

Université du Québec à Rimouski

**ÉCOLOGIE DU DINOFLAGELLÉ TOXIQUE *ALEXANDRIUM TAMARENSE*
DANS L'ESTUAIRE MARITIME DU SAINT-LAURENT:
FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX AFFECTANT L'INITIATION ET LE
DÉVELOPPEMENT DES EFFLORESCENCES**

**THÈSE
PRÉSENTÉE À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI**

**Comme exigence partielle du programme de
DOCTORAT EN OCÉANOGRAPHIE**

**PAR
JULIETTE FAUCHOT
(M.Sc. Océanographie)**

Janvier 2006

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

À la mémoire de mon arrière-grand-père, Marius Fayadat

« Je me moque de savoir beaucoup de choses : je veux savoir des choses que j'aime. »

Jules Renard

*« J'habite un fleuve en Haute-Amérique
Presque océan, presque Atlantique
Un fleuve bleu vert et Saint-Laurent
J'habite un grand boulevard mouvant
Une mer du Nord en cristaux de sel
Agile, fragile, belle et rebelle
Presque océan, presque Atlantique
J'habite un fleuve en Haute-Amérique »*

Robert Charlebois

Paroles de Jean Charlebois

REMERCIEMENTS

Je voudrais, en premier lieu, remercier le docteur André Rochon, professeur-chercheur à l'ISMER, d'avoir accepté de présider mon jury de thèse.

Je suis honorée que le docteur Allan D. Cembella, professeur-chercheur au Alfred-Wegener Institut (Allemagne), ait accepté d'évaluer cette thèse et je l'en remercie.

J'aimerais exprimer ma plus profonde gratitude et mes plus sincères remerciements au docteur Maurice Levasseur, mon directeur de recherche, qui m'a offert la possibilité d'entreprendre ce doctorat. Maurice m'a communiqué son enthousiasme et sa passion pour la recherche, ainsi que sa vision « philosophique » de la science. Ses encouragements, ses conseils et son soutien dans les moments difficiles m'ont été d'une aide précieuse. J'ai particulièrement apprécié la grande confiance qu'il a manifesté à mon égard et la liberté qu'il m'a laissée dans mon cheminement.

Le docteur Suzanne Roy, ma co-directrice de recherche, a joué un rôle déterminant dans mon doctorat. Nos discussions et ses judicieux conseils m'ont été très précieux. Je la remercie très chaleureusement pour sa disponibilité.

Je remercie les docteurs François Saucier, professeur-chercheur à L'ISMER, et Alain Vézina, professeur-chercheur à l'Université Dalhousie, pour leur participation à mon comité de thèse.

Je remercie également le docteur François Saucier pour m'avoir permis d'utiliser le modèle de circulation de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent et pour m'avoir initiée à la modélisation. Ses conseils et ses suggestions m'ont grandement aidée pour la partie modélisation de cette thèse.

Je tiens, ici, à adresser un merci « spécial logistique » : au docteur Jean-François Dumais qui m'a prêté un ordinateur durant la fin de mon doctorat ; au docteur Bruno Zakardjian qui m'a fourni un

bureau à l'ISMER durant les deux dernières années ; ainsi qu'à Sébastien Mas qui m'a prêté son ordinateur portable durant l'automne 2004 afin que je puisse traiter mes résultats de modélisation.

Je remercie aussi le docteur Bruno Zakardjian pour ses conseils sur la partie modélisation de mon travail.

Mon travail a bénéficié de l'aide de plusieurs personnes de l'équipe de modélisation de l'ISMER : James Caveen, Marina Chifflet, François Roy et Simon Senneville. Je les remercie d'avoir patiemment répondu à mes questions de néophyte !

Je tiens à remercier chaleureusement toutes les personnes de l'Institut Maurice-Lamontagne qui m'ont aidé au cours de ma recherche. Un immense merci à Réal Gagnon pour son aide, ses conseils, ses suggestions (autant en science qu'en horticulture !) et, surtout, sa bonne humeur permanente et sa gentillesse : ce fut vraiment un plaisir de travailler à ses côtés ! Un grand merci aussi à Sonia Michaud (surtout pour nos fous rires au milieu des conférences... !), Andréa Weise, Jean-Yves Couture, Esther Bonneau, Sylvie Lessard, Lyse Bérard-Therriault, Marie-Lyne Dubé et tous ceux qui m'ont apporté leur aide en mission ou en laboratoire.

Je remercie tous mes amis, d'ici et d'ailleurs, pour les bons moments passés ensemble au cours de ces années de doctorat.

Merci à ma famille pour son soutien.

Enfin, un merci très spécial à Bruno et Maxime qui font que la vie est belle !

RÉSUMÉ

L'accumulation de phycotoxines paralysantes chez les mollusques liée aux proliférations estivales du dinoflagellé toxique *Alexandrium tamarense* et les fermetures de secteurs coquilliers qui en résultent sont des événements récurrents dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (EMSL). Les facteurs qui contrôlent l'initiation et le développement des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL sont toutefois à ce jour méconnus. De plus, le rôle des interactions entre la biologie d'*A. tamarense* et les facteurs environnementaux propres à l'EMSL, notamment son hydrodynamisme complexe, n'a pas encore été exploré. L'objectif de cette étude est donc d'améliorer nos connaissances sur les facteurs environnementaux qui influencent la dynamique des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL et d'intégrer ces nouvelles connaissances dans un premier modèle couplé physique-biologie de développement des efflorescences d'*A. tamarense* pour l'EMSL.

La première partie de cette étude avait pour objectif de mesurer le taux de croissance d'*A. tamarense* lors de la marée rouge qui a eu lieu dans l'EMSL durant l'été 1998 et d'évaluer les facteurs qui influencent les variations de croissance. Les taux de croissance, estimés lors d'incubations en conditions *in situ* de température et de lumière, variaient entre 0 et 0.55 jour⁻¹. Bien que l'on ait retrouvé des cellules d'*A. tamarense* dans des eaux de salinités très différentes (20.8 à 29.5), les plus fortes concentrations et surtout les taux de croissance positifs n'ont été mesurés que dans les eaux de plus faible salinité (inférieure à 24.5). Dans ces conditions, les variations du taux de croissance semblaient contrôlées par la disponibilité en phosphates. Les résultats des expériences d'incubations nous ont amenés à formuler deux hypothèses : (1) les cellules d'*A. tamarense* effectuent des migrations verticales nocturnes vers les couches profondes riches en nitrates de l'EMSL et (2) cette capacité migratoire des cellules d'*A. tamarense* entraîne une limitation en phosphates de leur croissance dans la couche de surface.

