CARACTÉRISTIQUES ET ÉTAT ÉCOLOGIQUE

MERS CELTIQUES

CARACTÉRISTIQUES ET ÉTAT ÉCOLOGIQUE

MERS CELTIQUES

JUIN 2012

ÉTAT BIOLOGIQUE

Caractéristiques biologiques - biocénoses

Communautés du phytoplancton

Catherine Belin (Ifremer, Nantes),
Hansy Haberkorn,
Alain Ménesguen (Ifremer, Brest).
Avec la participation de Yolanda Del Amo
et Véronique Martin-Jézéquel.

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie
Agence des aires marines protégées
Ifremer

Les résultats détaillés dans cette étude, hors synthèse bibliographique, sont basés sur : i) les données disponibles dans la base de données Quadrige[2], provenant du réseau de surveillance REPHY[1] pour les données côtières et ii) les simulations faites à partir des modèles MARS-3D et ECO-MARS-3D pour les données du large.

Les données de surveillance proviennent d'observations au microscope optique, réalisées sur des échantillons d'eau généralement prélevés en sub-surface. Ces données concernent donc très majoritairement le micro-phytoplancton (> 20 µm), éventuellement quelques groupes de nano-phytoplancton, pour des espèces en chaîne ou quand les taxons sont identifiables en tant que famille, ordre ou classe. Le nano et surtout le pico-phytoplancton sont donc totalement ou partiellement absents de ces données.

1 Réseau national de Surveillance du Phytoplancton et des Phycotoxines.

Pour les données issues de modèles, les résultats détaillés, notamment de validation sur différentes séries de mesures (cartes satellitaires de chlorophylle de surface ou mesures *in situ* récoltées sur des stations côtières appartenant au réseau REPHY) sont fournis dans le rapport [1]. Les résultats de prévision au jour le jour issus de ces mêmes modèles sont présentés sur le site Previmer[2].

Cette évaluation sur les communautés du phytoplancton doit être considérée en relation avec celle réalisée sur la chlorophylle.

2 http://www.previmer.org/previsions/production_primaire

1. ÉTAT DES LIEUX. NIVEAUX ET TENDANCES

1.1. ZONE CÔTIÈRE

1.1.1. Résultats d'une évaluation de la fréquence des blooms, réalisée avec les critères DCE

L'évaluation de la qualité des masses d'eau dans le cadre de la DCE est effectuée pour le phytoplancton au travers de trois indices, parmi lesquels l'indice d'abondance, basé sur la fréquence des blooms sur une période de 6 ans. Sur les côtes françaises atlantiques de Manche-Atlantique, un bloom (ou efflorescence), est défini comme une concentration supérieure à 100 000 ou 250 000 cellules par litre[3], pour un taxon donné dans un échantillon [2]. La fréquence mesurée des blooms est ensuite comparée à la fréquence jugée naturelle pour la région, égale ici àdeux mois de blooms sur les douze mois de l'année : un bloom au printemps et un autre en automne. Les résultats des évaluations réalisées pour cet indice d'abondance à partir des données Quadrige[2], sur la période 2005-2010, ne sont disponibles que pour une petite partie de la sous-région mers celtiques : il s'agit de la masse d'eau « Iroise Large » comprenant l'île d'Ouessant (figure 1).

La qualité évaluée à très bonne (indice 1) de cette masse d'eau indique que la fréquence des blooms correspond aux conditions naturelles attendues au regard des caractéristiques physico-chimiques. En fait, un seul bloom a été observé sur la période : il s'agit d'un bloom de *Pseudo-nitzschia* (genre dont un certain nombre d'espèces sont connues pour être toxiques).

