   +9.0613E-02 +0.0483  +0.9541 |
07   +4.7233E-02 +0.0252  +0.9792 | 08   +1.9914E-02 +0.0106  +0.9898 |
09   +1.5226E-02 +0.0081  +0.9980 | 10   +3.8436E-03 +0.0020  +1.0000 |
11   +0.0000E+00 +0.0000  +1.0000
```

- ANNEXE A6 -

---

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcvp contains the eigenvalues and relative inertia for each axis  
--- It has 43 rows and 2 columns

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcco contains the column scores  
--- It has 43 rows and 2 columns

File :C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcco

Col.	Mini	Maxi
1	-1.336e+00	1.940e+00
2	-1.464e+00	1.456e+00

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcli contains the row scores  
--- It has 11 rows and 2 columns

File :C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcli

Col.	Mini	Maxi
1	-9.645e-01	1.392e+00
2	-1.448e+00	9.377e-01

-----

**Résultats de l'AFC appliquée à la matrice des espèces phytoplanctoniques échantillonnées entre avril et juillet 2003 en Manche Orientale : [43 taxa X 11 observations].**

**Contributions relatives des taxa et des observations à la structuration des axes 1 et 2 de l'AFC.**

Fac 1 : axe 1

Fac 2 : axe 2

Remain : inexpliqué par les axes retenus dans l'AFC.

➤ **Contributions relatives des stations**

```
*-----*
| WinADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis                03/03/05 19/45 |
*-----*
Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes
documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcta
Number of rows: 11, columns: 43
```

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
Total inertia: 1.87767 - Number of axes: 2

File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fccl contains the contribution of rows to the trace

It has 11 rows and 1 column

Row inertia

All contributions are in 1/10000

```
-----Relative contributions-----
| Num      | Fac 1 | Fac 2 | Remains | Weight | Cont. |
| W1 avril | 1716  | 764   | 7519    | 490    | 1067  |
| W4 avril | 27    | 6190  | 3781    | 953    | 344   |
| S1 avril | 570   | 125   | 9303    | 1226   | 505   |
| S4 avril | 1341  | 4017  | 4640    | 599    | 1664  |
| W1 mai   | 3503  | 3312  | 3183    | 1356   | 1917  |
| W4 mai   | 1590  | 281   | 8128    | 684    | 218   |
| S1 mai   | 7056  | 1834  | 1108    | 1240   | 1814  |
| W1 juillet | 246  | 6     | 9747    | 1127   | 818   |
| W4 juillet | 1430 | 1505  | 7063    | 1478   | 1155  |
| S1 juillet | 3817 | 1348  | 4834    | 238    | 237   |
| S4 juillet | 1669 | 526   | 7803    | 604    | 256   |
```



➤ Contributions relatives des taxa

```
*-----*
| WinADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis          03/03/05  19/45 |
*-----*
```

Input file: C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fcta  
 Number of rows: 11, columns: 43  
 Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 1.87767 - Number of axes: 2  
 File C:\Documents and Settings\dorothee\Mes documents\RECHERCHE\Manche\Suivi Mathilde\Data analyses\data-math.fccc contains the contribution of columns to the trace  
 It has 43 rows and 1 column  
 Column inertia  
 All contributions are in 1/10000

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Remains	Weight	Cont.
DICT	119	33	9846	0	2
LDAN	1341	609	8048	136	121
AGLA	839	1034	8126	4	10
DYT	4721	1568	3709	2	5
CRY	536	331	9132	251	862
CDAN	5330	1756	2913	0	2
CSOC	118	67	9814	22	75
CHAET	656	1007	8335	235	621
BROC	4959	642	4397	4	9
PSEU	1432	4009	4557	663	1887
NAV	6055	1908	2036	20	21
GFLA	312	2419	7268	246	272
MEL	913	1830	7256	181	110
SCOS	1670	3	8326	10	9
PLEU	2034	4889	3075	55	71
RAPH	6623	1189	2187	19	34
DIP	955	1863	7181	2	5
GSTRI	4559	893	4547	3938	516
GDEL	49	979	8970	114	101
TROT	2765	466	6768	10	15
TNIT	707	943	8349	0	2
NLONG	3056	57	6885	3	3
RIMB	614	7	9377	1679	641
RSET	707	943	8349	0	2
DFRA	2858	3395	3745	590	1964
ODON	4733	1660	3605	8	17
COSC	4733	1660	3605	2	5
NITZ	5330	1756	2913	42	160
CPEL	4520	1654	3825	86	113
GLAC	550	473	8976	111	85
TORO	109	849	9040	21	22
GYMNO	1136	1495	7368	86	97
GYRO	82	2	9914	0	2
PROTO	583	219	9196	30	33
KATO	3	2625	7371	62	90
PRORO	119	33	9846	1	5
NANO	0	0	9999	166	194
FLAG	7078	1808	1112	274	194
PHAEO	7368	2032	598	671	1259
TINT	440	4	9554	10	16
MRUB	29	3	9966	17	22
ACIN	4708	1618	3673	7	8
CIL	6952	2063	984	201	296

## Composition des milieux de culture

### *Phaeocystis globosa* milieu f/2-Si modifié (100 µmol NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)

En gris : éléments absents du milieu f/2-Si

	Solutions mères	Solutions stocks 500 ml eau déionisée	Milieu de culture 1000 ml eau de mer filtrée
<b>NUTRIMENTS MAJEURS</b>			
<i>NaNO<sub>3</sub></i>		3,7 g	1 ml
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> H <sub>2</sub> O		2,5 g	1 ml
Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> 9H <sub>2</sub> O		15 g	1 ml
<b>METAUX TRACES</b>	100 ml eau déionisée		1 ml
CuSO <sub>4</sub> 5H <sub>2</sub> O	1 g	0,5 ml	
ZnSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	2,2 g	0,5 ml	
CoCl <sub>2</sub> 6H <sub>2</sub> O	1 g	0,5 ml	
MnCl <sub>2</sub> 4H <sub>2</sub> O	18 g	0,5 ml	
Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> H <sub>2</sub> O	0,63 g	0,5 ml	
FeCl <sub>3</sub> 6H <sub>2</sub> O		1,575 g	
Na <sub>2</sub> EDTA +		2,18 g	
<b>VITAMINES</b>	1000 ml eau déionisée		
Biotine	0,05 g	5 ml	0,2 ml
Thiamine HCl		0,1 g	0,2 ml
Vit B12	0,5 g	0,5 ml	0,5 ml

**Guillard, R. R. L.** (1975). Culture of marine invertebrate animals. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. Smith, W.L., & Chanley, M.H., New York and London, 30-60.

Communication orale présentée au congrès international de l'*American Society  
of Limnology and Oceanography* (ASLO)

**Salt Lake City, USA, 08 - 14 février 2003**

**DIFFERENTIAL INFLUENCE OF MICROSCALE TURBULENCE  
ON TWO DIFFERENT MARINE PHYTOPLANKTONIC SPECIES**

**Schapira, M., Gentilhomme, V., Seuront, L.**

Station Marine de Wimereux – CNRS UMR 8013 -Université des Sciences et Technologies de Lille,  
Wimereux, FRANCE

Microscale turbulence is now known to control both the distribution of nutrients and their fluxes towards phytoplankton cells. In particular, as different phytoplankton species have different abilities to use sporadic nutrient supplies, the intermittent nature of microscale turbulence, together with its relative intensity, might have significant consequences on larger scale processes such as seasonal successions. To specifically test the effect of microscale turbulence on phytoplankton nutrient uptake and growth rates, we generated three realistic levels of turbulence and subsequently measured the responses of two microalgae *Rhizosolenia setigera* (Diatomophyceae) and *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae). Daily measurement of cell biomass and nutrient concentrations allowed us to determine the growth rate and the uptake of nutrient rate for each experimental condition. Moreover, measurements of carbon, hydrogen and nitrogen contents, as well as the pigment composition and electronic microscopy, were also carried out during the experimentation. All these parameters led us to show different responses according to the intensity of turbulence.

Communication orale présentée au congrès international de *European  
Geosciences Union*

**Nice, France, 25 – 30 avril 2004**

Geophysical Research Abstracts, Vol. 6, 01233, 2004  
SRef-ID: 1607-7962/gra/EGU04-A-01233  
© European Geosciences Union 2004



## **INFLUENCE OF MICROSCALE TURBULENCE ON PHAEOCYSTIS GLOBOSA (PRYMNESIOPHYCEAE) CULTURES.**

**M. Schapira**, V. Gentilhomme, L. Seuront

UMR CNRS ELICO 8013 - Station Marine de Wimereux - Université des Sciences et  
Technologies de Lille,

Microscale turbulence is now known to control both the distribution of nutrients and their fluxes towards phytoplankton cells. In particular, as different phytoplankton species have different abilities to use sporadic nutrient supplies, the intermittent nature of microscale turbulence, together with its relative intensity, might have significant consequences on larger scale processes such as seasonal successions. In the Eastern English Channel, characterized by its megatidal regime and the subsequent high hydrodynamic conditions, an intense spring bloom of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) usually appears a few weeks after the spring diatom peak. Several hypotheses have been proposed to explain the diatom/*Phaeocystis* succession but only few observations have been made about the influence of microscale turbulence on *Phaeocystis* life cycle. To specifically investigate the effect of microscale turbulence on monospecific cultures of *Phaeocystis globosa* we generated three realistic levels of turbulence in duplicate microcosms. Paradoxically we found significant decrease of maximum isolated cells numbers and a significant increase of maximum nitrate up-take rates per cell with increasing turbulence. Measurements of carbon, hydrogen and nitrogen contents, as well as the pigment composition, electronic microscopy, primary production and viscosity, also carried out during the experimentation, led us to express hypothesis about the observed paradoxical effect of microscale turbulence on *Phaeocystis globosa* cultures.