Ces hypothèses ont été testées lors d'une mission menée dans l'EMSL durant l'été 2000. Une population d'*A. tamarense* a été suivie pendant 48 h à l'aide d'une bouée dérivante afin d'étudier les capacités migratoires de cette espèce. Une série d'expériences d'incubations ont aussi permis d'évaluer la condition nutritionnelle de la population d'*A. tamarense* au début du suivi. Les résultats de cette étude montrent que les cellules effectuent deux types de migrations ayant des buts différents : (1) des migrations nocturnes entre la couche euphotique et les couches profondes riches en nitrates permettant probablement aux cellules d'accumuler les réserves d'azote nécessaires à leur croissance, et (2) des migrations diurnes dans la couche euphotique leur permettant d'éviter les fortes intensités lumineuses potentiellement dommageables près de la surface. Les résultats des expériences d'enrichissement supportent l'hypothèse issue de la première partie de notre étude selon laquelle la capacité des cellules à acquérir des nitrates en profondeur lors de migrations nocturnes entraîne une limitation de la croissance par les phosphates dans les eaux de surface. Ces résultats, ainsi que ceux de la première partie de cette étude nous amènent à aborder la problématique de la sensibilité des efflorescences de dinoflagellés au vent et à la turbulence sous un angle nouveau, celui des migrations verticales.

Cette sensibilité pourrait, en fait, être en partie liée à un effet indirect de la turbulence via une inhibition des migrations verticales. Cette inhibition pourrait affecter les efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL en empêchant les cellules de se concentrer durant le jour à la profondeur correspondant à leur intensité lumineuse optimale et d'avoir accès aux couches profondes riches en nitrates la nuit.

Dans la troisième partie de cette étude, nous avons développé un premier modèle couplé physique-biologie des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL, à partir des observations recueillies précédemment. En bref, le modèle biologique prend en compte la distribution des kystes de dormance d'*A. tamarense*, la germination de ces kystes et la croissance des cellules d'*A. tamarense* limitée par la température et la salinité. L'évolution temporelle de l'efflorescence d'*A. tamarense*, la coïncidence de cette efflorescence avec le panache d'eau douce des rivières Manicouagan et aux-Outardes (M-O), ainsi que les variations temporelles dans les gradients nord-sud de concentrations d'*A. tamarense* générées par le modèle sont globalement en accord avec les observations récoltées lors de la marée rouge de 1998. Les simulations révèlent que la coïncidence entre les efflorescences d'*A. tamarense* et le panache d'eau douce M-O pourrait être, en partie, le résultat d'une inoculation préférentielle des eaux de surface le long de la côte nord par les cellules nouvellement germées, en particulier dans la région influencée par ce panache. De plus, nos résultats suggèrent que l'évolution spatio-temporelle de l'efflorescence est dominée par des cycles de rétention-advection des eaux de surface du panache M-O. Ces cycles, influencés par le régime des vents, contrôlent le transport des populations d'*A. tamarense* de la partie nord de l'EMSL où ils se développent vers la côte sud. La dynamique du panache d'eau douce M-O, et donc les vents, pourraient aussi affecter le succès des efflorescences d'*A. tamarense* en influençant leur temps de résidence dans l'estuaire. Par conséquent, il est possible que des variations du régime des vents puissent être en partie responsables de l'importante variabilité interannuelle des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL.

LISTE DES PUBLICATIONS

(L'ordre de présentation est celui observé dans cette thèse)

Fauchot, J., M. Levasseur, S. Roy, R. Gagnon and A.M. Weise. 2005. Environmental factors controlling *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) growth rate during a red tide event in the St. Lawrence Estuary (Canada). *J. Phycol.* 31: 263-272.

Fauchot, J., M. Levasseur and S. Roy. 2005. Daytime and nighttime vertical migrations of *Alexandrium tamarense* in the St. Lawrence estuary (Canada). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296 : 241-250.

Fauchot, J., F.J. Saucier, M. Levasseur, S. Roy and B. Zakardjian. Importance of wind-driven river plume dynamics for the development of toxic *Alexandrium tamarense* blooms in the Lower St. Lawrence Estuary (Canada): a modeling study. *Harmful Algae* (à soumettre).

TABLE DES MATIÈRES

	PAGE
Remerciements	iv
Résumé	vi
Liste des publications	viii
Table des matières	ix
Liste des figures	xiv
Liste des tableaux	xviii
Chapitre 1 Introduction.....	1
1- Les efflorescences d’algues nuisibles dans le monde	1
1.1- Les différents types d’efflorescences d’algues nuisibles	2
1.2- L’expansion des efflorescences d’algues nuisibles dans le monde ...	3
2- Contrôles environnementaux des efflorescences de dinoflagellés nuisibles..	4
2.1- Le cycle de vie des dinoflagellés	5
2.2- Les facteurs environnementaux influençant l’initiation des efflorescences.....	7
2.3- Les facteurs environnementaux influençant le développement des efflorescences	8
2.3.1- Croissance cellulaire.....	8
2.3.2- Migrations verticales.....	9
2.3.3- Facteurs physiques et interactions physique - biologie.....	10
2.4- Les facteurs environnementaux influençant le déclin des efflorescences.....	13
2.4.1- Le broutage.....	13
2.4.2- L’enkystement.....	14

2.4.3-	Autres facteurs influençant le déclin des efflorescences.....	14
3-	La modélisation, un outil essentiel pour l'étude des efflorescences d'algues nuisibles.....	15
3.1-	Les différents types de modèles d'efflorescences d'algues nuisibles	15
3.2-	Modèles permettant d'étudier l'influence de la dynamique des kystes.....	17
3.3-	Modèles permettant d'étudier l'influence des migrations verticales..	18
3.4-	Modèles permettant d'étudier l'influence des sels nutritifs et du broutage.....	22
3.5-	Modèles permettant d'étudier l'influence des interactions physique-biologie.....	23
4-	Les efflorescences de dinoflagellés nuisibles dans l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent: le cas d' <i>Alexandrium tamarense</i>	24
4.1-	L'Estuaire Maritime du Saint-Laurent.....	25
4.2-	Le dinoflagellé toxique <i>Alexandrium tamarense</i>	28
4.2.1-	<i>Alexandrium</i> sur la côte est de l'Amérique du Nord.....	28
4.2.2-	Taxonomie et cycle de vie d' <i>Alexandrium tamarense</i> dans l'EMSL.....	31
4.3-	Contrôles environnementaux des efflorescences d' <i>Alexandrium tamarense</i> dans l'EMSL.....	34
4.3.1-	Initiation des efflorescences d' <i>A. tamarense</i> dans l'EMSL...	34
4.3.2-	Développement des efflorescences d' <i>Alexandrium tamarense</i> dans l'EMSL.....	36
4.3.3-	Déclin des efflorescences d' <i>Alexandrium tamarense</i> dans l'EMSL.....	40
5-	Objectifs et hypothèses de cette étude.....	41
Chapitre 2	Environmental factors controlling <i>Alexandrium tamarense</i> (Dinophyceae) growth rate during a red tide event in the St. Lawrence Estuary (Canada).....	44

