
Réponse de la rade de Brest à l'augmentation des apports de sels nutritifs

Olivier Le Pape, Yolanda Del Amo, Philippe Cann,
Alain Ménesguen, Alain Aminot, Bernard Quéguiner, Paul Tréguer

Situés à l'interface entre les fleuves et la mer côtière, et constituant la partie terminale des bassins versants, les estuaires sont le réceptacle de quantités considérables d'effluents. Très enrichis par ces apports et peu turbides dans leur partie externe, les systèmes estuariens disposent d'un haut potentiel de production biologique et sont sensibles à l'enrichissement du milieu. Sur de nombreux écosystèmes littoraux, l'accroissement des apports azotés entraîne une augmentation de la biomasse de phytoplancton et un appauvrissement de la diversité floristique du fait du développement de quelques espèces opportunistes (Dederen, 1993). De plus, le développement excessif des microalgues peut engendrer des phénomènes d'anoxie des eaux de fond et, par conséquent, des mortalités des populations benthiques (Merceron, 1988).

La rade de Brest possède les caractéristiques nutritives des zones estuariennes : elle collecte des quantités croissantes d'effluents et les teneurs en sels nutritifs en font une baie très enrichie (Monbet et Bassoulet, 1989). Par référence à des écosystèmes comparables, tout laisse à penser que d'importantes perturbations pourraient y survenir. Le caractère eutrophe de cet écosystème s'est d'ailleurs déjà manifesté par quelques anoxies ponctuelles ainsi que par des phénomènes localisés d'eaux colorées.

Ce travail a cherché à évaluer les risques que comporte l'augmentation des potentialités trophiques de la rade de Brest. Pour ce faire, nous avons procédé en deux étapes successives :

- effectuer un état des lieux de l'écosystème puis analyser son évolution au cours des deux dernières décennies, ceci afin d'observer la réponse de la rade de Brest à son enrichissement,
- construire un modèle mathématique des cycles biogéochimiques des éléments limitant la production primaire dans la rade, permettant de quantifier les rôles respectifs des différents facteurs contrôlant cet écosystème et d'envisager différentes hypothèses sur son évolution.

Matériel et méthodes

■ La collecte des données en 1993

Afin de mesurer les constituants majeurs des cycles biogéochimiques, trente sorties en mer ont été effectuées. Ces cycles ont ainsi été suivis, mensuellement en hiver et jusqu'à deux fois par semaine durant la période de forte production primaire. Les méthodes d'analyse utilisées afin de déterminer les caractéristiques hydrologiques et les concentrations en sels nutritifs et en chlorophylle a sont détaillées dans Le Pape *et al* (accepté).

Olivier Le Pape
Philippe Cann
Alain Ménesguen
Alain Aminot
Laboratoire DEL/CMCN
IFREMER, BP 70
29280 Plouzané

Yolanda Del Amo
Bernard Quéguiner
Paul Tréguer
URA CNRS 1513
IUEM, UBO,
6 avenue le Gorgeu,
BP 452,
29275 Brest