Communication orale qui sera présentée au congrès international de *l'American Society of Limnology and Oceanography* (ASLO)

**Saint Jacques de Compostel, Espagne, 19 - 24 juin 2005**

**EFFECT OF TURBULENT HISTORY AND NUTRIENT  
CONCENTRATION ON PHYTOPLANKTON UPTAKE: A SEASONAL  
STUDY DURING PHAEOCYSTIS BLOOM IN THE EASTERN  
ENGLISH CHANNEL**

**Schapira, M., Vincent, D., Seuront, L., Gentilhomme, V.**

Station Marine de Wimereux – CNRS UMR 8013 -Université des Sciences et Technologies de Lille,  
Wimereux, France

Maison de la Recherche en Environnement Naturel – CNRS UMR 8013- Université du Littoral Côte  
d'Opale, Wimereux, France

At small-scale nutrients are now known to exhibit a patchy distribution that can be thought as a result of complex interactions between hydrodynamic conditions and biological processes. As different phytoplankton species have different abilities to use sporadic nutrients supplies, these small-scale phenomenon might have significant consequences on larger scale processes such as seasonal succession. This postulated was tested in the Eastern English Channel characterised by an intense spring bloom of *Phaeocystis* sp.. Short term nitrogen pulses were performed monthly before, during and after this bloom. Two water masses were analysed corresponding respectively to inshore and offshore locations. Results highlighted a clear seasonal phytoplankton cycle in both taxonomy and biomass. A diatom bloom (*Guinardia striata* and *Rhizosolenia delicatula*) appeared at the beginning of the study period (February) and was replaced by the *Phaeocystis* bloom in April. A strong spatial gradient was also observed between the two locations thus reflecting the impact of environmental variables on biology in space and time. Whether environmental impact on phytoplankton physiology (i.e. uptake rates) is discussed with regard to the turbulence level encountered in the field.

Article soumis au *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*

**EFFECTS OF SMALL-SCALE TURBULENCE ON *PHAEOCYSTIS*  
*GLOBOSA* (PRYMNESIOPHYCEAE) GROWTH AND LIFE CYCLE.**

Mathilde Schapira, Laurent Seuront, Valérie Gentilhomme

**EFFECTS OF SMALL-SCALE TURBULENCE ON *PHAEOCYSTIS GLOBOSA*  
(PRYMNESIOPHYCEAE) GROWTH AND LIFE CYCLE.**

Mathilde Schapira <sup>a,\*</sup>, Laurent Seuront <sup>a,b</sup>, Valérie Gentilhomme <sup>a</sup>

<sup>a</sup> UMR CNRS ELICO 8013, Station Marine de Wimereux, Université des Sciences et Technologies de Lille 1, 28 Avenue Foch BP-80, 62930 Wimereux, France.

<sup>b</sup> School of Biological Sciences, Flinders University, GPO Box 2100, Adelaide 5001, South Australia.

\*Corresponding author.

Station Marine de Wimereux, 28 Avenue Foch BP-80, 62930 Wimereux, France.

Tel : (+33) 03 21 99 29 06

Fax : (+33) 03 21 99 29 01

E-mail address : M.Schapira@ed.univ-lille1.fr

**Abstract**

The response of *Phaeocystis globosa* to small-scale turbulence was studied in 5 l microcosms. Turbulence was generated by oscillating grids. The effect of small-scale turbulence was examined under 3 turbulence levels representative of the *P. globosa* natural environment, and in non-turbulent control cultures. Single cell numbers, nitrogen concentrations and colony formation (number and diameter) were followed over 13 days in each experimental culture. Small-scale turbulence decreased single cell growth and also influenced colonies formation. More colonies were formed when turbulence increased to a given threshold, but above this turbulence level, fewer and smaller colonies were observed in *P. globosa* cultures. The results of these experiments indicate the importance of considering small-scale turbulence as a key factor to understand competition mechanisms between *Phaeocystis globosa* and diatoms in the Eastern English Channel.

Key words: Colony formation; Growth; Microcosms; Nutrient uptake; *Phaeocystis globosa*;  
Turbulence

## Introduction

Water motion occurs in the marine environment over wide spatio-temporal scales (Denman and Gargett, 1983) and a large variety of energetic input is capable of causing these motions (wind, tide, internal waves, etc.). This energy introduced on a large scale is transmitted down to the smallest spatial/temporal scales without any loss of energy right down to the viscous domain where the viscosity of water smoothes out velocity fluctuations and dissipates the turbulent energy into heat (Kolmogorov, 1941). Planktonic organisms are therefore constantly subjected to a complex physical and chemical environment imposed by these small-scale phenomena.

The importance of turbulence as a source of auxiliary or external energy to the pelagic environment has been widely investigated (Margalef, 1978; Legendre et al., 1986). In particular, small-scale turbulence could be an important factor determining which phytoplanktonic taxon dominates the ecosystem (Smayda and Reynolds, 2000). Phytoplankton in the ocean are continually subjected to small-scale turbulence which may have a positive or negative effect on their cell physiology (Sullivan et al., 2003). Small-scale turbulence has been reported to be beneficial for phytoplankton by increasing the diffusion rate of nutrients to the cell surface (Savidge, 1981; Lazier and Mann, 1989; Karp-Boss et al., 1996). However, negative effects of small-scale turbulence on phytoplankton have also been shown to occur through a variety of mechanisms, including behavioural alteration (Karp-Boss et al., 2000), inhibition or reduction of cell division rates, modification of cell sizes, morphology, motility and physiological impairment (Thomas et al., 1995; Estrada and Berdalet, 1997; Juhl and Latz, 2002; Sullivan and Swift, 2003; Sullivan et al., 2003). Experimental data have shown that sensitivity and responses to turbulence differ among taxa (Sullivan and Swift, 2003), and certain phytoplankton species may show specific adaptive response to turbulence. Colony formation or the presence of appendages such as horns or spines could



represent mechanisms to change the relative size in order to take advantage of turbulent flow fields (Margalef, 1978; Karp-Boss et al., 1996; Margalef, 1997), and the production of mucilage could play a role in controlling diffusion coefficients (Jenkinson, 1986).

*Phaeocystis* spp., are a common phytoplankton group in temperate and polar seas, occurring as solitary cells or colonies and producing large amounts of mucus, predominantly made of carbohydrates (Lancelot and Mathot, 1985; Van Boekel, 1992). In the Eastern English Channel, intense spring blooms are recurrently composed of *Phaeocystis* and diatoms. The *Phaeocystis* bloom consists of a high spring peak, usually appearing a few weeks after the spring diatom peak (Gieskes and Kraay, 1975; Cadée and Hegeman, 1986). Hypotheses to explain the *Phaeocystis*/diatoms succession have been proposed include differential competition for light and/or nutrients (Matrai et al., 1995; Peperzak, et al., 1998; Meyer et al., 2000) but specific causes uncertain. Despite the megatidal regime and the related high hydrodynamic conditions with values of  $\varepsilon$  ranging between  $10^{-6}$  and  $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  encountered in the Eastern English Channel (Seuront et al., 2002), no attention has been given to the effect of microscale turbulence on *Phaeocystis* dynamics and seasonal phytoplankton succession.

To our knowledge, no experiments have been conducted using quantified turbulence levels to test the potential effect of small-scale turbulence on the growth and life cycle of *Phaeocystis globosa*. Only observations have been made on the effect of unquantified shaking on *Phaeocystis* life cycle and inorganic carbon acquisition (Kornmann, 1955; Cariou et al., 1994; Peperzak, 2002). In this study we investigate the potential effect of small-scale turbulence on the growth and life cycle of *Phaeocystis globosa*, using quantified turbulence levels fully representative of those found in the Eastern English Channel. We followed single cell growth, nitrogen acquisition, and colony formation over time under 3 realistic turbulence levels, generated in microcosms. While significant advances in the study of the ecological effects of turbulence on plankton have been mainly achieved by the use of microcosms (Alcaraz et al., 2002), the present work is the first to investigate the

interaction between small-scale turbulence and the *Phaeocystis* spring bloom in the Eastern English Channel.

## Material and methods

### Organisms

*Phaeocystis globosa* (Scherffel, 1900) clone Ph 91 (Peperzak, 1993) was maintained in f/2-Si (Guillard, 1975) enriched medium in a constant temperature chamber at  $13^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ . Seawater used for cultures media was collected in the Eastern English Channel during summer (low nutrients concentrations) and filtered through GF/C filters (0.45 $\mu\text{m}$  porosity). Cultures were illuminated with five 58 W fluorescent lights in a 12/12 light-dark cycle at an irradiance of 60-70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  measured close to cultures with a quantum sensor Li-192 SA connected to a Li-cor Data Logger LI 1400 (Li-Cor, Lincoln, NB, USA).