1- Introduction.....	45
2- Material and methods.....	46
2.1- Study area.....	46
2.2- Sampling.....	46
2.3- Salinity and temperature measurements.....	48
2.4- Nutrient analysis.....	49
2.5- Wind measurements.....	49
2.6- <i>A. tamarensis</i> enumeration and growth rate determination.....	49
2.7- Estimation of nitrogen and phosphorus required by <i>A. tamarensis</i> during incubations.....	51
3- Results.....	52
3.1- Temporal variations in <i>A. tamarensis</i> abundance and growth rate.....	52
3.2- <i>A. tamarensis</i> growth rate variability – the importance of salinity.....	57
3.3- <i>A. tamarensis</i> growth rate variability – the influence of nutrients.....	57
3.4- Nitrogen and phosphorus budget.....	60
4- Discussion.....	60
4.1- The relationship between <i>A. tamarensis</i> and salinity in the St. Lawrence Estuary.....	64
4.2- Nutrients and <i>A. tamarensis</i> growth in the brackish waters of the St. Lawrence Estuary.....	66
5- Conclusion.....	68
Chapitre 3 Daytime and nighttime vertical migrations of <i>Alexandrium</i> <i>tamarensis</i> in the St. Lawrence estuary (Canada).....	69
1- Introduction.....	70
2- Material and methods.....	71
2.1- Survey (48 h).....	71

2.2-	Sampling at the drifter.....	73
2.3-	Nutrient addition experiment.....	73
2.4-	<i>Alexandrium tamarense</i> enumeration and growth determination.....	74
2.5-	Nutrient analysis.....	74
2.6-	Light measurements.....	74
2.7-	Statistical analysis.....	74
3-	Results.....	75
3.1-	Environmental conditions during the 48h survey.....	75
3.2-	<i>Alexandrium tamarense</i> migratory behavior.....	79
3.3-	<i>Alexandrium tamarense</i> growth rate and nutrient addition experiments.....	82
4-	Discussion.....	86
4.1-	Nocturnal vertical migrations of <i>Alexandrium tamarense</i> to deep nitrate-rich layers.....	86
4.2-	Daytime vertical migrations: avoidance of high light intensities.....	88
4.3-	Nutrient control of <i>Alexandrium tamarense</i> growth rate.....	89
5-	Conclusion.....	90
Chapitre 4	Importance of wind-driven river plume dynamics for the development of toxic <i>Alexandrium tamarense</i> blooms in the Lower St. Lawrence Estuary (Canada): a modeling study	92
1-	Introduction.....	94
2-	Material and methods	96
2.1-	The three-dimensional circulation model.....	96
2.2-	The biological model of <i>A. tamarense</i> bloom development.....	98
2.3-	Observations at coastal monitoring stations and surveys in the LSLE during the summer 1998.....	99
3-	Results.....	100

3.1-	Influence of the interaction between cyst germination and the estuarine circulation on the simulated inoculation of surface waters with <i>A. tamarensis</i> vegetative cells	100
3.2-	Influence of the simulated Manicouagan and Aux-Outardes (M-O) freshwater plume dynamics on the generated <i>A. tamarensis</i> bloom...	102
3.3-	Importance of the simulated salinity limitation of <i>A. tamarensis</i> growth.....	106
3.4-	Comparison with the observations	106
4-	Discussion.....	111
4.1-	Ability of the coupled model to reproduce the <i>A. tamarensis</i> bloom during the summer 1998.....	111
4.2-	Preferential inoculation of north shore waters in the M-O plume region	114
4.3-	Importance of the M-O plume dynamics for the spatio-temporal distribution of the bloom.....	115
5-	Conclusion.....	117
Chapitre 5	Conclusions et perspectives.....	119
Bibliographie.....		127

LISTE DES FIGURES

	PAGES
Figure 1-1 Cycle de vie des dinoflagellés (d'après Fritz et al., 1989).....	6
Figure 1-2 Présentation de l'estuaire du Saint-Laurent et de ses principales sources d'eau douce	26
Figure 1-3 Distribution des problèmes d'IPM sur la côte est de l'Amérique du Nord (d'après Anderson et al., 1994).....	30
Figure 1-4 Description d'une cellule de dinoflagellé.....	32
Figure 1-5 Cellule végétative d' <i>Alexandrium tamarense</i>	33
Figure 2-1 Location of sampling stations in the St. Lawrence Estuary during the summer 1998. The grey arrows indicate the mean summer surface circulation in the Estuary (adapted from El-Sabh 1976). The location of the Environment Canada weather station of Mont-Joli is also indicated.....	47
Figure 2-2 Temporal variations of (a) <i>A. tamarense</i> abundance and growth rate and (b) salinity and mean daily wind speed at the coastal monitoring station during the period of maximum <i>A. tamarense</i> abundance (June 28 to August 15). The asterisk indicates that the value of the growth rate on that day is minimal (see Table 2-1 for more details).....	53
Figure 2-3 Spatial distribution of (a, d) <i>A. tamarense</i> abundance, (b, e) <i>A. tamarense</i> growth rate and (c, f) salinity in surface waters of the St. Lawrence Estuary during the red tide on July 8 and 9 and on July 12 and 13, after two windy days. The mean wind speed during the previous two days (July 10 and 11) was 24.8 km·h ⁻¹	55
Figure 2-4 Abundance of <i>A. tamarense</i> as a function of (a) temperature and (b) salinity, and (c) growth rate of <i>A. tamarense</i> as a function of salinity for the coastal monitoring station and other stations in the estuary during the 1998 summer.....	58

Figure 2-5 Temporal evolution of the abundance of *A. tamarensis* during two incubation experiments: (a) station 32 on July 8 and (b) station 36 on July 8. The growth rate (μ , day⁻¹) is indicated for each incubation. The arrows indicate the periods over which the growth rates were calculated. The error bars represent the standard deviation between triplicate counts determined using the particle sizer..... 59

Figure 2-6 Growth rate of *A. tamarensis* as a function of the phosphate concentration at the beginning of the incubation experiments. The curve represents the regression between both variables, with a Michaelis-Menten function: $y = 0.69 x / (0.21 + x)$ ($r^2 = 0.58$, $P < 0.05$)..... 61

Figure 2-7 Number of divisions completed by *A. tamarensis* during the incubations as a function of the nitrate concentration at the beginning of the incubations. The solid line represents the linear regression between variables ($r^2 = 0.96$, $P < 0.001$)..... 62

Figure 3-1 Drifter trajectory with the location of the different samplings in the St. Lawrence estuary during the 48 h survey, from 7 July 2000 at 08:00 h to 9 July 2000 at 09:00 h 72

Figure 3-2 Vertical profiles of (a) temperature (°C) and (b) salinity (psu) during the survey. The grey bars indicate night hours 76

Figure 3-3 T-S diagrams for the whole survey for (a) the surface layer from 0 to 3 m; (b) the subsurface layer from 3 to 5 m; (c) the intermediate layer from 5 to 10 m; and (d) the deep layer from 10 to 15 m. The circled data correspond to measurements made on 7 July between 15:40 and 19:50 h. The solid lines represent constant density lines.. 77

Figure 3-4 Temporal variations of the vertical profiles of (a) nitrate (μM); (b) phosphate (μM); and (c) *Alexandrium tamarensis* concentrations (cells l⁻¹) during the 48 h survey. The dots indicate sampling depth..... 78