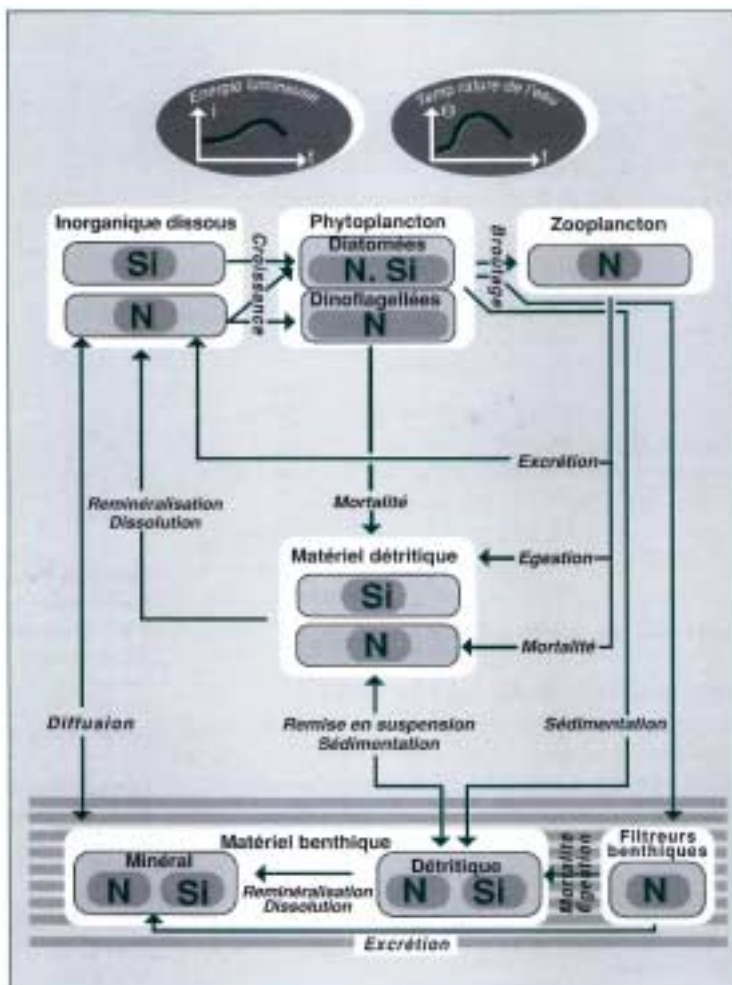
Tableau 1. – Données collectées sur la rade de Brest de 1975 à 1992 ▼

Année	Paramètres mesurés	Sources
1975, 1976, 1978	sels nutritifs*	données R.N.O.**
1977	sels nutritifs, chlorophylle a	R.N.O.
1981, 1982	sels nutritifs, oxygène, chlorophylle a	Queguiner, 1982 complété par R.N.O.
1983	sels nutritifs, oxygène, chlorophylle a	Hafsaoui, 1984 complété par R.N.O.
1992	sels nutritifs, oxygène, chlorophylle a	Ragueneau, 1994 complété par R.N.O. et A. Daniel

* « sels nutritifs » fait référence aux mesures de nitrate + nitrite, ammonium, phosphate et silicate.

** R.N.O : Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin, Ministère de l'Environnement, France.

Figure 1. – Schéma conceptuel du modèle biologique ▼



■ Origine des données antérieures

Durant les 20 dernières années, différents projets ont été menés afin d'étudier les conditions biogéochimiques en rade de Brest, les analyses ayant toujours été effectuées avec des méthodes comparables. Nous avons collecté tous les cycles annuels pour lesquels les campagnes comportaient au minimum des mesures bihebdomadaires au printemps et des mesures mensuelles durant le reste de l'année (tableau 1).

■ La modélisation de cet écosystème

Le modèle mathématique des cycles des éléments limitant la production primaire sur ce site s'inspire de travaux réalisés sur d'autres estuaires. La méthode qui consiste à coupler une représentation simplifiée de la circulation hydrodynamique dans la zone d'étude à une formulation mathématique des processus biogéochimiques a notamment été utilisée en baie de Vilaine par Chapelle (1991).

Ce modèle a été mis au point sur le logiciel « ELISE » qui permet de coupler, par un découpage géographique en boîtes, les résultats d'un modèle hydrodynamique avec des équations biologiques (Menesguen, 1991). Les champs de courants sont calculés par un modèle courantologique de la rade de Brest (Salomon et Breton, 1991). Le système a ainsi été découpé en 15 boîtes puis ce modèle physique a été calibré de façon à reproduire les caractéristiques hydrologiques (salinité, température, temps de résidence des eaux) de la rade de Brest (Le Pape et Ménesguen, accepté).

Le modèle biologique comprend, outre les fractions minérale et organique de l'azote et du silicium dans l'eau et dans le sédiment, deux groupes phytoplanctoniques : les diatomées et les dinoflagellés. La croissance de ces microalgues est modulée simultanément par la température de l'eau, la lumière et la richesse du milieu en sels nutritifs. Une variable zooplancton et un compartiment « filtreurs benthiques » permettent de simuler la fonction de brouillage. Les interactions entre ces différents compartiments sont représentées sur le schéma conceptuel du modèle (figure 1) ; le détail et l'origine des équations, des paramètres, des conditions aux limites et des variables forçantes utilisés sont donnés dans Le Pape et Ménesguen, accepté.