### Turbulence generation

Experiments were conducted at three turbulence intensities: high turbulence ( $\epsilon \sim 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ; HT), medium turbulence ( $\epsilon \sim 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ; MT) and low turbulence ( $\epsilon \sim 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ; LT), representative of the conditions encountered in the Eastern English Channel over several tidal cycles (Seuront et al., 2002). The duplicate turbulence chambers were glass tanks with an internal length, width, and height measuring  $17 \times 17 \times 23$ , and were filled with seawater to a height of 17 cm ( $\sim 4.9$  l) to ensure the three-dimensional, isotropic character of the generated turbulence (Figure 1). Turbulence in each chamber was generated by a horizontally oscillating grid, with a stroke of approximately 13 cm centred in the middle of the tank, and driven by an electric motor. The free space between the grid and the side walls of the chambers was 0.4 ( $\pm 0.1$ ) cm, and the open to the total area of the grid was 0.48 (holes were 16 $\text{cm}^2$ , i.e.  $4 \times 4$  cm, and bars were 0.9 cm thick). As the grids moved through the water, turbulent vortices were generated that interacted and decayed. Changing the horizontal velocity of the grids provided different intensities of small-scale

turbulence. The turbulence intensity in each chamber was quantified through particle image velocimetry (PIV). In PIV, the fluid was seeded with small tracer particles and a cross section of the flow was illuminated using a laser light sheet. Successive positions of the tracers were recorded using a digital camera (Sony Handycam, Japan) at a rate of 30 frames s<sup>-1</sup>. Velocity measurements were made in small (2 × 2 cm) observation windows parallel to the oscillation of the grid, at 4 different vertical positions (2, 6, 10, and 14 cm from the surface) and 5 horizontal positions located at the centre of the stroke and at 5 and 10 cm on each side of the centre of the stroke. The local horizontal and vertical fluid velocities,  $v_x$ ,  $v_y$  and  $v_z$ , were then inferred from the displacements  $d_x$ ,  $d_y$  and  $d_z$  between two successive exposures of the tracer particle in the observation window as:

$$\begin{aligned} v_x &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_{t_i} - x_{t_{i+1}}) \\ v_y &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (y_{t_i} - y_{t_{i+1}}) \\ v_z &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (z_{t_i} - z_{t_{i+1}}) \end{aligned} \quad (1)$$

where  $N$  is the number of measured successive displacements. As no significant differences were found between the velocities  $v_x$ ,  $v_y$  and  $v_z$ , the related root-mean-square turbulent velocity  $w$  was estimated as:

$$w = (v_x^2 + v_y^2 + v_z^2)^{1/2} \quad (2)$$

The energy dissipation rate  $\varepsilon$  was subsequently estimated as:

$$\varepsilon = Dw^3 / L \quad (3)$$

where  $D$  is a universal constant ( $D = 1$ ; Stiansen and Sundby, 2001; Seuront et al., 2004), and  $L$  is the integral length scale of turbulence, i.e. a characteristic length scale representing largest turbulent vortices. The increase in  $L$  with distance from the grid was taken into account as (Thomson and Turner, 1975):

$$L = kd \quad (4)$$

where  $d$  is the distance from the centre of the grid oscillation to the location of measurement, and  $k$  is a proportionality constant ( $k = 1$ ; ). Using 10, 20 and 30 strokes  $\text{min}^{-1}$ , we obtained dissipation rates  $\varepsilon \sim 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ,  $\varepsilon \sim 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  and  $\varepsilon \sim 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  that were not significantly different between the duplicate turbulent chambers ( $p > 0.05$ ). These dissipation rates were fully congruent with previous estimates derived from acoustically measured 3D velocity fluctuations behind the same grid in a 1-m long turbulent chamber (Seuront et al., 2004).

Two non-turbulent control cultures, grown in 4 l spherical glass tanks were simultaneously examined, hereafter referred as NT (Table 1).

### Turbulence experiments

Environmental conditions were held constant between each turbulence experiment. *Phaeocystis globosa* cultures in exponential growth phase were gently filtered through 5  $\mu\text{m}$  nylon mesh in order to exclude colonies and were inoculated into treatments at a volume equalling 1% of the experimental tank volume (Table 1).

Treatments were followed over 13 days (312 hours). Sampling and subsequent measurements were conducted every 12 hours during the first 48 hours (4 after lighting and 4 hours after dark) and every 24 hours (4 hours after lighting) afterwards. The grids were switched off for approximately 3.5 min for sampling and measurements in both microcosms and sampling was conducted with sterilized syringes combined with plastic tubes (Figure 1).

pH was directly recorded with a multi-parameter analyser (CONSORT C533). Dissolved oxygen,  $[\text{O}_2]$  was measured in 50 ml sub-samples minutes after sampling, with an INOLAB 2 analyser (WTW, France). Ten ml sub-samples were fixed with lugol'iodine solution (Thronsen, 1978). Single cells and colonies numbers were determined by the Utermöhl technique (Utermöhl, 1958). Counts were made on an inverted microscope (model Ortholux Leitz Wetzlar, Germany) and average colony dimensions were determined using ocular micrometer. Nitrate concentrations,  $[\text{NO}_3^-]$ , were determined with an Auto-Analyzer (Alliance Instruments, France) on 10 ml sub-samples.

Ammonium concentrations,  $[\text{NH}_4^+]$ , were measured by the Koroleff colorimetric method (Koroleff, 1969) on 10 ml sub-samples.

### Statistical analysis

Due to low sample numbers, non-parametric statistics were used (Zar, 1996). pH and  $[\text{O}_2]_d$  in cultures were compared using Kruskal-Wallis non-parametric analysis of variance. When the Kruskal-Wallis test identified a significance difference ( $p < 0.05$ ), a post-hoc comparison was used (Tukey least squares comparison) to identify significant differences. The same statistical procedures were used to examine the role of turbulence level on maximum single cell growth rate, apparent  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  up-take rates, colony number and colony diameter.

### Results

#### Culture parameters

Average pH values are reported in Table 2 and significant differences were observed ( $p < 0.05$ ) between experiments. In NT cultures average pH value was significantly higher than in cultures grown under turbulent conditions ( $p < 0.05$ ). Average pH values were significantly higher in LT than those measured in cultures grown under higher turbulent conditions, MT and HT cultures ( $p < 0.05$ ). No significant differences in dissolved oxygen concentrations,  $[\text{O}_2]$  (Table 2) have been observed between turbulent and non-turbulent treatments ( $p > 0.05$ ).

#### Growth of single cells

After the first 72 h, single cell numbers increased in each experimental culture and reached their maximum values between 144 to 268 h (Figure 2). Maximum cell densities were observed in LT cultures (Table 3). Under higher turbulent conditions, single cell densities were lower and we observed a decreased in single cell number as turbulence intensity increased in. Fewer single cells were formed in NT cultures compared to LT cultures. *P. globosa* cultures grown under different

turbulence levels showed significantly ( $p < 0.05$ ) different maximum single cell growth rates (Table 3). NT, LT and MT cultures had significantly higher growth than HT treatments ( $p < 0.1$ ).

### Colony formation

Cells formed globular and regularly distributed colonies in NT cultures and at each turbulence level tested. The first colonies were observed after 48 h, 72 h and 120 h in NT, LT, and both MT and HT conditions, respectively (Figure 3). Colony number increased gradually until a maximum was reached and then decreased until the end of the experiment (Figure 3). Colony numbers differed significantly between treatments ( $p < 0.05$ ). Colony number was significantly higher under MT conditions ( $P < 0.05$ ), suggesting that more colonies were formed below this turbulence intensity (Table 3). It appeared that minimum turbulence intensity was required to observe larger colonies. Maximum colonies diameter was higher in LT cultures ( $0.1638 \pm 0.0159$  mm) than in NT cultures ( $0.1121 \pm 0.0058$  mm). No significant differences in colony diameter were observed between turbulence treatments ( $p > 0.05$ ; table 3).

### Inorganic nutrients

The time course of ammonia concentrations, for each treatment, is shown in Figure 4. In NT cultures, initial concentrations (1.45 and 1.98  $\mu\text{M}$ ) were lower than in turbulent microcosms (2.69 at 6.95  $\mu\text{M}$ ) and remained at constant level during the experiments. Under the three turbulence treatments we observed conversely a decrease in  $[\text{NH}_4^+]$  during the first 72 hours. Despite a small increase in  $[\text{NH}_4^+]$  during the latest hours concentrations remained low. A comparative analysis of maximum apparent uptake rates,  $\mu_{\text{max}}^* \text{NH}_4^+$ , according to turbulence conditions revealed that there were no significant difference depending on the turbulence level to which the *P. globosa* cells were subjected (Table 3;  $p > 0.05$ ). When  $[\text{NH}_4^+]$  decreased to 1  $\mu\text{M}$ , we observed a regular decline of nitrate concentrations,  $[\text{NO}_3^-]$  until its disappearance in the media, excepted for HT cultures (Figure 5). The decrease in  $[\text{NO}_3^-]$  appeared later when turbulent conditions were higher. Maximum apparent nitrate uptake rates,  $\mu_{\text{max}}^* \text{NO}_3^-$ , was significantly higher in HT cultures, than under lower

turbulent levels, i.e. NT, LT and MT cultures (Table 3;  $p > 0.05$ ). Nevertheless, these highest values were measured at the end of the experiment when cell concentrations were very low in HT cultures.

## Discussion

### Initial nitrogen condition

Previous laboratory studies of phytoplankton responses to different levels of turbulence have shown that the effect of turbulence was dependant on initial nutrient conditions (Petersen et al., 1998; Arin et al., 2002). In our microcosms, there were strong variations in initial  $[\text{NH}_4^+]$  between duplicate experiments (2.69 at 6.95  $\mu\text{mol l}^{-1}$ ). However we did not observed any significant correlation between initial  $[\text{NH}_4^+]$  and different growth parameters described in this study (Figure 6). Differences in single cell growth rates, nitrate uptake, and colony formation appeared to be linked to turbulence conditions rather than initial  $[\text{NH}_4^+]$ .

### Turbulence and nitrogen uptake rates

Small-scale turbulence is known to enhance the diffusive transport of nutrients to phytoplankton cells (Karp-Boss et al., 1996; Alcaraz et al., 2002) by breaking boundary layers and increasing chemical gradients around the cells (Estrada and Berdalet, 1997). The existence of a diffusion-boundary layer around *P. globosa* cells was demonstrated by Ploug *et al.* (1999a). However, turbulence did not seem to have any effect on the apparent nutrient uptake rates by *P. globosa* cells. Since the calculation of apparent uptake rates takes into account only the number of single cells, turbulence was not demonstrated as having a significant effect on the apparent uptake rates of the various nutrients (Table 3). The method used to measure the capacities of *P. globosa* cells to absorb nutrients under different conditions of turbulence, based on the decrease in concentrations, did not enable us to determine the proportion of uptake linked to each of the different cell forms present in the medium. At the start of culture, only single cells were present, with a size range (3 to 5  $\mu\text{m}$ ) inferior to the Kolmogorov scale, regardless of the level of turbulence applied. At this scale,

nutrient transportation towards the cells was therefore assured by molecular diffusion phenomena; consequently the increase in turbulence could not be responsible for an increase in diffusion rates. This is why no significant difference was measured in the apparent uptake rates of  $\text{NH}_4^+$  at the start of the experiment in the various turbulent cultures. Subsequently, the colonies that appeared in the medium were subjected to a turbulent environment; an increase in turbulence, by decreasing the thickness of the diffusion-limit layer surrounding the colonies, could cause an increase in nutrient diffusion rates. In this way turbulence can affect the development of the colonial phase of *P. globosa*.