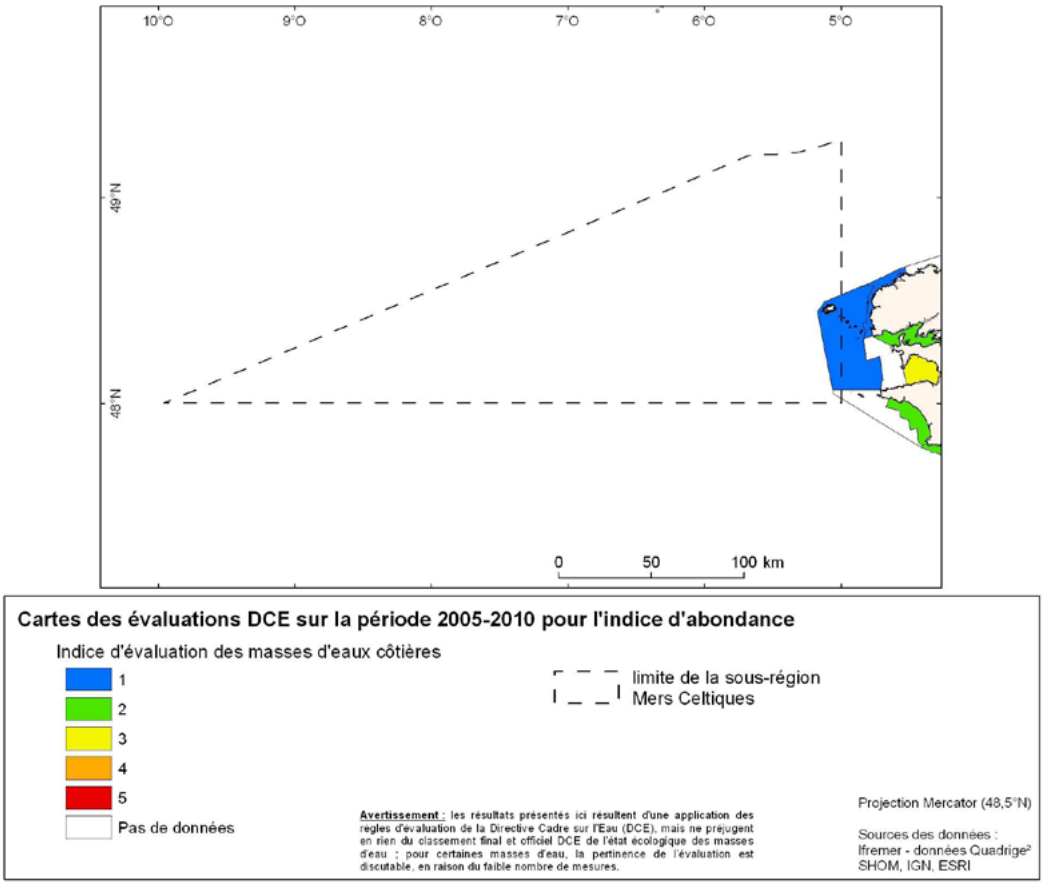

Figure 1 : Évaluation de l'indice d'abondance (fréquence des blooms) sur la période 2005-2010, avec les critères DCE (Sources : Ifremer, SHOM, IGN, ESRI, 2011).

1.1.2. Données de biodiversité

La biodiversité du phytoplancton est appréhendée ici selon deux critères étudiés à partir des données Quadrige[2] : le nombre de taxons identifiés et les taxons les plus fréquemment rencontrés. Ces données ne sont disponibles que sur deux sites de l'île d'Ouessant.

3 Selon qu'il s'agit de grandes ou de petites cellules.

Le nombre de taxons différents identifiés sur le littoral d'Ouessant sur les cinq dernières années est estimé entre 80 et 90, sachant que ce nombre recouvre des niveaux taxinomiques différents allant de la famille à l'espèce. 57 % de ces taxons sont des diatomées, les dinoflagellés participant à environ 37 %.

Les taxons les plus fréquemment rencontrés sur Ouessant depuis 2006 sont, dans un ordre décroissant :

- diverses espèces de *Pseudo-nitzschia* (diatomées), dont certaines sont connues pour produire des toxines amnésiantes (sachant qu'il n'est pas possible actuellement de quantifier le pourcentage des espèces toxiques par rapport à celui des espèces non toxiques) ; ces espèces prolifèrent tous les ans entre avril et juin dans les régions proches de Bretagne ouest [3], mais restent quasiment toujours en-dessous des seuils de blooms dans la zone d'Ouessant ;
- *Karenia mikimotoi*, un dinoflagellé connu pour produire des substances cytotoxiques, hémolytiques, et agressives pour les membranes cellulaires, et donc potentiellement toxique pour les animaux marins (poissons, mollusques, etc.) ;
- plusieurs diatomées fréquemment rencontrées dans toute la région Manche-Atlantique, dont *Nitzschia longissima* et *Chaetoceros* ;
- *Dictyocha*, appartenant aux Dictyochophycées ;
- *Lepidodinium chlorophorum*, susceptible de produire des eaux vertes et éventuellement des anoxies, mais qui dans un système brassé comme celui d'Ouessant, ne trouve probablement pas les conditions adéquates pour proliférer et devenir nuisible.

1.2. ZONE DU LARGE

1.2.1. Outils utilisés

Le moteur hydrodynamique utilisé est le modèle MARS-3D (3D hydrodynamical Model for Applications at Regional Scale), développé à l'Ifremer [4]. C'est un modèle qui utilise un schéma aux différences finies sur grille régulière à mailles carrées. Inspiré du modèle de Blumberg et Mellor [5], il est fondé sur la résolution des équations primitives (*i.e.* Navier Stokes sous les hypothèses de Boussinesq et d'hydrostaticité), et utilise la séparation des modes barotrope[4] et barocline[5]. L'emprise couvre la zone définie sur la figure 2 avec une maille de 16 km de côté et 30 couches sur la verticale. La plus grande partie de la région des mers celtiques est comprise sur le plateau continental (profondeurs ≤ 200 m), mais une petite partie (extrême sud-ouest) est située au-dessus de la plaine abyssale (profondeurs entre 500 et 1 000 m).