L'évolution de l'écosystème « rade de Brest » entre 1975 et 1993

Les résultats présentés ici concernent essentiellement la partie centrale de la rade de Brest et, plus précisément, une station de mesure, dénommée R3, considérée comme représentative de l'écosystème (Queguiner, 1982).

■ Tendances générales des sels nutritifs et des biomasses de phytoplancton

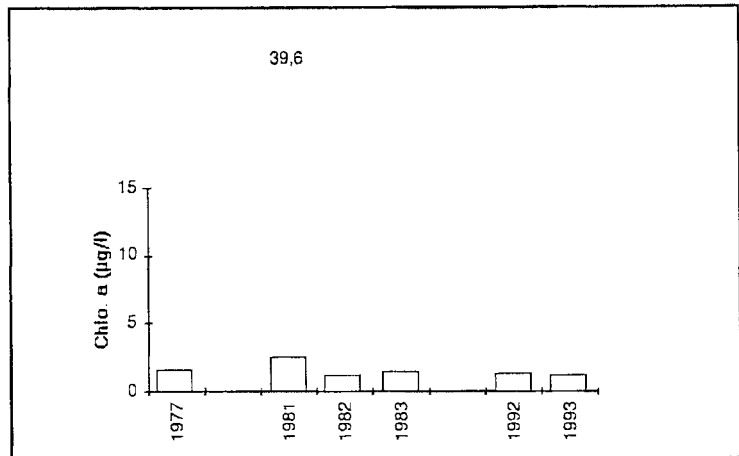
Du fait du développement des activités agricoles, les concentrations en nitrate plus nitrite dans l'Aulne (Joanny *et al.*, 1993) montrent une augmentation moyenne, calculée par régression linéaire, de $23 \mu\text{mol. l}^{-1} \text{NO}_2 + \text{NO}_3$ par an depuis 1975 ; ces concentrations ont doublé durant cette période.

Les biomasses phytoplanctoniques ne semblent pas avoir évolué en conséquence puisque ni les maximums annuels, ni les concentrations moyennes intégrées sur l'année ne révèlent de tendance croissante (figure 2). Il n'en va pas de même pour le rapport Si/N, calculé à partir des concentrations intégrées en NID (azote inorganique dissous : $\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_4$) et en silicate durant la période de limitation de la production primaire par les sels nutritifs. Cette période, bien caractérisée sur chaque cycle annuel (figure 4), débute après le premier pic printanier, quand les concentrations en sels nutritifs chutent, et s'achève après les premières crues automnales. La figure 3 montre la décroissance de ce rapport Si/N durant les deux dernières décennies.

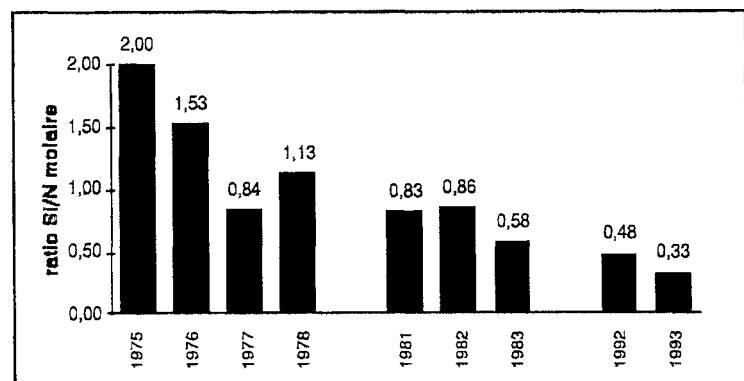
■ Comparaison de deux cycles annuels : 1977 et 1993

Ces deux années présentent des conditions climatiques (température, débits des fleuves, radiation solaire) comparables.

Les concentrations en chlorophylle a (figure 4) mettent en évidence une succession de poussées phytoplanctoniques, depuis le début du mois d'avril jusqu'à juin, puis une faible biomasse de microalgues durant l'été. Aucune évolution n'apparaît entre ces deux années. Les maximums en chlorophylle a observés en rade ($< 10 \mu\text{g/l}$) n'engendrent pas d'anoxie des eaux de fond ; la plus faible concentration en oxygène mesurée est de $5,3 \text{ mg. l}^{-1}$ en 1993 et le minimum de saturation en oxygène de 96,2 %. Des valeurs comparables sont obtenues sur l'ensemble des données disponibles.