#### Colony formation and *P. globosa* life cycle

*P. globosa* cells were able to form globular colonies at any turbulence level tested. However, more colonies were formed with increasing turbulence intensities until a threshold turbulence intensity above which colony number decreased significantly in cultures. The success of colony formation thus appeared to be affected by the level of turbulence experienced by *Phaeocystis globosa* cells.

Under conditions of low turbulence the diffusion-limit layer surrounding the colonies is thick, and as a result, the diffusion of nutrients towards the colonial cells is slowed. The weak development of the colonial phase, in terms of duration and density, as well as the formation of large sized colonies observed under these low turbulence conditions (LT cultures) may be the consequences of slow diffusion processes. Indeed, a limitation of the diffusive fluxes may accentuate mucus secretion by the *P. globosa* cells (Myklestad and Haug, 1972) leading to a relative increase in colony size with respect to the number of cells making up these colonies. This hypothesis concurs with the results obtained by Ploug *et al.* (1999b) who demonstrated that there was a significant correlation between the number of cells inside *P. globosa* colonies and the limitation of diffusive fluxes. Furthermore, within cultures subjected to low levels of turbulence, the number of single cells formed during the colonial phase was very high. The limitation of the diffusion rates of the different nitrogen forms towards colonial cells may cause single cells to be



liberated, the latter being more competitive under nutrient-limiting conditions (Ploug *et al.*, 1999b). The growth of single cells would therefore be sustained by the massive use of  $\text{NO}_3^-$ , resulting in the depletion of reserves. Under stronger conditions of turbulence (MT cultures), the diffusive fluxes were greater (decreased thickness of the diffusion-limit layer) leading initially to the development of a more intense colonial phase, in terms of the number and duration of colonies, and then to the formation of smaller colonies, which have a greater cellular density in the colonial matrix. In these cultures, the development of the colonial phase, concomitant with that of the single cells of *P. globosa*, was accompanied by a significant decrease in  $\text{NO}_3^-$  concentrations, up until the depletion of reserves between day 9 and 10. However, in the cultures that are subjected to maximal turbulence intensities (HT cultures), although the diffusive fluxes are supposedly greater, the colonial phase was not very developed and  $\text{NO}_3^-$  consumption remained very low. Under these conditions, the physicochemical environment of the cells was markedly modified and other mechanisms came into play to limit the growth of single cells and the formation of *P. globosa* colonies. First, experimental studies conducted on dinoflagellate cells suggested an inhibitory effect of turbulence on cell division (Berdalet, 1992; Thomas *et al.*, 1995; Juhl and Latz, 2002). Blockage of cell division by agitation could be due to physical disturbance of the microtubule assemblage (Karentz, 1987; Berdalet, 1992). Such inhibitory effect may occur during mitosis in *Phaeocystis* single cells exposed to high turbulent conditions, limiting cell division and thus population growth. The prolonged exposure of *P. globosa* cells to such intensities of turbulence, for example during a storm, could have irreversible negative effects on cell growth and the development of the colonial phase. Highly turbulent conditions therefore appear to be a factor that could limit the development of *P. globosa*.

During the life cycle of *Phaeocystis*, non flagellates and flagellate cell types alternate (Pouchet, 1892; Scherffel, 1900; Kornmann, 1955; Parke *et al.*, 1971; Moestrup, 1979; Rousseau *et al.*, 1994; Vaultot *et al.*, 1994). A colony start with one non-flagellate cell, formed from a single macroflagellate (Kornmann, 1955; Cariou *et al.*, 1994; Rousseau *et al.*, 1994). Macroflagellates

settle on solid substrates, abiotic (e.g., particles...) or biotic (e.g. diatoms) and secrete polysaccharides (Peperzak, 2002). Several physical mechanisms may bring suspended particles to collide but turbulent fluid rate is the major mechanism able to enhance encounter rate between particles (Kiorboe, 1997). Small-scale turbulence may thus have increased the collision rate between suspended particles and macroflagellates in our experiments and thus may have enhanced colony formation. But when turbulence reached a given threshold, diffusion forces induced by turbulence may have overcome cell adhesivity, leading to a decrease in colony formation despite an increase in encounter rate. In addition, unlike mature colonies the single cell stage lacks a rigid colony membrane (Kornmann, 1955; Cariou et al., 1994) and under high turbulent conditions, secreted polysaccharides would be diluted by enhanced diffusion before a colony matrix can be formed (Peperzak, 2002). The lack of colonies formation under high turbulence might be a consequence of these physical mechanisms.

Previous works on *Phaeocystis globosa* showed that high turbulence could reverse the macroflagellates-to-colony transition (Kornmann, 1955; Cariou et al., 1994; Peperzak et al., 2000c). In accordance with these observations, we observed flagellate cells after colony appearance in cultures grown under medium and high turbulent conditions (Electronic Microscopy, data not shown). Under low turbulent conditions, these flagellates could give rise to a multitude of new colonies (Kornmann, 1955). Under high turbulent condition macroflagellates-to-colony transition may then be an adaptive advantage if these flagellates are able to produce numerous new colonies when calmer conditions return.

#### Turbulence and inorganic carbon acquisition

Theoretically, the carbonate system is completely defined by alkalinity, the total inorganic ( $C_i$ ) concentration and pH (Stumm and Morgan, 1996). The diffusion of  $CO_2$  from the atmosphere to the seawater is generally slower than the rate of photosynthesis (Stumm and Morgan, 1996). This means that the bulk medium pH will not be significantly influenced by  $CO_2$  diffusion, even if turbulence increases in experimental microcosms.

Increased turbulence in *Phaeocystis globosa* cultures led to significant decreases in mean seawater pH. Since phytoplankton CO<sub>2</sub> uptake can result in a rise in pH (Sikes et al., 1980), higher pH observed under low turbulent conditions could have been result of increased CO<sub>2</sub> uptake by *P. globosa* cells. This suggests a negative effect of microscale turbulence on CO<sub>2</sub> acquisition by *P. globosa* cells. Phytoplankton cells smaller than 1 mm are known to be surrounded by a boundary layer in which the transport of nutrients and wastes is governed by molecular diffusion (Lazier and Mann, 1989). Turbulence decreases the size of this boundary layer and thus the diffusion path length and enhances the flux of inorganic carbon towards phytoplanktonic cells. Peperzak (2002) concluded that an increase of fluxes occurs when colonies grow beyond 500 and 1000 µm in diameter under high (1 s<sup>-1</sup>) and low (0.01 s<sup>-1</sup>) shear rates respectively. In our cultures, colonies were smaller than 500 µm diameter under all turbulent conditions, and in accordance with Peperzak (2002) we did not observed any increase in CO<sub>2</sub> acquisition with increasing turbulence. *P. globosa* cells convert HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> to CO<sub>2</sub> extracellularly by the enzyme carbonic anhydrase and the concomitant production of OH<sup>-</sup> does increase pH (Elzenga et al., 2000). The increase of the pH in the medium causes a modification in the carbonate equilibrium and thus contributes to the decrease in CO<sub>2</sub> concentrations. Extracellular carbonic anhydrase is expressed by many but not all autotrophic species of aquatic unicellular protists (Hobson et al., 2001). The diatoms and other species of phytoplankton that coexist with *P. globosa* in the medium and who can not compensate for this deficit in CO<sub>2</sub> by using HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, will see their growth rates decline due to the limitation of C<sub>i</sub>. (Peperzak, 2002). The growth rates of several species of diatoms are reduced at high pH (Hinga, 1992; Riebesell, et al., 1993; Chen and Durbin, 1994). Under low turbulence conditions, CO<sub>2</sub> and pH induced limitation may thus be important clues to understanding the seasonal dominance of *Phaeocystis* over diatoms.

#### Turbulence in microcosms

Generation of ecologically relevant turbulence in the laboratory is challenging due to the complexity of turbulent forcing mechanisms in nature and the requirement for a large range of

turbulent eddy scales (Sullivan et al., 2003). Most methods create unrealistically high turbulence intensities (Peters and Redondo, 1997). The apparatus used in this study allowed us to generate three realistic intensities of three-dimensional and isotropic small-scale turbulence.

Although seldom investigated, small-scale turbulence could be a critical factor determining which taxon dominates the ecosystem. The effect of small-scale turbulence should be treated much like the effects of light, nutrients, or temperature on different phytoplankton species, as a potential physiological factor in the ecology of many phytoplankton (Sullivan and Swift, 2003). The present laboratory experiments are the first step toward understand the mechanisms of interaction between small-scale turbulence and *Phaeocystis globosa*. At a cellular level, turbulence is capable of influencing nitrogen and inorganic carbon uptakes, and single cells division rates. These phenomena could have significant consequences on population growth and on the development of the colonial phase. Under high turbulent conditions *P. globosa* population growth appeared greatly limited while considering the Margaleff's mandala (1978) these high turbulent conditions could favour the development of diatoms. Moreover, depending on the level of turbulence to witch the *P. globosa* cells are subjected can influence the growth of other microalgae present in the medium. Thus, these small-scale phenomena could have implications at larger scales on seasonal phytoplankton succession in the Eastern English Channel.