Figure 3-5	<i>Alexandrium tamarense</i> . Temporal evolution of the integrated abundance in (a) the surface layer; (b) the subsurface layer; (c) the intermediate layer; and (d) the deep layer.	80
Figure 3-6	<i>Alexandrium tamarense</i> . Temporal variations in the integrated abundance between the surface and 12 to 18 m, and the maximum sampling depth (the depth of integration).....	81
Figure 3-7	<i>Alexandrium tamarense</i> . Temporal variations in (a) the depth of the maximum <i>A. tamarense</i> concentration and (b) the incident light intensity and the light intensity at the depth of the maximum <i>A. tamarense</i> concentration on 8 July and during the morning of 9 July...	83
Figure 3-8	<i>Alexandrium tamarense</i> . Temporal variations in abundance of phosphate and nitrate during the nutrient addition experiments for the different treatments: (a) Control; (b) phosphate addition; (c) nitrate addition; and (d) nitrate + phosphate addition. Note the log scale for the y-axis. Arrows indicate the periods during which <i>A. tamarense</i> net growth rates were calculated for each treatment (see Table 3-1).....	84
Figure 4-1	Map of the estuary and the gulf of St. Lawrence showing the model domain and the sub-region of the lower St. Lawrence estuary concerned by the present study. A small sub-area of the 5-km grid is shown along the Cabot Strait boundary. Modified from Saucier et al. (2003).....	97
Figure 4-2	Simulated daily mean temperature (a), salinity (b), <i>A. tamarense</i> growth rate (c) and cell concentration (d) in the surface layer of the model (0-5 m) during the initiation of the bloom, on 15 April 1998. The location of the Manicouagan and Aux-Outardes rivers is indicated in b.....	101
Figure 4-3	Daily mean wind (a), simulated currents (b), temperature (c), salinity (d), <i>A. tamarense</i> growth rate (e) and cell concentration (f) in the surface layer of the model (0-5 m), during two episodes of retention (25 May and 20 June) and advection (30 May and 25 June)	

of the M-O freshwater plume. The location of the transect illustrated in Figure 4-4 is indicated in f..... 103

Figure 4-4 Vertical profiles of simulated daily mean temperature (a and d), salinity (b and e) and *A. tamarensis* cell concentration (c and f) on 25 May (episode of retention) and 30 May (episode of advection toward the south shore). The location of the transect is indicated in Figure 4-3..... 105

Figure 4-5 Simulated daily mean temperature (a) and salinity (b), *A. tamarensis* cell concentration (c and e) and growth rate (d and f) in the surface layer of the model (0-5 m) on 25 June, with and without the salinity limitation of growth. 107

Figure 4-6 Temporal evolution, from 1st May to 20 July 1998, of observed *A. tamarensis* abundance at the monitoring stations of Baie Comeau (north shore) and Sainte Flavie (south shore), observed salinity at Sainte-Flavie and periods of retention toward the north shore and advection toward the south shore of the M-O freshwater plume determined from the model simulation. The sampling dates at the Baie-Comeau and Sainte-Flavie monitoring stations are indicated by black and red triangles, respectively..... 108

Figure 4-7 Temporal evolution of simulated and observed *A. tamarensis* concentrations at the monitoring stations of Baie-Comeau on the north shore (a to c) and Sainte-Flavie on the south shore (d to f)..... 110

Figure 4-8 Observed (a and b) and simulated (c and d) spatial distribution of the *A. tamarensis* bloom in the surface layer in the LSLE on two days during the peak of the bloom, 9 and 12 July..... 112

LISTE DES TABLEAUX

	PAGES
Tableau 2-1 Incubation experiments at the coastal monitoring station: initial conditions and results of <i>A. tamarensis</i> growth. The growth curves « a » and « b » refer to Figure 2-5.....	54
Tableau 2-2 Incubation experiments at different stations sampled by helicopter in the estuary: initial conditions and results of <i>A. tamarensis</i> growth. The growth curves « a » and « b » refer to Figure 2-5.....	56
Tableau 2-3 Nitrogen and phosphorus requirements for measured <i>A. tamarensis</i> growth during incubations and calculated nitrogen and phosphate regeneration rates necessary to meet these requirements.....	63
Tableau 3-1 <i>Alexandrium tamarensis</i> . Initial nutrient concentrations, net growth rates and the duration of exponential growth phases during nutrient addition experiments	85

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

Les proliférations phytoplanctoniques sont habituellement bénéfiques pour la productivité des écosystèmes, en particulier pour les pêcheries et les activités aquicoles. Cependant, parmi les quelques 5000 espèces de phytoplancton marin identifiées à ce jour, environ 300 espèces forment ce que la communauté scientifique appelle des efflorescences d'algues nuisibles ou HAB en anglais pour "harmful algal blooms" (Hallegraeff, 1993). Les efflorescences d'algues nuisibles n'épargnent pas l'estuaire du Saint-Laurent où les proliférations estivales du dinoflagellé toxique *Alexandrium tamarense* provoquent des problèmes d'intoxication paralysante par les mollusques depuis longtemps. Bien que différentes études aient été réalisées sur les efflorescences d'*A. tamarense* dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, les facteurs qui contrôlent leur initiation et leur développement sont à ce jour méconnus. Ce projet cherche donc à mieux comprendre les contrôles environnementaux des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent (EMSL).

1- Les efflorescences d'algues nuisibles dans le monde

Les efflorescences d'algues nuisibles sont caractérisées par la prolifération, et parfois la dominance, d'espèces particulières d'algues nuisibles. Selon les espèces et/ou les toxines présentes, leurs effets incluent des mortalités massives de poissons et de mollusques sauvages ou en aquaculture, des problèmes de santé et même des mortalités chez les humains suite à la consommation de mollusques ou de poissons contaminés par des toxines (il y a environ 2000 cas d'empoisonnement par des algues toxiques chaque année dans le monde, dont 15% sont mortels), des mortalités de mammifères et d'oiseaux marins, et l'altération d'habitats marins et de réseaux trophiques (Hallegraeff, 1993 ; Anderson, 1995).

1.1- Les différents types d'efflorescences d'algues nuisibles

Les efflorescences d'algues nuisibles sont souvent classés en trois groupes: celles qui produisent des fortes biomasses, celles qui produisent des toxines et celles qui sont nuisibles pour les poissons et les invertébrés.

Le premier groupe comprend les espèces phytoplanctoniques qui produisent des fortes biomasses dans des environnements abrités tels que des baies. Elles deviennent nuisibles quand elles provoquent des problèmes d'anoxie qui entraînent des mortalités chez les poissons et les invertébrés (Hallegraeff, 1993). Cette anoxie résulte, en général, de la respiration bactérienne lors de la décomposition des cellules en fin d'efflorescence. Différents dinoflagellés (*Gonyaulax polygramma*, *Noctiluca scintillans*, *Scrippsiella trochoidea*), des cyanobactéries (*Trichodesmium erythraeum*), des diatomées (*Skeletonema costatum*) et des prymnésioptycés (*Phaeocystis* spp.) appartiennent à ce groupe.