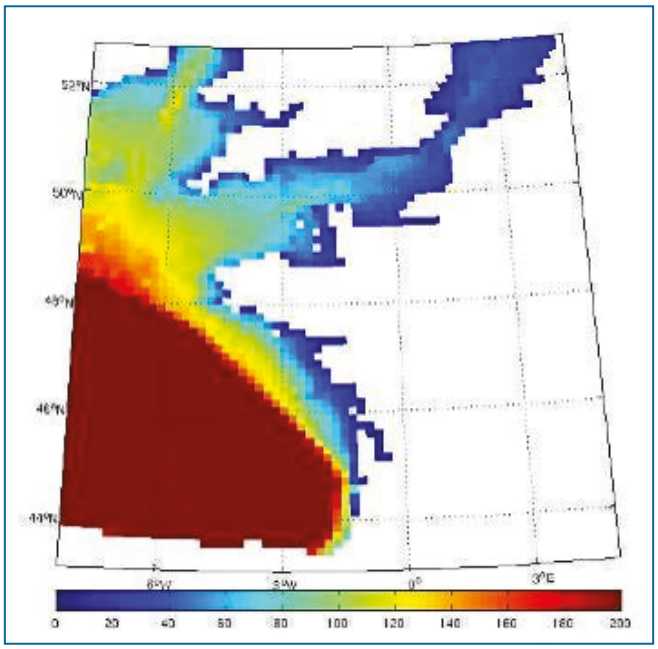

Figure 2 : Bathymétrie (en mètres) de l'emprise Manche-Gascogne (MANGA) à maille de 16 km.

4 Modèle dans lequel les surfaces de pression constante (isobares) sont parallèles aux surfaces de densité constante.
5 Modèle dans lequel les surfaces de pression constante (isobares) intersectent les surfaces de densité constante.

La partie biogéochimique du modèle ECO-MARS3D est fondée sur le fait que, parmi les éléments majeurs de la matière vivante, le carbone n'est généralement pas limitant ; ainsi seuls l'azote, le silicium et le phosphore doivent être considérés à la fois sous leur forme minérale, leur forme incluse dans la matière vivante et leur forme détritique. Le modèle biogéochimique est donc un modèle de type NPZD (Nutriment > Phytoplancton > Zooplancton > Détritique). Dans l'azote minéral dissous, on distinguera le nitrate (NO_3) et l'ammonium (NH_4), la forme nitrite (NO_2) étant négligée. Le phosphore minéral est représenté sous la forme PO_4 dissoute et sous forme adsorbée sur les particules argileuses en suspension dans la colonne d'eau.

Le compartiment phytoplanctonique est représenté par trois variables : les diatomées, majoritaires dans le milieu au printemps, les dinoflagellés, surtout visibles en été et automne, et les nanoflagellés, d'apparitions plus fugaces. Ces trois types de microalgues sont exprimés dans le modèle sous la forme de leur contenu en azote. Afin de prendre en compte une régulation par broutage du stock phytoplanctonique, le zooplancton est également simulé par deux classes de taille : le microzooplancton, qui ne se nourrit que de nanoflagellés et de matière organique détritique, et le mésozooplancton, qui ne se nourrit que de diatomées, de dinoflagellés et de microzooplancton.

Le modèle de base fournit aussi le cumul (depuis le 1er janvier de chaque année) de la production primaire des trois groupes phytoplanctoniques. À ces variables d'état du modèle écologique s'ajoutent les variables d'état permettant de représenter les caractéristiques physiques du milieu : la salinité, la température, et les matières en suspension minérales, qui conditionnent la turbidité du milieu et la pénétration de la lumière.

1.2.2. Résultats de la modélisation écologique et des observations satellitaires

1.2.2.1. Chlorophylle totale et production primaire

La carte moyenne annuelle obtenue à partir des images satellitaires (figure 3 - droite) comme le modèle (figure 3 - gauche) montrent que seul le plateau continental permet l'établissement de biomasses phytoplanctoniques conséquentes, les eaux océaniques surmontant la plaine abyssale restant oligotrophes. Sur le plateau, et donc dans la zone d'Ouessant et au sud d'Ouessant, la frange 0-50 m est la plus riche en phytoplancton, avec des valeurs cependant peu élevées.