## Conclusions

Investigations of the effects of realistic levels of small-scale turbulence on *Phaeocystis globosa* growth rates and colony formation showed differential results suggesting adaptive responses that may lead to a competitive advantage. Such factors may be critically important to understand the dominance of *Phaeocystis* over diatoms in the coastal waters of the Eastern English Channel. As turbulence increased to a threshold ( $\varepsilon = 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ), *P. globosa* single cells exhibited slower growth rates, an *a priori* negative effect, thought here to be an adaptive response leading to enhanced colony formation. Above this turbulent threshold the prolonged exposure of *P. globosa* cells to such

intensities of turbulence, could have irreversible negative effects on cell growth and on the development of the colonial phase. However, the potential fragmentation of large colonies, and possible formation of flagellated cells under high turbulent conditions might be competitive advantages for *P. globosa* when calmer conditions again prevail in natural waters. This study clearly showed significant effects of small-scale turbulence on critical processes of *Phaeocystis globosa* growth and life cycle, indicating that small-scale turbulence may be an important factor controlling the seasonal phytoplankton succession in the Eastern English Channel.

#### Acknowledgements

The authors thank Dr. Louis Peperzak for providing *P. globosa* strain and two anonymous reviewers for their helpful comments. This study was done within the frame-work of the PNEC (Programme National d'Environnement Côtier) "Manche Orientale-sud Mer du Nord".

#### References

- Alcaraz, M., Marrasé, C., Peters, F., Arin, L., Malits, A., 2002. Effects of turbulence conditions on the balance between production and respiration in marine planktonic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 242, 63-71.
- Arin, L., Marrasé, C., Maar, M., Peters, F., Sala, M.-M., Alcaraz, M., 2002. Combined effects of nutrients and small-scale turbulence in a microcosm experiment. I. Dynamics and size distribution of osmotrophic plankton. *Aquat. Microb. Ecol.* 29, 51-61.
- Berdalet, E., 1992. Effect of turbulence on the marine dinoflagellate *Gymnodinium nelsonii*. *J. Phycol.* 28, 267-272.
- Cadée, G.C., Hegeman, J., 1986. Seasonal and annual variation in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Neth. J. Sea Res.* 20, 29-36.

- Cariou, V., Casotti, R., Birrien, J.L., Vaulot, D., 1994. The initiation of *Phaeocystis* colonies. J. Plankton Res. 16, 457-470.
- Chen, C.Y., Durbin, E.G., 1994. Effects of pH on the growth and carbon uptake of marine phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109, 83-94.
- Denman, K.L., Gargett, A.E., 1983. Vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. Limnol. Oceanogr. 28, 801-815.
- Elzenga, J.T.M., Prins, H.B.A., Stefels, J., 2000. The role of extracellular carbonic anhydrase activity in inorganic carbon utilization of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): A comparison with other algae using the isotopic disequilibrium technique. Limnol. Oceanogr. 45, 372-380.
- Estrada, M., Berdalet, E., 1997. Phytoplankton in a turbulent world. Sci. Mar. 61, 125-140.
- Gieskes, W.W.C., Kraay, G.W., 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. Neth. J. Sea Res. 9, 166-196.
- Guillard, R.R.L., 1975. Culture of marine invertebrate animals. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. Smith, W.L. and Chanley, M.H., Plenum Press, New York and London, 30-60.
- Hinga, K.R., 1992. Co-occurrence of dinoflagellate bloom and high pH in marine enclosures. Mar. Ecol. Prog. Ser. 86, 181-187.
- Hobson, L.A., Hanson, C.E., Holeton, C., 2001. An ecological basis for extracellular carbonic anhydrase in marine unicellular algae. J. Phycol. 37 (5): 717-723.
- Jenkinson, I.R., 1986. Oceanographic implications of non-newtonian properties found in phytoplankton cultures. Nature 323, 435-437.
- Juhl, A.R., Latz, M.I., 2002. Mechanisms of fluid shear-induced inhibition of population growth in a red-tide dinoflagellate. J. Phycol. 38, 683-694.
- Karentz, D., 1987. Dinoflagellate cell cycles, *Phycotalk*. D. H. Kumar (ed.), Print House, India, pp. 377-397.

- Karp-Boss, L., Boss, E., Jumars, P.A., 1996. Nutrients fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion. *Oceanogr. Mar. Biol. Annual Revue* 34, 71-107.
- Karp-Boss, L., Boss, E., Jumars, P.A., 2000. Motion of dinoflagellates in a simple shear flow. *Limnol. Oceanogr.* 45, 1594-1602.
- Kiorboe, T., 1997. Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *Sci. Mar.* 61, 141-158.
- Kolmogorov, A.N., 1941. The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynold's numbers. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR* 30, 299-303.
- Kornmann, P., 1955. Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen. *Helgoänder wiss. Meeresunters.* 5, 218-233.
- Koroleff, F., 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Int. Cons. Explor. Sea* 9, 1-6.
- Lancelot, C., Mathot, S., 1985. Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short- and long-term incubations with <sup>14</sup>C bicarbonate. II. *Phaeocystis pouchetti* colonial population. *Mar. Biol.* 86, 227-232.
- Lazier, J.R.N., Mann, K.H., 1989. Turbulence and the diffusive layers around small organisms. *Deep Sea Res.* 36, 1721-1733.
- Legendre, L., Demers, S., LeFaivre, D., 1986. Biological production at marine ergoclines. In: (ed.), J.C.J.N. (Ed.), *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-54.
- Margalef, R., 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1, 493-509.
- Margalef, R., 1997. Turbulence and marine life. *Sci. Mar.* 61, 109-123.
- Matrai, P.A., Vernet, M., Hood, R., Jennings, A., 1995. Light-dependence of carbon and sulfur production by polar clones of the genus *Phaeocystis*. *Mar. Biol.* 124, 157-167.
- Meyer, A.A., Tackx, M., Daro, N., 2000. Xanthophyll cycling in *Phaeocystis globosa* and *Thalassiosira* sp.: a possible mechanism for species succession. *J. Sea Res.* 43, 373-384.

- Moestrup, O., 1979. Identification by electron microscopy of marine nanoplankton from New Zealand, including the description of four new species. *New. Zeal. J. Bot.* 17, 61-95.
- Myklestad, S., Haug, A., 1972. Production of carbohydrates by the marine diatom *Chaetoceros affinis* var. *willei* (Gran) Hustedt. I. Effects of the concentration of nutrients in the culture medium. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9: 125-136.
- Parke, M., Green, J.C., Manton, I., 1971. Observations on the fine structure of zooids of the genus *Phaeocystis* (Haptophyceae). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 51, 927-941.
- Peperzak, L., 2002. The wax and the wane of *Phaeocystis globosa* blooms. Rijksuniversiteit Groningen, Pays Bas, Groningen, pp. 254.
- Peperzak, L., Colijn, F., Gieskes, W.W.C., Peeters, J.C.H., 1998. Development of the diatom-*Phaeocystis* spring bloom in the Dutch coastal zone of the North Sea: the silicon depletion versus the daily irradiance threshold hypothesis. *J. Plankton Res.* 20, 517-537.
- Peperzak, L., Colijn, F., Vrieling, E.G., Gieskes, W.W.C., Peeters, J.C.H., 2000c. Observations of flagellates in colonies of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae); a hypothesis for their position in the life cycle. *J. Plankton Res.* 22, 2181-2203.
- Petersen, J.E., Sanford, L.P., Kemp, W.M., 1998. Coastal plankton responses to turbulent mixing in experimental ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 171, 23-41.
- Ploug, H., Stolte, W., Epping, H.G., Jorgensen, B.B., 1999a. Diffusive boundary layers, photosynthesis, and respiration of the colony-forming plankton algae, *Phaeocystis* sp.. *Limnol. Oceanogr.* 44 (8): 1949-1958.
- Ploug, H., Stolte, W., Jorgensen, B.B., 1999b. Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.-implications for nutrient uptake and cellular growth. *Limnol. Oceanogr.* 44 (8): 1959-1967.
- Pouchet, M.G., 1892. Sur une algue pélagique nouvelle. *Compt. Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 44, 34-36.



- Riebesell, U., Wolf-Gladrow, D.A., Smetacek, V., 1993. Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates. *Nature* 361, 249-251.
- Rousseau, V., Vaultot, D., Casotti, R., Cariou, V., Lenz, J., Gunkel, J., Baumann, M.E.M., 1994. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses. *J. Marine Syst.* 5, 23-39.
- Savidge, G., 1981. Studies of the effect of small-scale turbulence on phytoplankton. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 61, 477-488.
- Scherffel, A., 1900. *Phaeocystis globosa* nov. spec. nebst einigen Betrachtungen Über die phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. *Wiss. Meer. Abteilung Helgoland N. F. Bd. 4*, 1-29.
- Seuront, L., Gentilhomme, V., Lagadeuc, L., 2002. Small-scale nutrient patches in tidally mixed coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232, 29-44.
- Seuront, L., Yamazaki, H., Souissi, S., 2004. Hydrodynamic disturbance and zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies* 43, 376-387.
- Sikes, C.S., Roer, R.D., Wilbur, K.M., 1980. Photosynthesis and coccolith formation: Inorganic carbon sources and net inorganic reaction of deposition. *Limnol. Oceanogr.* 25, 248-261.
- Smayda, T.J., Reynolds, C.S., 2000. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellates blooms. *J. Plankton Res.* 23, 447-461.
- Stiansen, J.E., Sundby, S., 2001. Improved methods for generating and estimating turbulence in tanks suitable for fish larvae experiments. *Sci. Mar.* 65, 151-167.
- Stumm, W., Morgan, J. J., 1996. *Aquatic Chemistry*. John Wiley and Sons ed., New York.
- Sullivan, J.M., Swift, E., 2003. Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. *J. Phycol.* 39, 83-94.
- Sullivan, J.M., Swift, E., Donaghay, P.L., Rines, J.E.B., 2003. Small-scale turbulence affects the division rate and morphology of two red-tide dinoflagellates. *Harmful Algae* 2, 183-199.