Le deuxième groupe d'efflorescences nuisibles rassemble des espèces phytoplanctoniques capables de produire des toxines. Parmi ces toxines, on distingue différents groupes (GEOHAB, 2001). Les toxines paralysantes (ou PSP en anglais pour "paralytic shellfish poisoning") sont produites par des dinoflagellés (*Alexandrium* spp., *Pyrodinium bahamense* var., *Gymnodinium catenatum*) ou des cyanobactéries (*Anabaena circinalis*). Les toxines diarrhéiques (ou DSP pour "diarrheic shellfish poisoning") sont produites par des dinoflagellés (*Dinophysis* spp., *Prorocentrum* spp.). Les toxines amnésiantes (ou ASP pour "amnesic shellfish poisoning") sont produites par des diatomées (*Pseudo-nitzschia* spp., *Nitzschia navis-varingica*). Les toxines neurotoxiques (ou NSP pour "neurotoxic shellfish poisoning") sont produites par des dinoflagellés (*Karenia brevis*). La ciguatera (ou CFP pour "ciguatera fishfood poisoning") est provoquée par un dinoflagellé (*Gambierdiscus toxicus*). Les yessotoxines sont produites par un dinoflagellé (*Protoceratium reticulatum*). Les spirolides sont produites par le dinoflagellé *Alexandrium ostenfeldii*. Enfin, une nouvelle toxine a été découverte récemment, l'azaspiracide ; l'organisme phytoplanctonique responsable n'a pas encore été confirmé, mais il pourrait s'agir du dinoflagellé *Protoperdinium* spp. Les organismes filtreurs sont souvent des vecteurs importants

pour les toxines marines. Les microalgues toxiques sont, en effet, accumulées par les mollusques filtreurs qui s'en nourrissent tels que les moules, les huîtres, les pétoncles ou les myes. Généralement, les mollusques sont peu affectés, ce qui leur permet d'accumuler des concentrations très importantes de toxines (Hallegraeff, 1993; Anderson, 1995). Les proliférations d'algues toxiques affectent les écosystèmes marins via le transfert des toxines d'un niveau trophique à un autre dans la chaîne alimentaire. Ils peuvent ainsi contaminer différents compartiments du réseau trophique marin et avoir des impacts sur la viabilité, la croissance, la fécondité et le recrutement de différents organismes (Hallegraeff, 1993; Anderson, 1995).

Le dernier groupe d'efflorescences toxiques rassemble des espèces phytoplanctoniques qui ne sont pas toxiques pour l'homme, mais qui peuvent endommager ou colmater les branchies des poissons et des invertébrés, entraînant généralement la mort par asphyxie. Dans ce groupe, on trouve des diatomées (*Chaetoceros* spp.), des dinoflagellés (*Gymnodinium* spp., *Pfiesteria* sp.), des prymnésiophytes (*Chrysochromulina* spp., *Phaeocystis* spp.) et des cyanobactéries (*Microcystis aeruginosa*).

1.2- L'expansion des efflorescences d'algues nuisibles dans le monde

Les proliférations d'algues nuisibles ne sont pas un phénomène nouveau. Dans la plupart des régions présentement affectées, on peut trouver dans la tradition orale ou dans les sédiments des indications de la présence de ces algues nuisibles dans le passé (GEOHAB, 2001). Au Québec, par exemple, les Amérindiens connaissaient les risques d'intoxication liés à la consommation des mollusques avant l'arrivée des Européens (Medcof et al., 1966). Mais, depuis environ 30 ans, on semble assister à une expansion de la distribution géographique des efflorescences d'algues nuisibles et à une augmentation de leur fréquence et de leur intensité (Hallegraeff, 1993). Bien qu'on reconnaisse que la multiplication des études dans le domaine des algues nuisibles et un meilleur contrôle des produits des pêcheries et de l'aquaculture puissent expliquer en partie cette perception (Hallegraeff, 1993), différentes hypothèses ont été proposées pour expliquer cette apparente expansion. Elle pourrait avoir été provoquée en partie par la dispersion des espèces nuisibles par l'intermédiaire des eaux de lest des navires et des

introductions de nouvelles espèces de mollusques (Hallegraeff, 1993; Lilly et al., 2002). De plus, un enrichissement en nutriments des eaux côtières, par les effluents industriels, agricoles et domestiques, mais aussi éventuellement provoqué par le développement des installations aquicoles, pourrait stimuler les efflorescences nuisibles. Dans ce cas, deux scénarios sont possibles. Dans le premier scénario, une eutrophisation des eaux côtières provoquerait une augmentation globale de la production phytoplanctonique. Les espèces nuisibles seraient donc plus abondantes, mais représenteraient toujours la même fraction relative de la biomasse phytoplanctonique totale. Selon le deuxième scénario, l'eutrophisation des eaux côtières favoriserait les espèces nuisibles en modifiant les rapports entre les nutriments. Par exemple, une augmentation du ratio azote : silice favoriserait le développement des dinoflagellés au détriment des diatomées (Smayda, 1990; Hallegraeff, 1993). Il est aussi possible que la déforestation et les pluies acides aient entraîné une augmentation des substances humiques dans les eaux côtières, ce qui stimulerait les proliférations de dinoflagellés (Graneli and Moreira, 1990; Hallegraeff, 1993). Enfin, des changements climatiques à long terme pourraient avoir influencé les efflorescences nuisibles par l'intermédiaire de modifications de différents facteurs environnementaux comme la température, la lumière, les précipitations et les vents (Hallegraeff, 1993).

Quelle qu'en soit la cause, l'expansion des problèmes liés aux efflorescences d'algues nuisibles a amené de nombreux scientifiques à chercher à comprendre la dynamique de ces efflorescences dans différentes régions du monde.

2- Contrôles environnementaux des efflorescences de dinoflagellés nuisibles

Tel que mentionné précédemment, les espèces nuisibles appartiennent à différents groupes phytoplanctoniques présentant des caractéristiques physiologiques et écologiques variées. L'influence des conditions environnementales sera donc différente selon les espèces considérées. Cette section se concentre sur le cas des espèces de dinoflagellés, telle que *Alexandrium tamarense*, dont le cycle de vie est caractérisé par une phase végétative, une phase sexuée et la formation de kystes de dormance.

2.1- Le cycle de vie des dinoflagellés

Le cycle de vie de plusieurs dinoflagellés comprend une phase haploïde végétative et une phase diploïde sexuée (Figure 1-1). Lors de la phase haploïde, les cellules végétatives présentes dans la colonne d'eau se divisent par mitose. La phase sexuée commence lorsque les cellules végétatives produisent des gamètes qui fusionnent pour former un planozygote, une grande cellule mobile à quatre flagelles. Le planozygote peut rester dans la colonne d'eau quelques jours, puis il perd ses flagelles et sa thèque et forme un kyste de dormance qui sédimente au fond. Après une période de dormance dans les sédiments (période de maturation physiologique durant laquelle les kystes de dormance ne peuvent pas germer), chaque kyste germe pour donner une grande cellule, peu pigmentée et mobile, le planoméiocyte, qui donnera deux cellules haploïdes par méiose. C'est le début d'une nouvelle phase végétative (Anderson and Wall, 1978; Anderson and Morel, 1979). La formation de kystes de dormance permet aux populations de dinoflagellés de survivre aux conditions défavorables. Les kystes présents dans les sédiments constituent un réservoir benthique pour l'initiation des efflorescences.