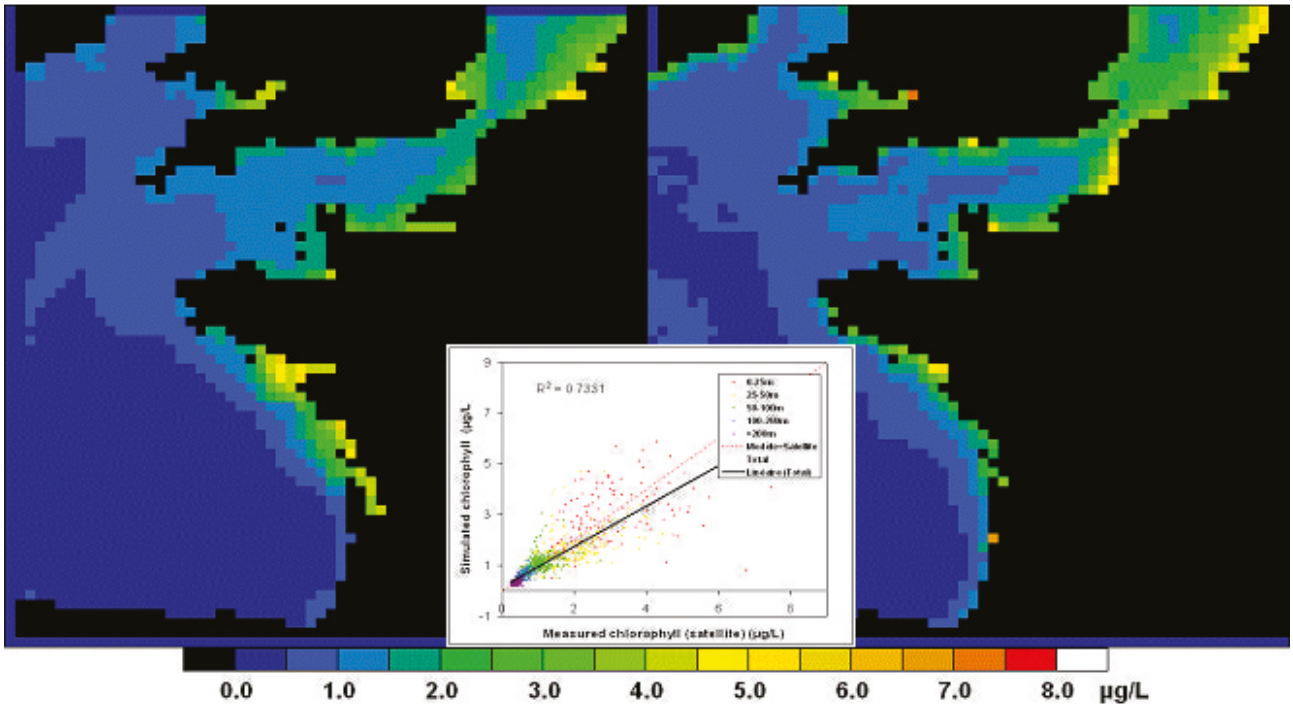

Figure 3 : Chlorophylle (µg·l-1) - moyenne annuelle du modèle ECO-MARS3D (à gauche) et du satellite MODIS (à droite) en 2003 (Sources : Ifremer, 2011).

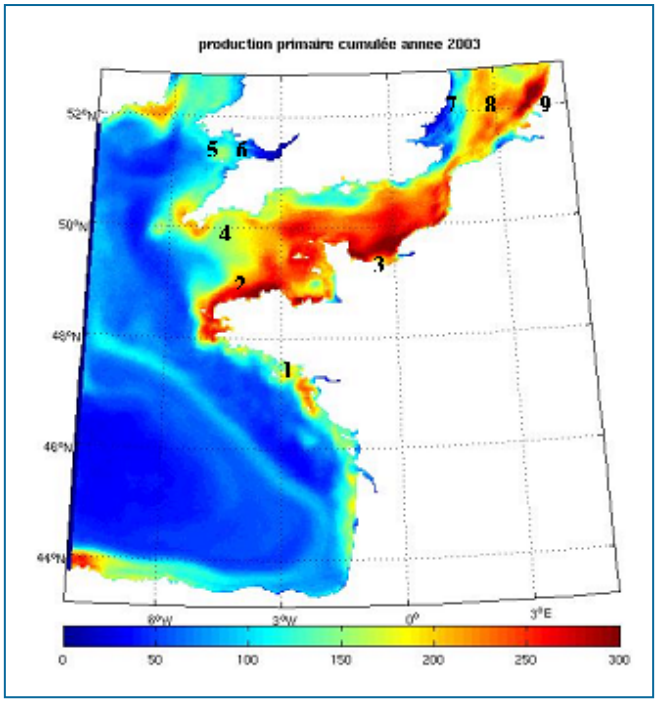

Figure 4 : Production primaire cumulée (g C·m^{-2}) depuis le 1er janvier pour l'année 2003 (Sources : Ifremer, 2011).

Le modèle génère une carte de production primaire annuelle très stable d'année en année, dont les grands traits semblent réalistes (figure 4) et qui se concrétisent pour la sous-région marine par:

- une production forte, limitée à la partie est de la sous-région, jusqu'à l'isobathe 70 m environ ;
- une production faible sur la périphérie du plateau (entre les isobathes 100 et 200 m) et sur la plaine abyssale.

1.2.2.2. Grands types phytoplanctoniques

Les diatomées, qui représentent le groupe dominant du bloom printanier, sont assez abondantes sur l'ensemble de la sous-région marine (figure 5). Les dinoflagellés, dans le modèle de base, sont considérés comme un groupe plutôt photophile et nitrophile. Ils prolifèrent donc dans les zones stratifiées thermiquement durant la belle saison, et on peut noter qu'ils sont particulièrement abondants dans la sous-région (figure 6).

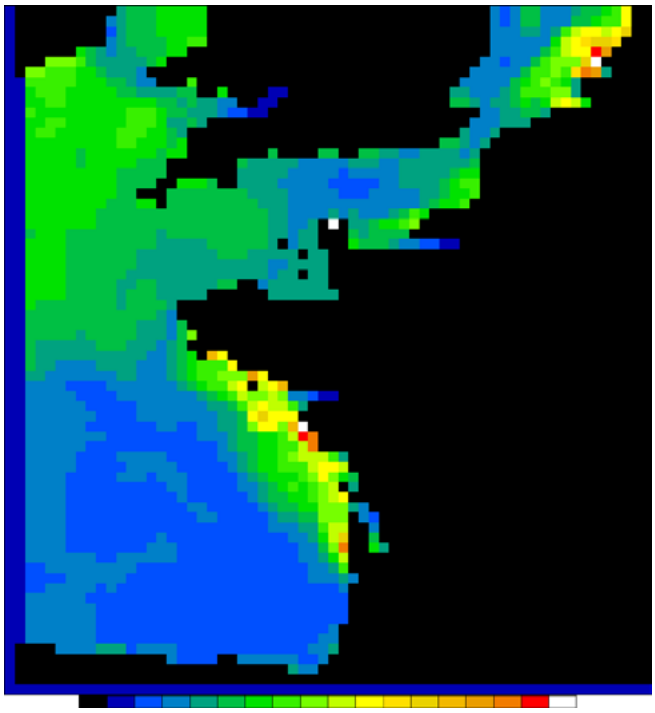

Figure 5 : Max diatomées simulé 2002 (Sources : Ifremer, 2011).