- Thomas, W.T., Vernet, M., Gibson, C.H., 1995. Effects on small-scale turbulence on photosynthesis, pigmentation, cell division, and cell size in the marine dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* (dinophyceae). *J. Phycol.* 31, 50-59.
- Thomson, S.M., Turner, J.S., 1975. Mixing across an interface due to turbulence generated by an oscillating grid. *J. Fluid Mech.* 67, 349-368.
- Thronsen, J., 1978. Preservation and storage. In: Sournia, A. (Ed.), *Phytoplankton manual*. UNESCO, Paris, pp. 69-74.
- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. int. Verein. Limnol.* 9, 1-39.
- Van Boekel, W., 1992. *Phaeocystis* colony mucus components and the importance of calcium ions for colony stability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87, 301-305.
- Vaulot, D., Birrien, J.L., Marie, D., Casotti, R., Veldhuis, M.J.W., Kraaij, G.W., Chrétiennot-Dinet, M.J., 1994. Morphology, ploidy, pigment composition, and genome size of cultured strains of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae). *J. Phycol.* 30, 1022-1035.
- Zar, J.H., 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall International Editions, 662 pp.

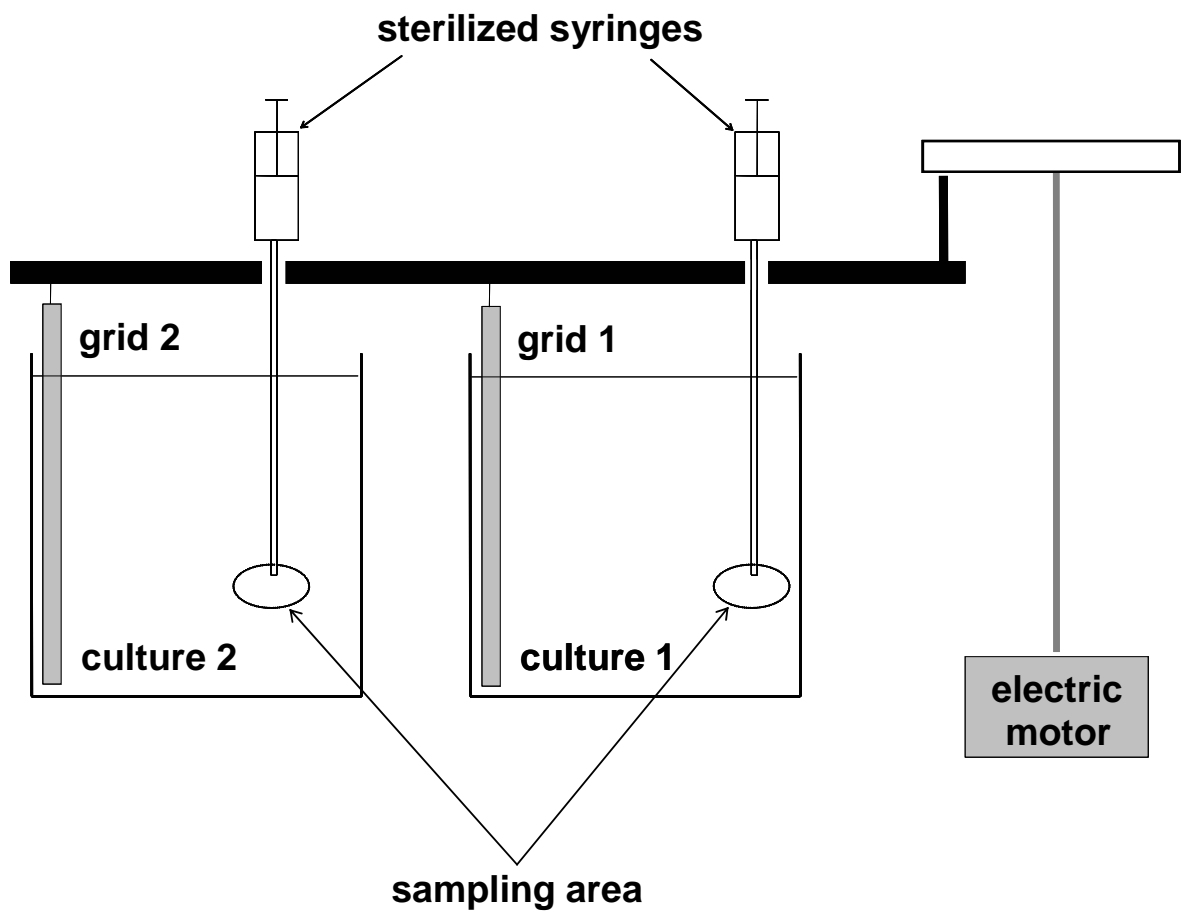


Figure 1 :

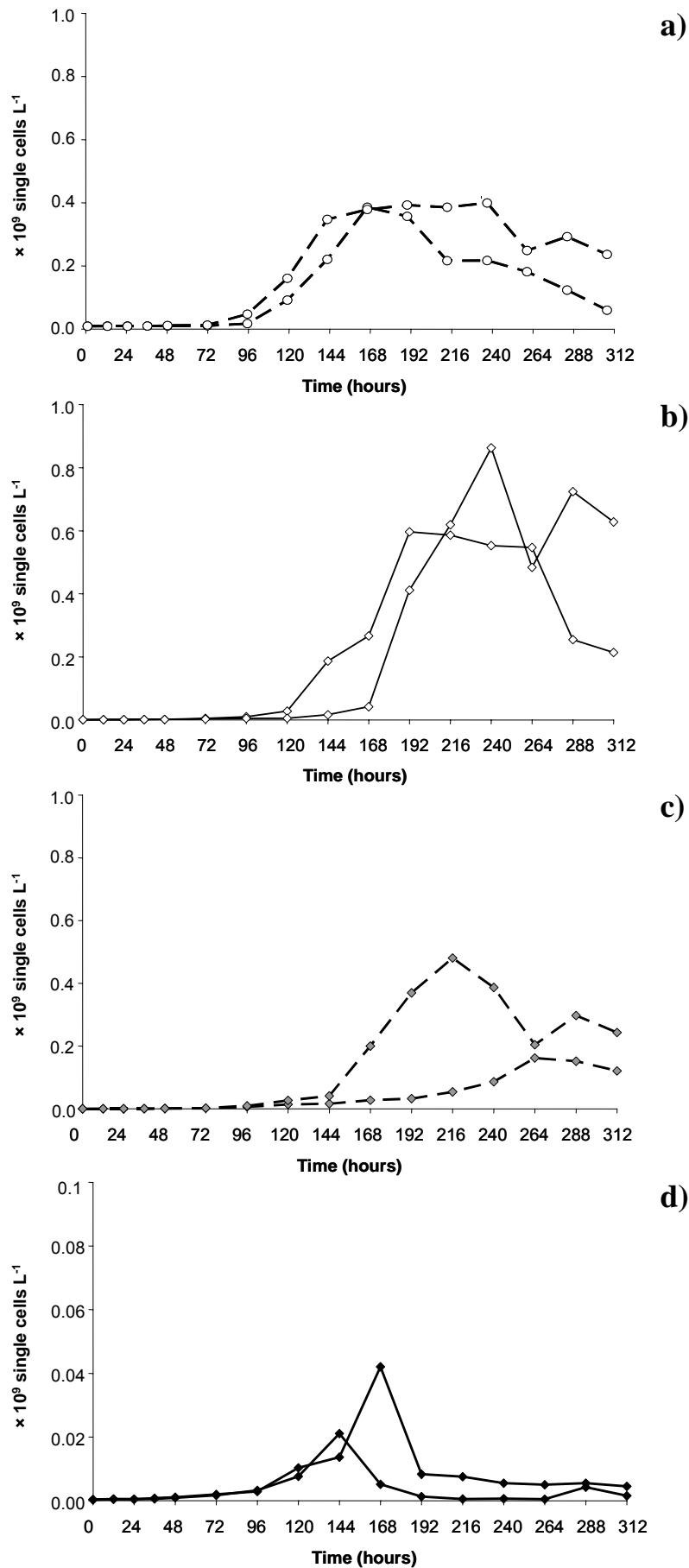


Figure 2:

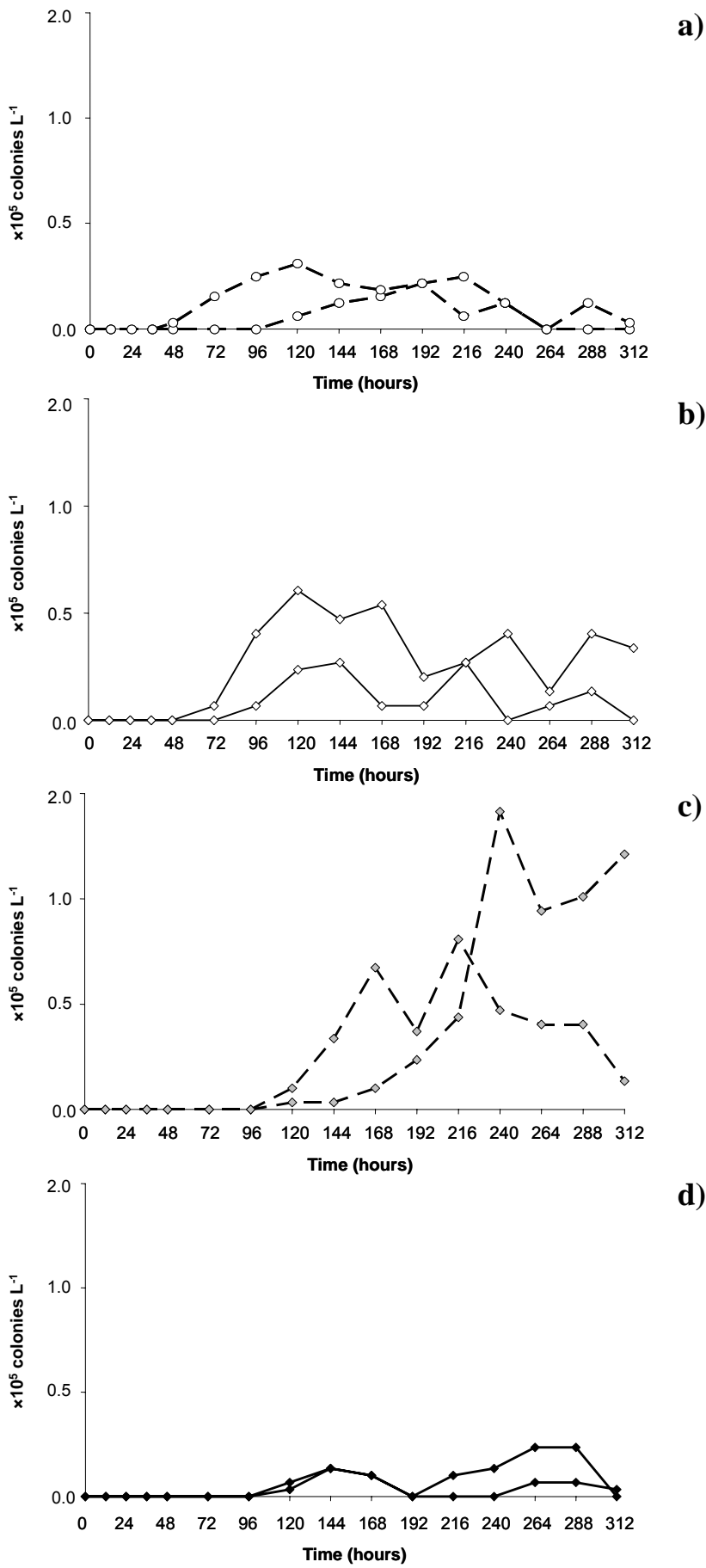


Figure 3:

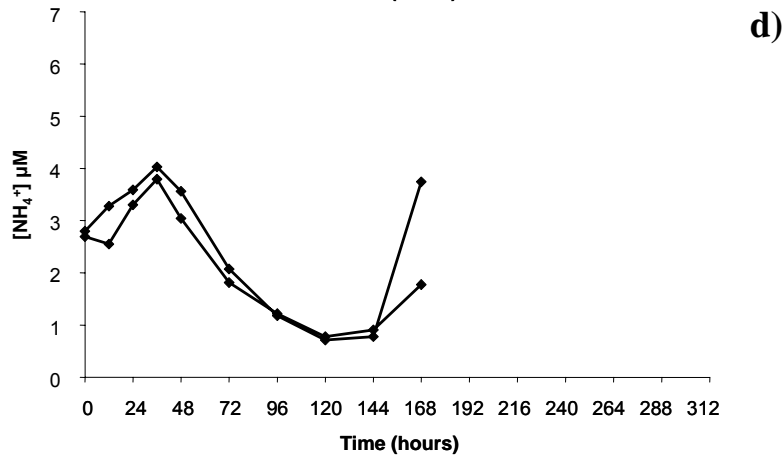
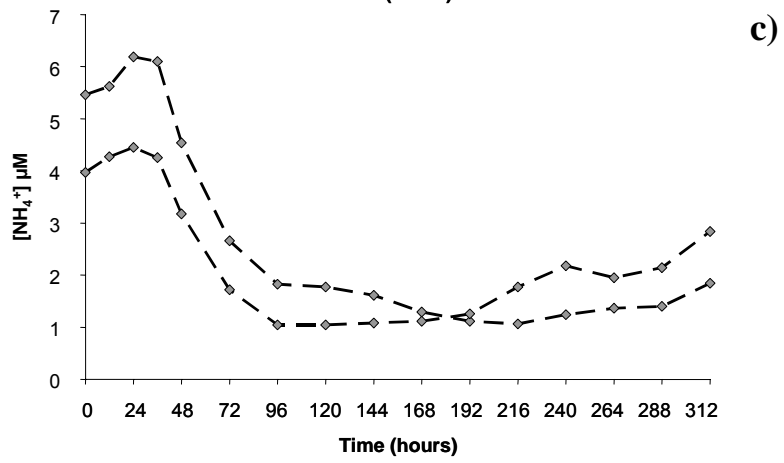
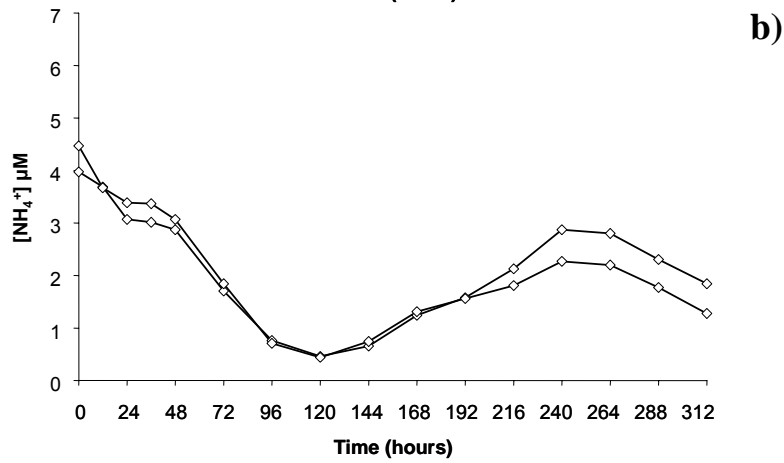
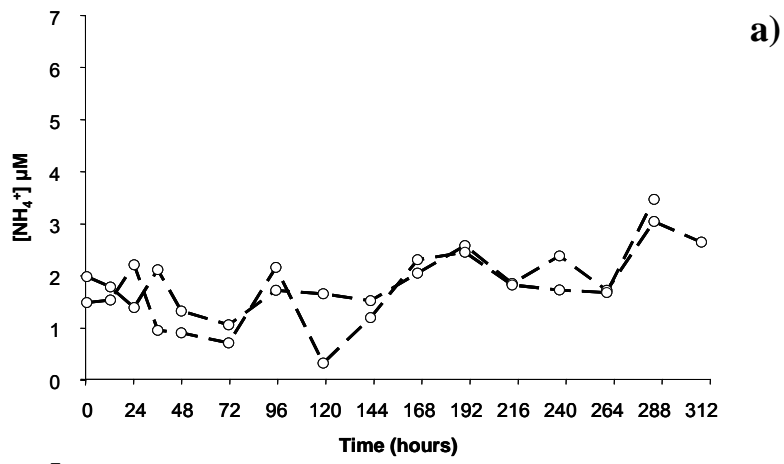


Figure 4:

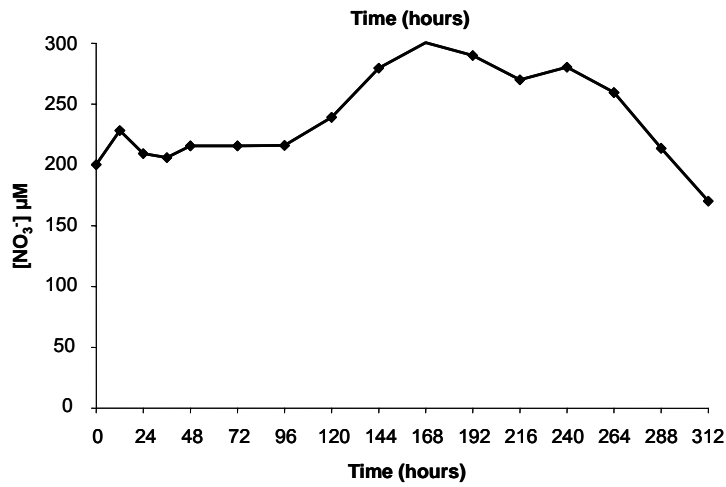
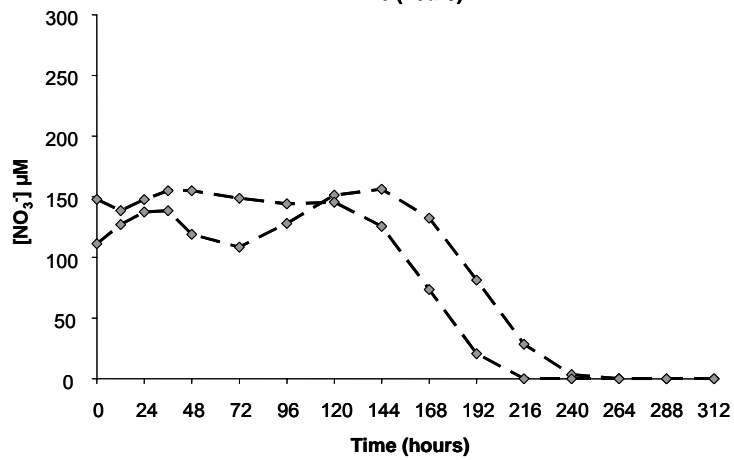
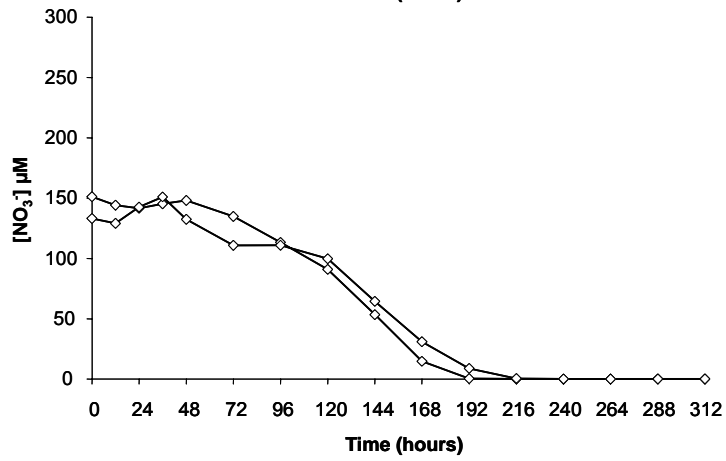
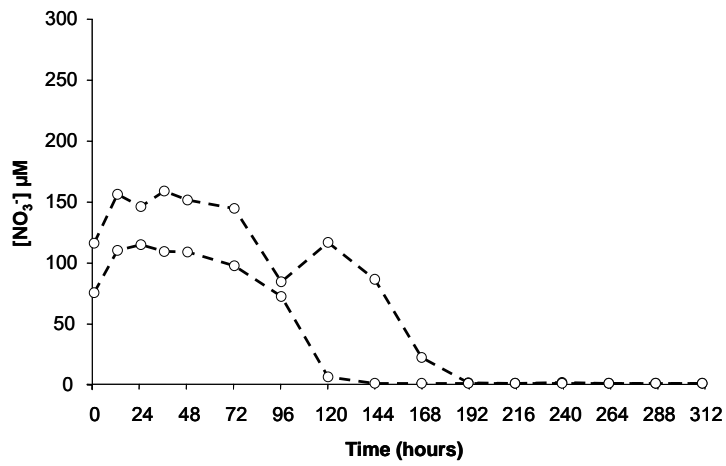


Figure 5:

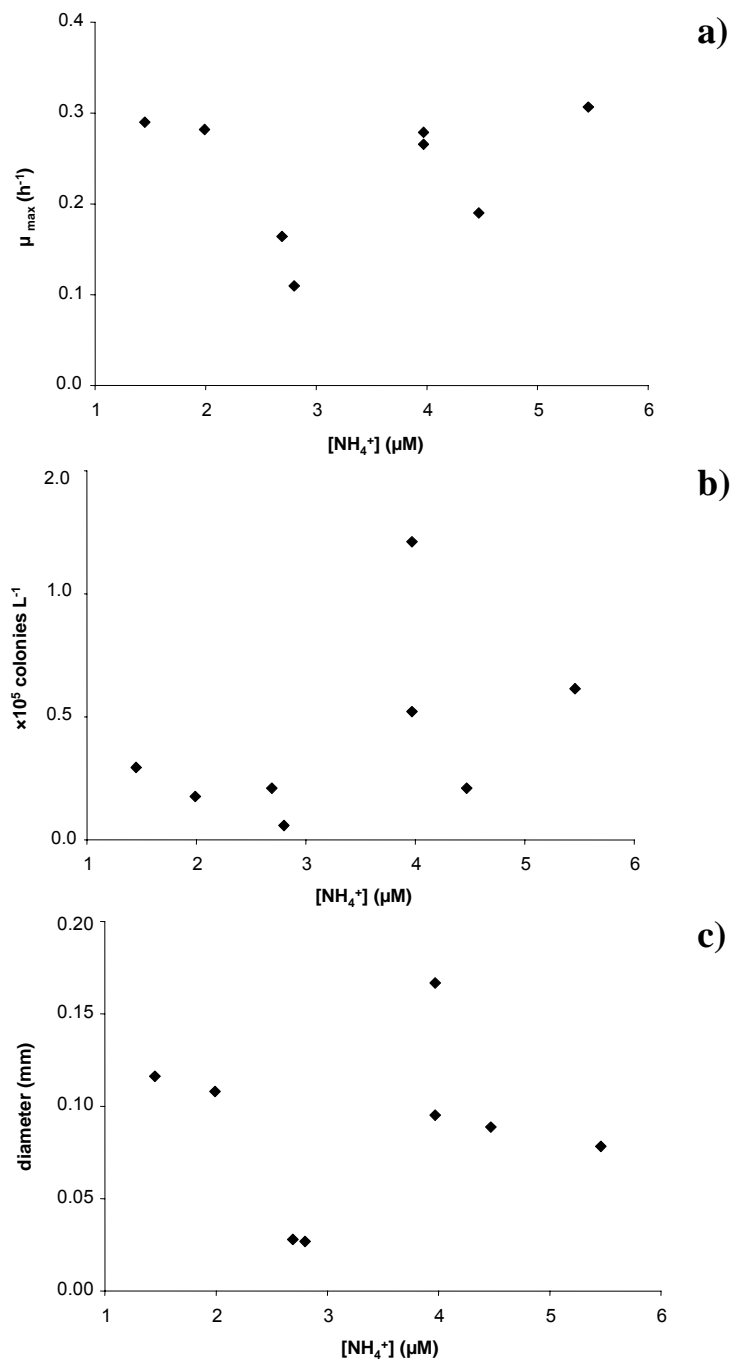


Figure 6:



Table 1:

Turbulence levels	Replicates	$\epsilon$ ( $\text{m}^2 \text{s}^{-3}$ )	$V_{\text{batch culture}}$ (L)	$V_{P.globosa}$ (mL)
<i>NT</i>	2	0	4	4