Pendant la phase asexuée de leur cycle de vie, les cellules végétatives de certains dinoflagellés, tels que *Alexandrium*, peuvent s'enkyster temporairement, par exemple en réponse à des conditions environnementales défavorables. L'existence de ces formes de résistance temporaires permet aux cellules de supporter les fluctuations à court terme des conditions environnementales (température, salinité, turbulence) (Anderson, 1998; Garcés et al., 2002).

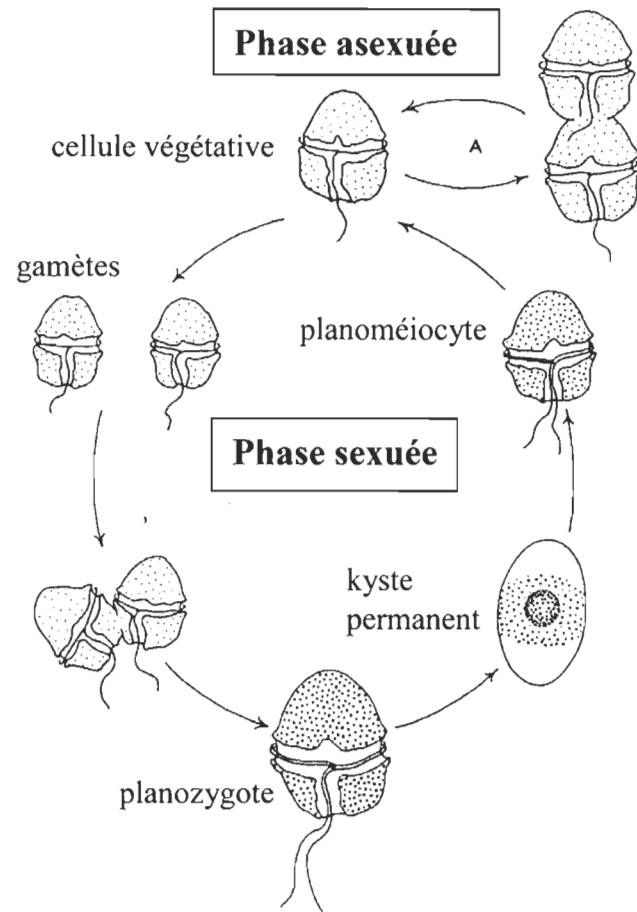


Figure 1-1. Cycle de vie des dinoflagellés (d'après Fritz et al., 1989).

2.2- Les facteurs environnementaux influençant l'initiation des efflorescences

La germination des kystes de dormance joue un rôle important dans la dynamique des efflorescences de dinoflagellés nuisibles en contrôlant leur initiation. Ainsi, certaines études rapportent une coïncidence entre les périodes de forte germination des kystes de dormance présents dans les sédiments et les proliférations de cellules végétatives dans la colonne d'eau (Anderson and Morel, 1979; Kim et al., 2002). Il est donc important de comprendre les mécanismes physiologiques et les facteurs environnementaux qui contrôlent la germination.

La période de dormance des kystes peut affecter la dynamique des efflorescences en déterminant quand les kystes sont prêts à germer et donc à initier, potentiellement, de nouvelles proliférations (Anderson, 1998; Kremp and Anderson, 2000). La durée de cette période de dormance est variable selon les espèces et les conditions environnementales, de quelques heures à plusieurs mois, et semble être sous contrôle physiologique (Anderson and Keafer, 1987; Imai and Itakura, 1999; Kremp and Anderson, 2000). Les espèces des hautes latitudes semblent être caractérisées par les périodes de maturation les plus longues (Perez et al., 1998; Kremp and Anderson, 2000). La température et la lumière peuvent influencer la durée de la période de dormance (Anderson, 1980; Montresor and Marino, 1996). Des variations de température peuvent aussi déclencher la germination des kystes chez certains dinoflagellés, une fois la période de dormance achevée (Anderson and Wall, 1978; Anderson, 1980; Ellegaard et al., 1998; Imai and Itakura, 1999). De plus, la germination est généralement inhibée en conditions anoxiques (Anderson et al., 1987; Kremp and Anderson, 2000). La turbulence liée aux courants de marées ou aux vagues peut donc influencer la dynamique des kystes en provoquant une remise en suspension des sédiments, ce qui peut déclencher la germination des kystes se retrouvant de cette façon en milieu oxique (Anderson, 1998). La germination des kystes de dormance peut aussi être contrôlée par une horloge biologique interne. Ainsi, la germination a toujours lieu aux mêmes périodes de l'année quelles que soient les conditions environnementales dans lesquelles se trouvent les kystes. Ce type de contrôle biologique se retrouve en particulier chez les kystes des eaux profondes où ni la lumière, ni la température ne peuvent servir de stimuli pour la germination (Anderson and Keafer, 1987; Perez et al., 1998).

Toutefois, la germination des kystes n'est pas toujours suivie d'une prolifération de dinoflagellés. Ainsi, il a déjà été observé, chez certaines espèces, un décalage dans le temps entre le maximum de germination des kystes de dormance et le maximum saisonnier des populations végétatives dans la colonne d'eau (Ishikawa and Taniguchi, 1996; Perez et al., 1998; Kim et al., 2002). Dans ces cas, la dynamique de germination des kystes n'affecterait pas de façon significative l'initiation et le développement des efflorescences. Ces proliférations seraient plutôt contrôlées par les facteurs affectant la croissance végétative des cellules (Ishikawa and Taniguchi, 1996).

2.3- Les facteurs environnementaux influençant le développement des efflorescences

2.3.1- Croissance cellulaire

Comme chez toutes les espèces phytoplanctoniques, la lumière, la température, la salinité et les nutriments affectent la croissance des cellules végétatives des dinoflagellés nuisibles (Tyler and Seliger, 1981; Watras et al., 1982; Doucette et al., 1989; Morton and Norris, 1990; Bricelj and Lonsdale, 1997; Garcés et al., 1998; Parkhill and Cembella, 1999; Grzebyk et al., 2003). De plus, certains dinoflagellés peuvent modifier leur mode de nutrition, en passant de l'autotrophie à la mixotrophie et en utilisant des substances organiques dissoutes (Carlsson and Granéli, 1998; Carlsson et al., 1998; John and Flynn, 1999; Oh et al., 2002; Grzebyk et al., 2003). Plusieurs espèces sont aussi phagotrophes et l'ingestion de particules leur permet de survivre et même de croître à l'obscurité (Granéli et al., 1997; Granéli and Carlsson, 1998).

De nombreuses études ont montré que les substances humiques apportées par les eaux douces des rivières peuvent stimuler la croissance des dinoflagellés (Doblin et al., 1999; Granéli et al., 1999). En effet, les substances humiques pourraient contribuer à la croissance comme source d'azote (Granéli and Moreira, 1990; Carlsson and Granéli, 1993; Carlsson et al., 1995) et de carbone (Carlsson and Granéli, 1998; Carlsson et al., 1995). Elles pourraient aussi agir comme

des chélateurs, contrôlant la disponibilité de métaux tels que le fer et le sélénium (Prakash et al., 1973; Anderson and Morel, 1982; Doblin et al., 1999; Doblin et al., 2000).