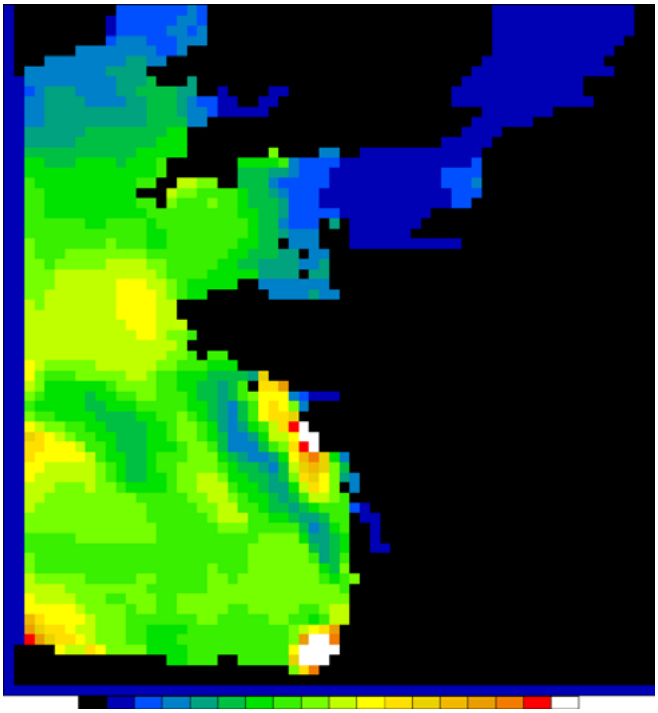

Figure 6 : Max dinoflagellés simulé 2002 (Sources : Ifremer, 2011).

Un groupe de nanoflagellés est représenté dans le modèle (figure 7) : ce sont les nanoflagellés de front que l'on rencontre à partir de fin mai-début juin sur le front d'Ouessant (voir la figure 8 dans laquelle les bandes colorées non-côtières sont constituées de coccolithophoridées).

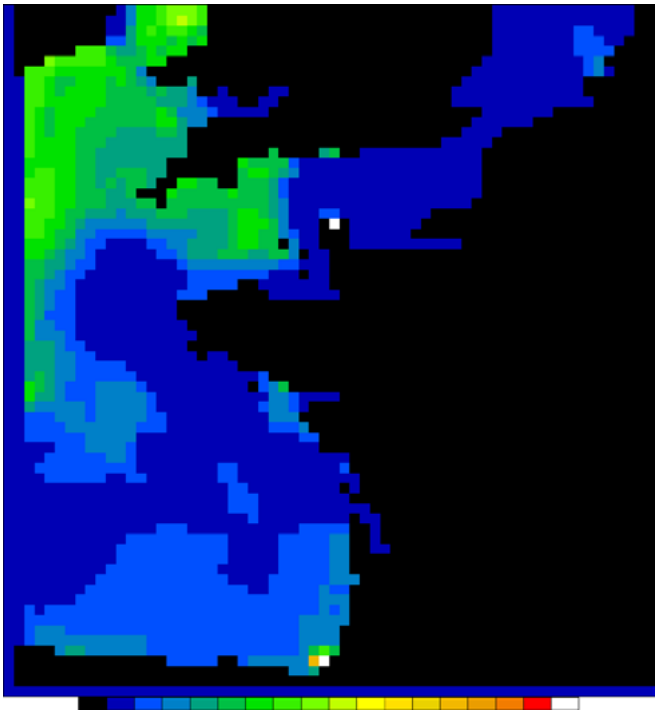

Figure 7 : Max nanoflagellés simulé 2003 (Sources : Ifremer, 2011).

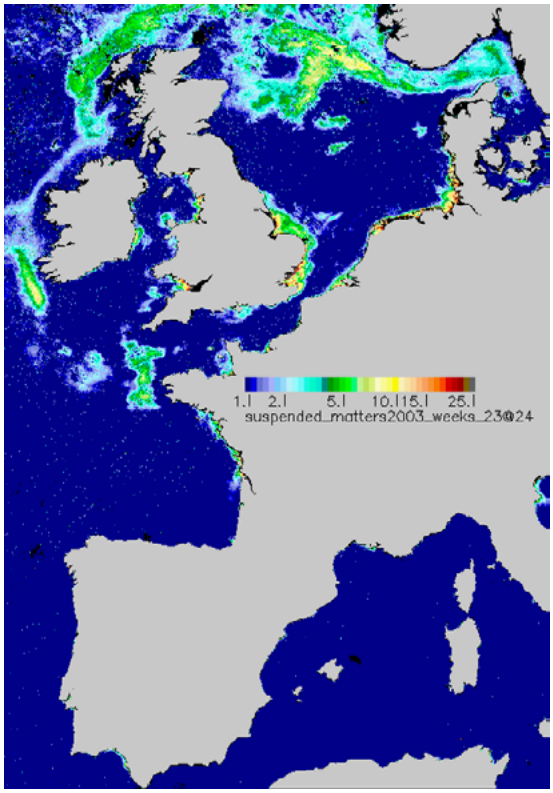

Figure 8 : Matières en suspension
(Sources : SeaWiFS, 2003).