<i>LT</i>	2	$10^{-6}$	5	5
<i>MT</i>	2	$10^{-5}$	5	5
<i>HT</i>	2	$10^{-4}$	5	5

Table 2:

	$[\text{O}_2]$ ( $\text{mg L}^{-1}$ )	pH
<i>NT</i>	10.60 $\pm$ 3.69	8.64 $\pm$ 0.43
<i>LT</i>	9.50 $\pm$ 1.13	8.45 $\pm$ 0.47
<i>MT</i>	8.57 $\pm$ 0.70	8.10 $\pm$ 0.35
<i>HT</i>	8.63 $\pm$ 0.82	7.96 $\pm$ 0.22

$[\text{O}_2]$  and pH mean values ( $\pm$  S.D.)

Table 3:

Turbulence levels	$\text{cell}_{\max}$ (cells L <sup>-1</sup> )	$\mu_{\max}$ (h <sup>-1</sup> )	$\text{colo}_{\max}$ (colonies L <sup>-1</sup> )	$d_{\max}$ (mm)	$\rho^*_{\max} \text{NH}_4^+$ ( $\mu\text{M cell}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	$\rho^*_{\max} \text{NO}_3^-$ ( $\mu\text{M cell}^{-1} \text{h}^{-1}$ )
<i>NT</i>	$4.13 \times 10^8$	0.282	$2.36 \times 10^4$	0.1163	$2.48 \times 10^{-7}$	$4.57 \times 10^{-7}$
	$4.28 \times 10^8$	0.290	$3.37 \times 10^4$	0.1080	$0.58 \times 10^{-7}$	$2.73 \times 10^{-7}$
<i>LT</i>	$5.97 \times 10^8$	0.279	$6.06 \times 10^4$	0.1750	$2.52 \times 10^{-7}$	$1.98 \times 10^{-7}$
	$8.63 \times 10^8$	0.284	$2.69 \times 10^4$	0.1525	$6.49 \times 10^{-7}$	$7.59 \times 10^{-7}$
<i>MT</i>	$1.62 \times 10^8$	0.266	$1.41 \times 10^5$	0.1586	$1.34 \times 10^{-7}$	$2.64 \times 10^{-7}$
	$4.81 \times 10^8$	0.307	$8.08 \times 10^4$	0.0842	$2.46 \times 10^{-7}$	$3.40 \times 10^{-7}$
<i>HT</i>	$2.11 \times 10^7$	0.110	$1.35 \times 10^4$	0.0383	$1.35 \times 10^{-7}$	$1.68 \times 10^{-6}$
	$4.20 \times 10^7$	0.164	$2.36 \times 10^4$	0.0300	$1.00 \times 10^{-7}$	

## Figure captions

**Figure 1:** Diagrammatic side view of turbulence mechanism.

**Figure 2:** Time course of single cell numbers (cells L<sup>-1</sup>) for each turbulence level **a)** HT, **b)** MT, **c)** LT and **d)** NT.

**Figure 3:** Time course of colony numbers (colonies L<sup>-1</sup>) for each turbulence level; **a)** HT, **b)** MT, **c)** LT and **d)** NT.