La croissance des cellules végétatives peut enfin être affectée par certaines interactions interspécifiques. Il a été démontré que certaines espèces de dinoflagellés nuisibles pouvaient tuer d'autres dinoflagellés ou inhiber leur croissance par simple contact (Uchida et al., 1995 et 1999). Des phénomènes d'allélopathie ont aussi été rapportés chez les dinoflagellés nuisibles : certains sécrètent des substances qui provoquent une inhibition de la croissance, voire une lyse cellulaire chez d'autres espèces phytoplanctoniques (Arzul et al., 1999; Fistarol et al., 2004). Ces caractéristiques contribuent probablement à la dominance de la communauté phytoplanctonique par certaines espèces de dinoflagellés nuisibles lors des efflorescences (Uchida et al., 1999).

2.3.2- Migrations verticales

Certaines espèces de dinoflagellés peuvent se déplacer verticalement dans la colonne d'eau au moyen de leurs flagelles. Ces migrations verticales peuvent avoir un impact important sur le développement des efflorescences. En effet, certaines espèces nuisibles effectuent des migrations verticales journalières en se déplaçant entre les couches profondes, riches en nutriments, la nuit et la couche de surface éclairée le jour. Cela leur permet d'augmenter pendant la nuit leur prise de nitrates et d'assimiler ces derniers pendant le jour. Ce comportement migratoire pourrait aussi leur permettre d'éviter leurs prédateurs zooplanctoniques, ce qui réduirait l'impact du broutage (Turner and Anderson, 1983; Uye, 1986). Certaines espèces de dinoflagellés utilisent aussi leur capacité natatoire pour éviter les fortes intensités lumineuses en surface pendant le jour (Heaney and Eppley, 1981; Cullen and Horrigan, 1981; Passow, 1991; McIntyre et al., 1997). Les migrations verticales sont contrôlées par différents facteurs, incluant le géotactisme, le phototactisme, la température et l'état nutritionnel des cellules (Cullen and Horrigan, 1981; Anderson and Stolzenbach, 1985; Passow, 1991; Nielsen et al., 1993; MacIntyre et al., 1997; Cullen and MacIntyre, 1998; Kamykowski et al., 1998; Kamykowski et al., 1998). Sullivan et al. (2003) ont aussi émis l'hypothèse que le dinoflagellé *Alexandrium catenella* se servait de ses capacités natatoires pour se concentrer aux profondeurs où la turbulence était

minimale. En plus de leur influence directe sur la croissance des cellules, l'interaction entre les migrations verticales des cellules végétatives et la circulation des masses d'eau est susceptible d'influencer la distribution spatio-temporelle des efflorescences (Anderson and Stolzenbach, 1985; Donaghay and Osborn, 1997). Les capacités migratoires des dinoflagellés pourraient donc être un élément clef de la dynamique des efflorescences de dinoflagellés nuisibles.

2.3.3- Facteurs physiques et interactions physique - biologie

Les facteurs hydrodynamiques jouent un rôle important dans le contrôle du développement des efflorescences de dinoflagellés nuisibles. L'environnement physique influence la dynamique des populations de dinoflagellés de deux façons: directement en favorisant le transport et l'accumulation ou la dispersion des cellules et indirectement en affectant les processus cellulaires.

La variabilité spatiale de la distribution des efflorescences peut souvent être expliquée par des processus advectifs à grande échelle. Une efflorescence déjà établie pourra être transportée vers la côte, vers le large ou le long d'une côte, en fonction des courants côtiers et des vents (Tester et al., 1991; Franks and Anderson, 1992; Yamamoto et al., 2002; Anderson et al., 2005). L'apparition d'une efflorescence de dinoflagellés dans une région donnée peut donc être le résultat d'un transport de cellules depuis une région source où l'efflorescence est déjà établie, et non d'une croissance *in situ* (Fraga et al., 1988; Chung and Hodgkiss, 1993). Une faible advection pourrait aussi permettre à des espèces nuisibles à faible taux de croissance d'accumuler des biomasses importantes dans certains écosystèmes côtiers (Anderson and Morel, 1979).

De nombreuses proliférations de dinoflagellés sont associées à une augmentation de la stratification de la colonne d'eau (Margalef et al., 1979; Granéli et al., 1993; Wyatt and Saborido-Rey, 1993; Ichimi et al., 2001). En effet, les eaux stratifiées forment des habitats où la dispersion est plus faible et la croissance de la population favorisée. Ces efflorescences sont aussi associées à des périodes de faible vent où la cisaille verticale et les niveaux de turbulence dans la couche de surface sont plus faibles. Différentes études rapportent que des épisodes de forts vents peuvent

empêcher la formation ou contribuer au déclin des efflorescences de dinoflagellés (Weise et al., 2002; Yamamoto et al., 2002). La turbulence peut, en effet, affecter les proliférations de dinoflagellés non seulement en dispersant les cellules végétatives, mais aussi en influençant leur taux de croissance. Selon Smayda (1997), la turbulence peut affecter les proliférations de dinoflagellés de trois façons : par dommages physiques aux cellules, altération des processus physiologiques et modifications des comportements (ex: migrations verticales). Dans ce domaine, le paradigme communément accepté est que la turbulence affecte négativement la physiologie des dinoflagellés, en particulier en inhibant leur croissance (Thomas and Gibson, 1990; Juhl et al., 2001; Juhl and Latz, 2002). Toutefois, depuis quelques années, plusieurs auteurs (Smayda, 2002; Sullivan and Swift, 2003; Sullivan et al., 2003) estiment que la problématique de l'influence de la turbulence sur les efflorescences de dinoflagellés est beaucoup plus complexe. En effet, d'une part il s'agit d'un domaine difficile à étudier *in situ* et, d'autre part, les résultats des expériences en laboratoires peuvent varier en fonction des méthodes utilisées pour générer la turbulence (Sullivan and Swift, 2003; Sullivan et al., 2003). De plus, la sensibilité et les réponses des dinoflagellés à la turbulence sont très variables d'une espèce à une autre (Smayda, 2002; Sullivan and Swift, 2003; Sullivan et al., 2003). Le rôle de la turbulence dans l'écologie des dinoflagellés reste donc encore à élucider. Ceci est d'autant plus vrai que la turbulence peut aussi influencer les efflorescences indirectement par l'intermédiaire du transport des nutriments et du mélange vertical des cellules dans les gradients de lumière (Thomas and Gibson, 1990; Donaghay and Osborn, 1997).