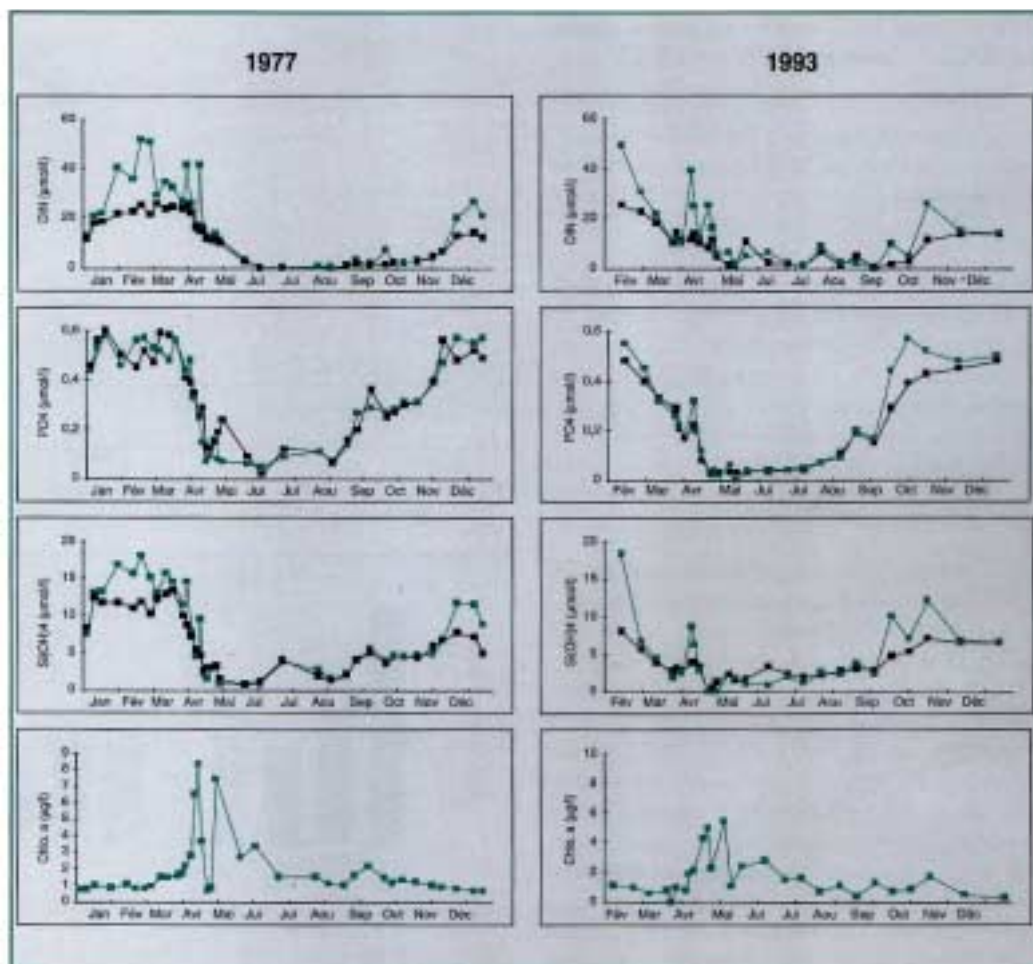
▲ Figure 2. – Concentrations en chlorophylle a maximales (■) et intégrées sur l'année (■) au point R3



▲ Figure 3. – Ratios Si/N molaires au point R3 durant la période où les sels nutritifs sont limitants

La dynamique du contrôle de la production primaire par les sels nutritifs est similaire pour ces deux années (fig. 4). Elle commence par l'épuisement du silicium dans le milieu après le premier bloom puis se maintient durant toute la période estivale du fait des faibles concentrations en azote et aussi en silicium et en phosphore. Ainsi, le recyclage rapide du silicium et du phosphore dans le milieu conduit au maintien d'une limitation azotée de la production primaire en été (Ragueneau, 1994) ; ce résultat se vérifie d'ailleurs sur les quatre stations de mesure. Une analyse de l'ensemble des données montre cependant que les périodes d'épuisement du milieu en azote sont moins fréquentes ces dernières années que durant la décennie 70 et que les dépletions en silicium et en phosphore sont désormais plus durables.