1.2.2.3. Cas particulier du genre *Pseudo-nitzschia*

Certaines espèces du genre *Pseudo-nitzschia* produisent de l'acide domoïque (AD[6]) quand leur nutrition minérale est déficitaire en silicium. Le REPHY a régulièrement observé ces toxines dans les coquilles Saint-Jacques en Bretagne ouest. Le modèle (figure 9) montre la production d'AD au large de la sous-région mers celtiques (ce qui ne peut être validé actuellement en raison de l'absence totale de mesures de toxines sur cette zone).

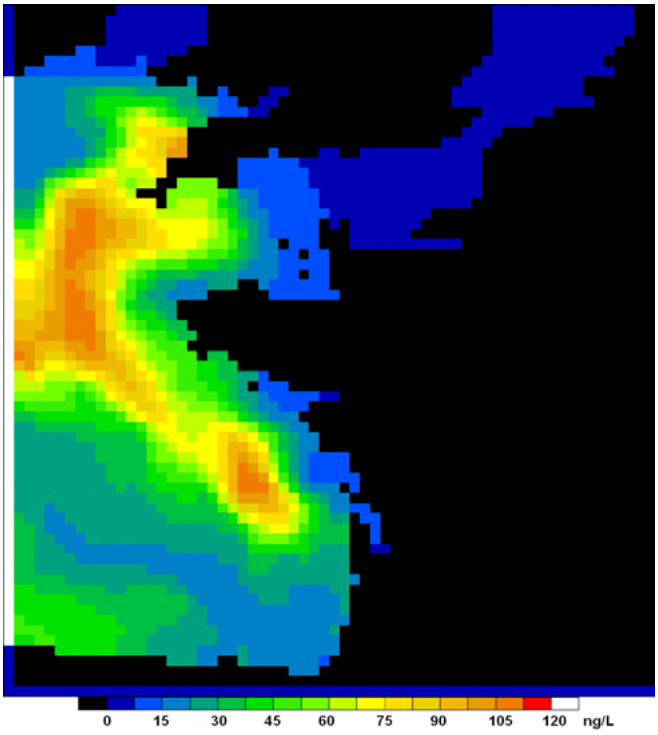

Figure 9 : Concentration annuelle moyenne d'acide domoïque (AD) dans l'eau, simulée en 2001 (Sources : Ifremer, 2011).

6 AD – acide domoïque, molécule de base des toxines ASP ou amnésiantes, s'accumulant dans les coquillages.

1.3. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

Dans l'état actuel des connaissances, le phytoplancton représente environ 50 % de la production primaire à l'échelle mondiale [6]. La répartition du phytoplancton est très hétérogène, même lorsque la colonne d'eau subit un important mélange [7] et qu'il existe une homogénéité des paramètres hydrologiques [8]. Les observations satellitaires montrent également la répartition en patchs du phytoplancton dans les océans [9]. Des migrations peuvent également avoir lieu à l'échelle de la journée ou même à une échelle horaire comme par exemple lors de phénomènes de stratification tidale en zone côtière [10].

En milieu océanique, les évènements majeurs (efflorescences) ont généralement lieu au niveau des fronts, c'est-à-dire à l'interface entre les panaches (plumes) des grands fleuves et les masses d'eau océaniques [11] [12] [13] [14] [15] [16] [17]. D'après Chisholm [18], les diatomées, grandes cellules ayant besoin de silice, préféreraient les zones de résurgences et les petits flagellés l'océan stratifié.

En dehors des variations inter-annuelles ou des années exceptionnelles, les années peuvent être divisées en 3 périodes : avril-mai → efflorescences de printemps, octobre-mars → faible abondance, juin à septembre → situation intermédiaire [19]. Les efflorescences les plus importantes ont généralement lieu au printemps et en automne, lorsque les conditions sont les plus favorables. Au printemps, l'ensoleillement augmente, les nutriments sont abondants du fait des apports hivernaux en provenance du continent et on assiste à une stratification thermique des masses d'eau, ce qui favorise la croissance phytoplanctonique. L'efflorescence printanière conduit à une diminution importante de la disponibilité en nutriments, qui sont consommés par le phytoplancton, ce qui limite le développement du phytoplancton en saison estivale. En automne, les efflorescences sont généralement moins importantes qu'au printemps, mais les nouveaux apports en nutriments par régénération et/ou par les nouveaux apports des fleuves favorisent les efflorescences. En hiver, le brassage des masses d'eau est important et la faible intensité lumineuse constitue un facteur limitant.

1.3.1. Mers celtiques

Dans les mers celtiques, l'efflorescence printanière est de courte durée dans la partie océanique [20]. Les biomasses phytoplanctoniques les plus importantes sont observées au niveau côtier [20]. Les prymnésiophycées sont présentes tout au long de l'année et constituent souvent le groupe dominant [20]. En mer d'Irlande, les nanoflagellés dominent, avec un potentiel d'efflorescence de *Phaeocystis* [21].