**Figure 4:** Time course of ammonia concentrations [NH<sub>4</sub><sup>+</sup>] (μM) for each turbulence level, **a)** HT, **b)** MT, **c)** LT and **d)** NT.

**Figure 5:** Time course of nitrate concentrations [NO<sub>3</sub><sup>-</sup>] (μM) for each turbulence level, **a)** HT, **b)** MT, **c)** LT and **d)** NT.

**Figure 6:** **a)** Maximum single cell growth rates, μ<sub>max</sub> (cell L<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>), **b)** maximum colonies numbers (colo l<sup>-1</sup>), **c)** maximum colonies diameter (mm) and **d)** maximum apparent nitrate uptake rates, ρ<sup>\*</sup><sub>max NO<sub>3</sub>-</sub> (μM cell<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) as a function of initial [NH<sub>4</sub><sup>+</sup>]<sub>i</sub> (μM) for each turbulent condition tested.

**Table 1:** Turbulence levels, replicate number, corresponding turbulent energy kinetic dissipation rates; ε (m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>), experimental culture volume; V<sub>microcosm</sub> and inoculated *P.globosa* volume; V<sub>*P.globosa*</sub> ml. For each experiment V<sub>*P.globosa*</sub> represents 0.1 % of V<sub>microcosm</sub>.

**Table 2:** Dissolved oxygen concentrations [O<sub>2</sub>] (mg L<sup>-1</sup>) and pH values during experiments inside each microcosms.

**Table 3:** Maximum single cell numbers, cell<sub>max</sub> (cells L<sup>-1</sup>) ; maximum growth rates, μ<sub>max</sub> (1 h<sup>-1</sup>); maximum colony number, colo<sub>max</sub> (colonies L<sup>-1</sup>) ; maximum colony diameter, d<sub>max</sub> (mm) ; maximum apparent ammonia uptake rate, ρ<sup>\*</sup><sub>max NH<sub>4</sub><sup>+</sup></sub> (μM cell<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) maximum apparent nitrate uptake rate, ρ<sup>\*</sup><sub>max NO<sub>3</sub><sup>-</sup></sub> (μM cell<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) under each turbulent level.

---