Bien que l'importance de l'azote comme élément limitant la production primaire en rade de Brest ait été démontrée (Queguiner, 1982 ; Hafsaoui,

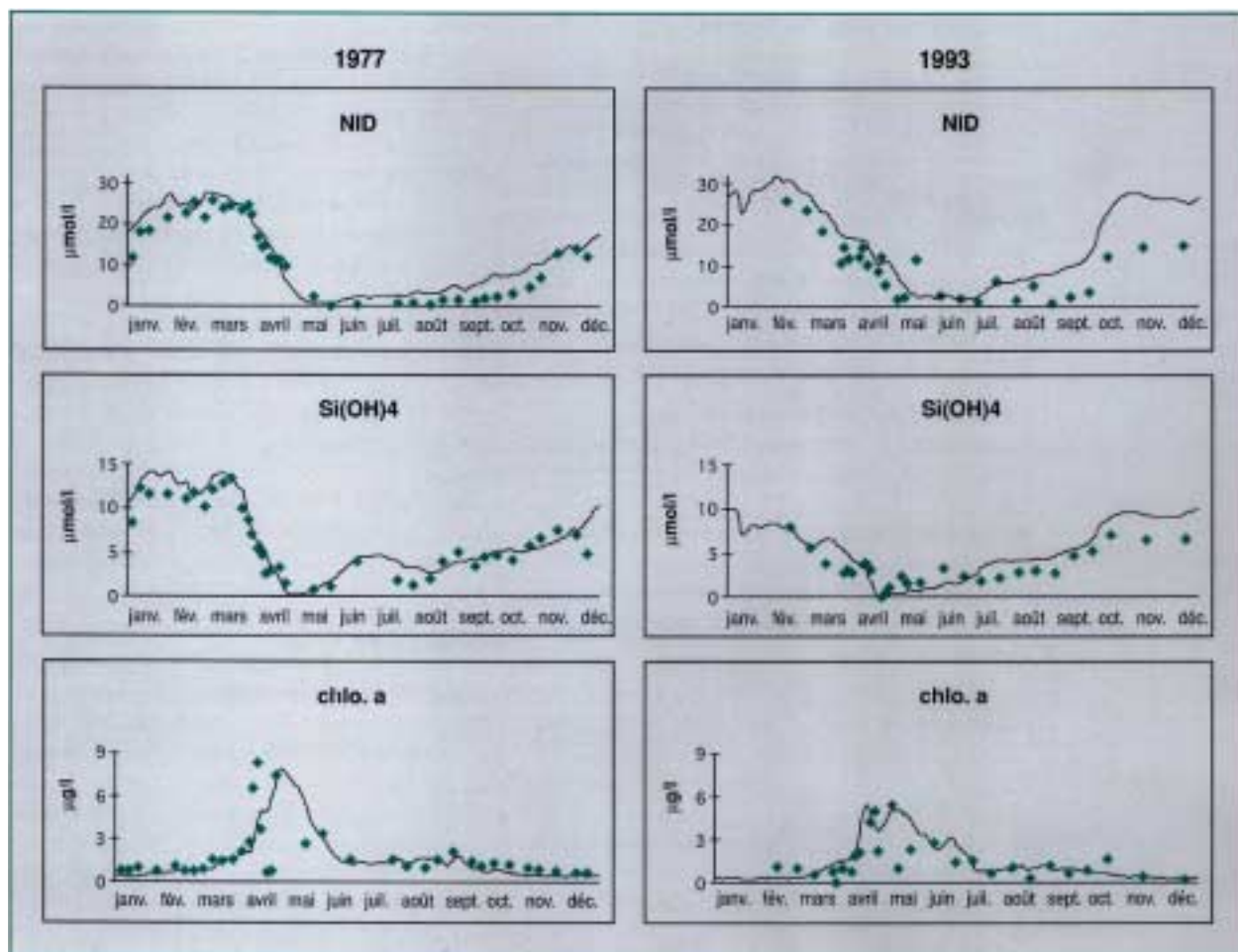


▲ Figure 4. – Cycles annuels des concentrations en sels nutritifs en surface (■) et au fond (■) et des concentrations en chlorophylle a en surface (■) au point R3.