En hiver, sont présents des prymnésiophycées, des pelagophycées, et dans une moindre mesure des diatomées et des cyanobactéries [20].

L'efflorescence de printemps est dominée par des prymnésiophycées, des diatomées, des pelagophycées, des prasinophycées et des dinoflagellés [20]. Les diatomées sont plus abondantes durant cette période [20]. Les flagellés et les diatomées de grande taille ont été décrites comme les espèces dominantes, avec très peu de dinoflagellés [22]. *Nitzschia delicatissima* et *Thalassiosira* sp. (type A) sont réparties un peu partout alors que *Thalassiosira* sp. (type B) et *Skeletonema costatum* sont confinées dans le nord des mers celtiques (température plus froide et eau moins salée) [22].

En zone frontale des mers celtiques au printemps/été, les dinoflagellés dominent la population du microplancton, et les nanoflagellés (dont les cryptophycées) peuvent être abondants [23].

En été, ce sont les prymnésiophycées qui sont dominantes [20].

En automne, un mélange de prymnésiophycées, de diatomées, de pelagophycées, de dinoflagellés et de cyanobactéries est observé [20]. Une efflorescence de diatomées est également observée en automne [20].

Joint et Pomeroy [24] ont observé que les cyanophycées se trouvaient essentiellement dans la couche de surface (30 m environ) durant le mois d'avril.

1.3.2. Lacunes et manques identifiés

La très grande variabilité et hétérogénéité de la répartition du phytoplancton constitue un biais important quant à la représentativité des données acquises lors des campagnes de prélèvements *in situ* (représentativité spatiale – verticale et horizontale – et temporelle). L'étendue spatiale des zones étudiées empêche d'avoir une vision précise et exacte des communautés phytoplanctoniques, même à un instant T. Les résultats des différentes études sont parfois contradictoires. Plusieurs causes peuvent être suggérées : l'année de l'étude, les zones échantillonnées, les moyens de prélèvement, le pas de temps de l'échantillonnage, les méthodes d'analyses utilisées, l'évolution de la taxinomie, etc.

De même, les différentes méthodes utilisées pour quantifier le phytoplancton – chlorophylle, biomasse, dénombrement – conduisent à faire varier l'importance relative des différents groupes entre les différentes études. La représentativité du paramètre chlorophylle n'est pas toujours très juste pour déterminer l'abondance, surtout pour les espèces de petite taille.

Il n'existe que peu de données concernant les espèces toxiques ou nuisibles (hormis *Pseudo-nitzschia* et *Karenia mikimotoï,*) et peu ou pas de données concernant les espèces indicatrices de la qualité du milieu. Il y a peu d'informations et de prise en compte des espèces phytoplanctoniques benthiques.

2. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

La sous-région marine mers celtiques est caractérisée par la présence de diatomées, avec des efflorescences au printemps et en automne. Les dinoflagellés sont dominants au printemps-été au niveau des zones frontales, période durant laquelle le nanophytoplancton peut être abondant. En été, ce sont les prymnésiophycées qui sont dominantes. Ces observations sont confirmées par l'analyse d'images satellite et la modélisation. Certaines espèces de phytoplancton susceptibles de produire des toxines dangereuses pour le consommateur sont observées (*Pseudo-nitzschia* sp.), ainsi que certaines autres pouvant être nuisibles pour l'environnement (*Lepidodinium chlorophorum*, *Karenia mikimotoï* et *Phaeocystis* sp.).

La surveillance côtière, l'imagerie satellite, la modélisation et la bibliographie (représentée essentiellement par des études effectuées lors de campagnes en mer) apportent des informations spécifiques et complémentaires. En effet, la surveillance et les études de terrain offrent des informations précises mais incomplètes dans le temps et dans l'espace. À l'opposé, l'imagerie satellite et la modélisation apportent des informations moins précises mais ayant une meilleure continuité dans le temps et dans l'espace. Les approches de terrain ainsi que l'imagerie satellite et la modélisation constituent donc des disciplines complémentaires et indissociables, qui devront être utilisées conjointement pour combler les lacunes dans la connaissance des écosystèmes de cette sous-région.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

[1] Ménesguen A., Dussauze M., 2011. Calibration/validation du modèle ECO-MARS3D sur la façade française Manche-Atlantique. Rapport Ifremer RST DYNECO/EB, 91p (+annexes). [2] Soudant D. et Belin C., 2010. Évaluation DCE janvier 2010. Élément de qualité : phytoplancton. 01 2010 - R.INT.DIR/DYNECO/VIGIES/10-03/DS. 6 tomes, 572 p. http://wwz.ifremer.fr/envlit/documents/publications, rubrique Directive Cadre sur l'Eau (les 6 tomes). http://wwz.ifremer.fr/envlit/content/download/65766/466454/version/1/file/Phytoplancton_Jan_10_R_INT_DIR_DYNECO_VIGIES_10_03_DS.pdf (document principal).