1984), les stocks phytoplanctoniques n'ont pas évolué depuis 20 ans en dépit de l'augmentation des apports azotés. De plus, malgré la décroissance des rapports Si/N, la limitation nutritive de la production primaire s'effectue de façon comparable en 1977 et en 1993. Cette étude des données a donc permis de mettre en évidence la résistance relative de l'écosystème à son enrichissement. Une étude par modélisation mathématique a été menée dans le but de confirmer cette stabilité et aussi de quantifier les rôles respectifs des différents facteurs de régulation du milieu.

Les résultats du modèle

Le modèle de la rade a été calibré sur l'année 1993. Le cycle annuel obtenu par simulation présente une bonne adéquation avec les données, au niveau des concentrations en NID, en silicate et en chlorophylle a (figure 5). Les valeurs de biomasse zooplanctonique calculées sont réalistes de même que celles des filtreurs benthiques, en adéquation avec les mesures de Jean (1994). Pour les autres variables (matière détritique, sédiment), l'absence de mesures de terrain ne permet pas de juger des



résultats. Ce modèle reproduit par ailleurs les gradients géographiques observés en rade de Brest. Le modèle calibré a ensuite été validé sur l'année 1977 ; les résultats obtenus sur ce cycle annuel sont, eux aussi, en adéquation avec les données de terrain (figure 5).

Des simulations ont ensuite consisté à simuler un cycle annuel durant lequel la rade de Brest interagirait avec un écosystème « mer d'Iroise » où des teneurs hivernales en matière vivante se maintiennent toute l'année. Du fait du faible temps de résidence des eaux (25 jours environ selon Monbet et Bassoulet (1989)), la matière vivante produite dans la rade est évacuée par la circulation de marée sans pouvoir s'accumuler. Les concentrations maximales en chlorophylle a simulées sont, dans ce cas, inférieures de 26 % à celles obtenues pour les simulations de référence.

Par ailleurs, différentes hypothèses concernant les apports fluviaux d'azote ont été simulées, une réduction de ces apports de 50 % et leur doublement ayant notamment été envisagés. Ainsi, la simulation effectuée avec des apports azotés deux fois supérieurs aux valeurs de 1993 correspondrait à une année climatique équivalente à 1993 mais se produisant en 2035 dans l'hypothèse d'une augmentation constante des concentrations en NID dans les fleuves. Selon le modèle, la réaction de l'écosystème aux variations des apports fluviaux d'azote est limitée : L'augmentation moyenne des stocks phytoplanctoniques pour un doublement des apports azotés est de 15 % pour les concentrations en chlorophylle a intégrées sur l'année et de 8 % pour les maximums annuels. En revanche, d'après le modèle, un doublement des apports azotés conduit à une augmentation moyenne de 29 % de la proportion de dinoflagellés dans le milieu.

▲ Figure 5. – Comparaison entre la simulation — et les points de mesure (◆) à la station R3 durant les années 1977 et 1993

Discussion des résultats

L'étude des données a montré que la dynamique phytoplanctonique dans la rade de Brest se caractérise par plusieurs pics successifs en période printanière et des maximums en chlorophylle *a* relativement faibles ($< 10 \mu\text{g. l}^{-1}$), correspondant à une situation intermédiaire entre l'océan, où un seul bloom printanier est observé, et les écosystèmes côtiers eutrophisés, caractérisés par de nombreux pics phytoplanctoniques et de forts maximums chlorophylliens. L'enrichissement des eaux n'a pas entraîné d'augmentation sensible des stocks phytoplanctoniques en rade de Brest.

L'utilisation du modèle mathématique a contribué à étudier la conjonction des différents mécanismes de régulation du milieu.

■ La limitation par les sels nutritifs

Cette limitation joue un rôle important, le milieu étant successivement carencé en silicate puis en NID. Deux caractéristiques de cette limitation apparaissent ici :

- Si la limitation de la production primaire par l'azote perdure, elle est aujourd'hui moins marquée qu'il y a 20 ans. L'augmentation des apports d'azote a permis un accroissement de la consommation de silicium et de phosphore et les carences du milieu en ces deux éléments sont aujourd'hui plus durables que dans les années 70 ; cela explique la diminution des rapports Si/N.

- Les simulations effectuées avec différents apports azotés confirment la faible sensibilité des stocks phytoplanctoniques à l'enrichissement du milieu. Cette réponse limitée de l'écosystème s'explique par le rôle régulateur joué par d'autres facteurs, cette régulation dissimulant l'influence de l'enrichissement en azote.

■ Le broutage

La consommation du phytoplancton joue un rôle important en rade de Brest où les biomasses de filtreurs benthiques sont élevées (Jean, 1994) ; la calibration du modèle a mis en évidence l'effet déterminant du broutage sur la limitation des biomasses estuariales de phytoplancton.

■ Les conditions climatiques

Dans la rade de Brest, la production primaire est inhibée jusqu'au mois de mars par les basses températures de l'eau et la faiblesse du flux lumineux.

Des études statistiques (Le Pape *et al.*, *accepté*), ont permis de démontrer que la limitation de la croissance des microalgues par le flux lumineux est un facteur de contrôle déterminant du déclenchement des premiers pics phytoplanctoniques et qu'elle perdure durant toute la période productive. La calibration du modèle *a*, par ailleurs, montré sa forte sensibilité aux paramètres liant la production primaire à la lumière.

■ Les courants de marée

La circulation de marée occasionne des échanges importants avec la mer d'Iroise. La majeure partie des 94 % des apports de NID qui parviennent à la rade entre septembre et mars (Monbet et Bassoulet, 1989) est donc évacuée avant la période de limitation de la production primaire par l'azote. De plus, la circulation de marée empêche l'accumulation de la matière vivante produite *in situ*.

Conclusion

Les stocks phytoplanctoniques de la rade de Brest n'ont pas subi d'évolution sensible durant ces deux dernières décennies malgré l'augmentation des apports fluviaux de NID. Les concentrations en chlorophylle *a* n'ont pas augmenté et la dynamique de la limitation de la production primaire par les sels nutritifs montre la même succession qu'il y a 20 ans. La conjonction de plusieurs facteurs de régulation permet d'expliquer cette stabilité relative : La production primaire est inhibée en hiver par les conditions climatiques ; c'est durant cette période que les principaux apports fluviaux ont lieu. Lorsque l'énergie lumineuse devient suffisante, le phytoplancton se développe, provoquant l'épuisement du milieu en silicium et la limitation de la production primaire par cet élément. Le recyclage rapide du silicium permet l'augmentation des concentrations en silicate dans le milieu et l'azote devient limitant en juin. A cette période d'étiage, les apports fluviaux d'azote sont faibles et les stocks hivernaux de NID ont été évacués par l'Iroise. Les échanges biquotidiens avec cette mer adjacente empêchent de plus l'accumulation dans la rade de la matière vivante, contribuant à la limitation des stocks de phytoplancton, au même titre que le broutage par le zooplancton et les filtreurs.

Les facteurs naturels de régulation du milieu ont donc limité l'influence de l'augmentation des ap-

ports anthropiques de nitrate, la rade de Brest pouvant supporter des apports plus importants d'azote sans augmentation majeure de la biomasse phytoplanctonique. L'enrichissement du milieu ne devrait donc pas y engendrer de phénomènes d'anoxie généralisés.

Ces résultats ne permettent cependant pas d'affirmer que l'accroissement des apports azotés à la rade de Brest ne comporte aucun danger pour l'écosystème. Le modèle semble indiquer que la décroissance du rapport Si/N influe sur la composition du phytoplancton. Néanmoins, une simple étude

par modélisation, non étayée par une validation sur des données, ne permet pas de se prononcer. Des études complémentaires sur l'évolution des peuplements phytoplanctoniques seront donc nécessaires pour affiner ce diagnostic.

Cette étude a été réalisée dans le cadre du contrat de Baie « Rade de Brest ». Nous tenons à remercier Ronan Le Goff pour la coordination de ce projet. Nous souhaitons aussi remercier Jean-Claude Salomon et Marguerite Breton, du laboratoire DEL/HS de l'IFREMER, qui nous ont fourni les fichiers de courants.