[3] Belin C., Le Magueresse A. et Léopold T., 2010. Dossier ParamMaps « Le phytoplancton toxique sur le littoral français. Résultats du réseau de surveillance REPHY pour la période 2004-2008 ». Conception, coordination Ifremer : A. Le Magueresse. Conception graphique, traitement, développement, intégration : Des Mondes Singuliers, S. Langlois et M. Pirio.

[4] Lazure, P., Garnier, V., Dumas, F., Herry, C., Chifflet, M., 2009. Development of a hydrodynamic model of the Bay of Biscay. Validation of hydrology. *Continental Shelf Research* 29, 985-997.

[5] Blumberg A., Mellor G., 1987. A description of a three-dimensional coastal oceancirculation model. Heaps. Three-Dimensional Coastal Ocean Model, Vol 4, 208 p.

[6] Falkowski P.G., Raven J.A., 2007. Aquatic Photosynthesis. Princeton University Press, Princeton.

[7] Peperzak L., 1993. Daily irradiance governs growth rate and colony formation of Phaeocystis (Prymnesiophyceae). Journal of Plankton Research 15, 809–821.

[8] Brunet C., Lizon F., 2003. Tidal and diel periodicities of size-fractionated phytoplankton pigment signatures at an offshore station in the southeastern English Channel. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 56, 833–843.

[9] Martin A.P., 2003. Plankton patchiness : the role of lateral stirring and mixing. Progress in Oceanography 57, 125–174.

[10] Guiselin N., 2010. Étude de la dynamique des communautés phytoplanctoniques par microscopie et cytométrie en flux, en eaux côtières de la Manche orientale. Thèse de Doctorat en Océanologie Biologique, Université du Littoral-Côte d'Opale. 237 pp.

[11] Crouzet P., LeGall G., Meybeck M., 2002. Flux à la mer : trop d'azote, mais moins de phosphore. Les Données de l'Environnement ; Institut Français de L'Environnement. 72, 1–4.

[12] Labry C., Herbland A., Delmas D., 2002. The role of phosphorus on planktonic production of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. Journal of Plankton Research 24 (2), 97–117.

[13] Gohin F., Lampert L., Guillauda J.F., Herbland A., Nézan E., 2003. Satellite and in situ observations of a late winter phytoplankton bloom, in the northern Bay of Biscay. Continental Shelf Research. 23, 1117–1141.

[14] Lunven M., Guillaud J.-F., Youenou A., Crassous M.-P., Berric R., Le Gall E., Kerouel R., Labry C., Aminot A., 2005. Nutrient and phytoplankton distribution in the Loire River plume (Bay of Biscay, France) resolved by a new Fine Scale Sampler. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65 (1–2), 94–108.

[15] Marquis E., Niquil N., Delmas D., Hartmann H.J., Bonnet D., Carlotti F., Herbland A., Labry C., Sautour B., Laborde P., Vézina A., Dupuy C., 2007. Inverse analysis of the planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development on the continental shelf of the Bay of Biscay, French coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 73, 223-235.

[16] Guillaud J.F., Aminot A., Delmas D., Gohin F., Lunven M., Labry C., Herbland A., 2008. Seasonal variation of riverine nutrient inputs in the northern Bay of Biscay (France), and patterns of marine phytoplankton response. *Journal of Marine Systems*. 72, 309-319.

[17] Maguer J.F., L'Helguen S., Waeles M., Mrin P., Riso R., Caradec J., 2009. Size-fractionated phytoplankton biomass and nitrogen uptake in response to high nutrient load in the North Biscay Bay in spring. *Continental Shelf Research*. 29, 1103–1110.

[18] Chisholm S.W., 1992. Phytoplankton size. In : Falkowski, P.G.et A.D. Woodhead (eds.) Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Pp. 213-237. Plenum Press, New York.

[19] Beaugrand G., Ibañez F., Reid P.C., 2000. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. Marine Ecology Progress Series. 200, 93-102.

[20] Joint I., Wollast R., Chou L., Batten S., Elskens M., Edwards E., Hirst A., Burkill P., Groom S., Gibb S., Miller A., Hydes D., Dehairs F., Antia A., Barlow R., Rees A., Pomroy A., Brockmann U., Cummings D., Lampitt R., Loijens M., Mantoura F., Miller P., Raabe T., Alvarez-Salgado X., Stelfox C., Woolfenden J., 2001. Pelagic production at the Celtic Sea shelf break. Deep-Sea Research II. 48, 3049–3081.

[21] Claustre H., Poulet S.A., Williams R., Marty J.-C., Coombs S., Ben Mlih F., Hapette A.M., Martin-Jézéquel V., 1990. A biochemical investigation of a *Phaeocystis* sp. Bloom in the Irish Sea. J. Mar. boil. Ass. UK, 70, 197-207.

[22] Fasham M.J.R., Holligan P.M., Pugh P.R., 1983. The spatial and temporal development of the spring phytoplankton bloom in the Celtic sea, April 1979. Prog. Oceanog. 12, 87-145.

[23] Martin-Jézéquel V., Videau C., 1992. Phytoplankton and bacteria over transient area of the continental slope of the Celtic Sea in spring. I-Vertical distribution and productivity. Mar Ecol PS, 85, 289-301.

[24] Joint I.R., Pomroy A.J., 1986. Photosynthetic characteristics of nanoplankton and picoplankton from the surface mixed layer. Mar. Biol. 92 : 465-474.