Résumé

Afin d'analyser la réponse de l'écosystème « Rade de Brest » à l'enrichissement du milieu, un suivi du cycle des concentrations en sels nutritifs et en chlorophylle a été réalisé en 1993 et ces résultats ont été comparés à des études antérieures. Bien que les apports de nitrates aient doublé en 20 ans, occasionnant une diminution des ratios Si/N, les stocks phytoplanctoniques n'ont pas augmenté durant cette période. L'analyse des données ainsi que la modélisation écologique ont permis de mettre en évidence plusieurs facteurs de régulation du milieu, contribuant à expliquer la relative stabilité de cet écosystème malgré l'augmentation des apports de nitrates.

Abstract

In order to analyse the response of phytoplankton stocks to increasing enrichment in the bay of Brest, a survey of the cycle of nutrients and chlorophyll concentrations has been performed in 1993 and compared to earlier measurement. With regards to the seventies, a two-fold nitrate loading is now entering this ecosystem. As a result of these anthropogenic modifications, Si/N ratios have decreased but phytoplankton stocks have not increased. Both data analysis and ecological modelling show that several non anthropogenic factors have hindered the emergence of eutrophication effects in spite of increasing nitrate loading.

Bibliographie

- CHAPELLE, A., 1991. Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis à l'eutrophisation : La baie de Vilaine. Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène. *Thèse de doctorat*, Université Paris VI : 201 p.
- DEDEREN, L., H. T. 1993. Marine eutrophication in Europe : Similarities and regional differences in appearance. *Marine coastal eutrophication*, Vollenweider R. A., Marchetti R., Viviani R., eds, Elsevier : pp. 663-673.
- HAFSAOUI, M., 1984. Fertilisation d'un système eutrophe à forte variabilité saisonnière et annuelle (rade de Brest). Mise en évidence des facteurs limitants de la production phytoplanctonique. Assimilation simultanée des différentes formes d'azote inorganique et organique. *Thèse de doctorat*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France : 170 p.
- JEAN, F., 1994. Modélisation à l'état stable des transferts de carbone dans le réseau trophique benthique de la rade de Brest (France). *Thèse de doctorat*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France. : 150 p.

- JOANNY, M., BELIN, C., CLAISSE, D., MIOSSEC, L., BERTHOME, J.P., GROUHEL, A., RAFFIN, B., 1993. Qualité du milieu marin littoral. IFREMER, BP 70 29280 Plouzané France : 243 p.
- LE PAPE, O., DEL AMO, Y., MENESGUEN, A., AMINOT, A., QUEGUINER, B., TREGUER, P., Resistance of a coastal ecosystem under eutrophic conditions : The bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of western Europe. *Cont. Shelf Res.*, accepté.
- LE PAPE, O., MENESGUEN, A., Hydrodynamic influence on the resistance of a coastal ecosystem under increasing eutrophic conditions : Brest Bay (France), a semi-enclosed zone of western Europe. A modelling approach. *J. Mar. Systems*, accepté.
- MENESGUEN, A., 1991. « ELISE », an interactive software for modelling complex aquatic ecosystems. In : *Computer Modelling in Ocean Engineering 91*. Arcilla et al., eds., Balkema, Rotterdam : p. 87-94.
- MERCERON, M., 1988. Baie de Vilaine : juillet 82, mortalité massive de poissons. *Equinoxe* 21 : pp. 4-9.
- MONBET, Y., BASSOULET, P., 1989. Bilan des connaissances océanographiques en rade de Brest. Rapport CEA/ IPSN, code DERO/EL 89-23, IFREMER-DEL-BP 70-29280 PLOUZANE : 104 p.
- QUEGUINER, B., 1982. Evolution saisonnière qualitative et quantitative du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis à l'influence des marées : la rade de Brest. *Thèse de doctorat*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France : 123 p.
- RAGUENEAU, O., 1994. La dynamique du phytoplancton en écosystèmes côtiers macrotidaux : Couplage avec l'hydrodynamique et le cycle biogéochimique du silicium. *Thèse de doctorat*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France. (in Press).
- SALOMON, J.-C., BRETON M., 1991. Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France towards dissolved substances. *Environmental hydraulics*, Lee & Cheung, eds, Balkema Rotterdam : pp. 459-464.