La dynamique d'une efflorescence de dinoflagellés n'est généralement pas contrôlée par un seul facteur, mais par un ensemble d'interactions entre des processus biologiques et physiques se produisant à différentes échelles spatiales et temporelles. En fait, la formation d'une efflorescence résulte souvent de l'existence d'une "fenêtre favorable" dans les conditions environnementales qui coïncide avec le cycle de vie de l'espèce (Garcés et al., 1999). L'hydrodynamisme, la disponibilité des nutriments, la lumière et le comportement natatoire des cellules interagissent ainsi pour déterminer la période de développement des efflorescences nuisibles, leur distribution et leur ampleur. L'un des facteurs importants dans les interactions physique-biologie est, en effet, le comportement natatoire de certaines espèces. La vitesse de

nage des cellules de dinoflagellés ($\sim 3 \cdot 10^{-4} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, Cullen and Horrigan, 1981), généralement supérieure à la vitesse des courants verticaux ($\sim 1 \cdot 10^{-4} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$), permet des migrations verticales entre différentes couches de la colonne d'eau. Par contre, la vitesse natatoire des cellules est très inférieure à la vitesse de la plupart des courants horizontaux (0.1 à $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$). Le comportement natatoire des cellules n'aura donc pas d'effet direct sur leur transport horizontal. Toutefois, les interactions entre les migrations verticales des cellules et les courants horizontaux dans différentes couches de la colonne d'eau peuvent influencer le transport horizontal des efflorescences (Donaghay and Osborn, 1997). La formation d'efflorescences de dinoflagellés nuisibles au niveau des régions frontales, que ce soit des zones de convergence ou de divergence, est un autre exemple d'interaction physique-biologie (Smayda, 2002). Les fortes biomasses phytoplanctoniques au niveau des fronts océaniques résultent de l'interaction de différents mécanismes biologiques (photoadaptation, prise de nutriments, comportement natatoire) et physiques (advections horizontale et verticale, turbulence) qui sont eux-mêmes liés à différents gradients associés aux régions frontales (nutriments, lumière; Anderson, 1995). Ainsi, les cellules phytoplanctoniques ayant les meilleures capacités natatoires auront tendance à être concentrées sous la surface au niveau d'un front de convergence d'une part parce que les courants horizontaux les concentrent au niveau de ce front et d'autre part parce que ces cellules sont capables de résister aux courants verticaux qui tendent à les entraîner en profondeur (Franks, 1992).

Le développement des efflorescences de dinoflagellés nuisibles est donc contrôlé non seulement par les réponses physiologiques des cellules aux conditions environnementales locales, mais aussi par un ensemble d'interactions entre la physique et la biologie au niveau des cellules et des populations. C'est la hiérarchie de ces facteurs qui détermine le succès d'une efflorescence (Levasseur et al., 1984).

2.4- Les facteurs environnementaux influençant le déclin des efflorescences

2.4.1- Le broutage

Les espèces de dinoflagellés qui forment des efflorescences nuisibles ayant des taux de croissance assez faibles ($< 1 \text{ jour}^{-1}$), il peut exister un équilibre fragile entre la croissance de ces populations et les pertes dues au broutage. La pression de broutage pourrait donc être un des facteurs critiques impliqués dans le déclin de certaines efflorescences de dinoflagellés nuisibles (Huntley, 1982; Watras et al., 1985; Smayda, 1997).

Toutefois, dans le cas des espèces phytoplanctoniques toxiques, deux phénomènes peuvent provoquer une réduction du broutage par le zooplancton: un effet nocif des cellules toxiques sur les brouteurs et un comportement d'évitement des cellules phytoplanctoniques toxiques par ces brouteurs. La toxicité de certaines espèces phytoplanctoniques peut se traduire, chez les copépodes, par une diminution de la prise de nourriture, une régurgitation des cellules toxiques, une diminution de la fécondité ou de la survie des adultes, ainsi qu'une diminution du développement ou de la survie des larves (Huntley et al., 1986; Turner et al., 1998; Teegarden et al., 1999). Des études ont aussi montré que le dinoflagellé toxique *A. tamarense* produisait des substances extracellulaires pouvant servir de défense allélochimique contre certaines espèces de microzooplancton (Hansen, 1989; Tillmann and John, 2002). Les dinoflagellés toxiques posséderaient donc une "défense chimique" contre le broutage qui leur conférerait un avantage compétitif vis-à-vis des autres espèces de la communauté phytoplanctonique (Huntley et al., 1986). Toutefois, les interactions prédateurs-proies varient selon les espèces (ou même les clones) phytoplanctoniques et selon les espèces de brouteurs considérées (Turner and Anderson, 1983; Uye, 1986; Turriff et al., 1995; Teegarden and Cembella, 1996; Colin and Dam, 2002). Les impacts du broutage sur les efflorescences de dinoflagellés nuisibles dépendent donc, en partie, de la composition spécifique de la communauté phytoplanctonique et de la communauté de brouteurs (Hansen, 1989; Teegarden and Cembella, 1996; Turner and Tester, 1997; Teegarden, 1999; Calbet et al., 2003).

2.4.2- L'enkystement

La formation de kystes de dormance, ou hypnozygotes, et leur sédimentation rapide vers le fond peuvent constituer une perte importante pour la population végétative, affectant la biomasse maximale atteinte lors d'une efflorescence et provoquant le déclin de certaines efflorescences de dinoflagellés (Anderson and Morel, 1979; Ishikawa and Taniguchi, 1996; Kremp and Heiskanen, 1999). Lors de l'enkystement, des quantités importantes de kystes peuvent être produites, même avec un taux d'enkystement assez faible (< 1 %, Garcés et al., 2004). Cependant, les taux d'enkystement sont très variables selon les espèces et les environnements considérés (< 1% à 50 %, Kremp and Heiskanen, 1999; Ichimi et al., 2001). Chez certains dinoflagellés, la formation de kystes de dormance peut être contrôlée par la disponibilité du milieu en macro- ou micronutriments : l'azote (Turpin et al., 1978), le phosphore (Ellegaard et al., 1998; Ichimi et al., 2001) ou le fer (Doucette et al., 1989). La température et la lumière peuvent aussi affecter l'enkystement des cellules végétatives (Ellegaard et al., 1998; Godhe et al., 2001). Toutefois, il semble que, chez certaines espèces comme *A. tamarense*, la formation des kystes peut commencer pendant le développement de l'efflorescence, lorsque les cellules végétatives dans la colonne d'eau atteignent une concentration seuil (Wyatt and Jenkinson, 1997; Garcés et al., 2004). Certains auteurs pensent donc que l'enkystement des cellules végétatives est une étape naturelle du cycle de vie des dinoflagellés, ce qui implique qu'elle aurait lieu dans des conditions optimales de croissance et pourrait être contrôlée par une horloge interne comme la germination (Kremp and Heiskanen, 1999; Garcés et al., 2004).

2.4.3- Autres facteurs influençant le déclin des efflorescences

Parmi les facteurs qui peuvent participer au déclin d'une efflorescence d'algues nuisibles, on peut aussi citer les bactéries et les virus. Les bactéries peuvent, en effet, influencer la dynamique des efflorescences de dinoflagellés et jouer un rôle dans les successions phytoplanctoniques. Certaines bactéries affectent la croissance et la mortalité des dinoflagellés, soit par l'intermédiaire de composés extracellulaires algicides ou inhibiteurs de croissance, soit en attaquant directement les cellules phytoplanctoniques (Doucette et al., 1998; Lovejoy et al.,

1998). Les infections virales et les lyses cellulaires qui en résultent sont aussi une cause significative de mortalité pour les cellules phytoplanctoniques (Suttle et al., 1990; Nagasaki et al., 1994 a et b; Tarutani et al., 2000). En particulier, plusieurs études suggèrent que les infections virales pourraient contribuer au déclin de certaines efflorescences de dinoflagellés nuisibles (Tarutani et al., 2001; Nagasaki et al., 2003; Nagasaki et al., 2004). Cependant, il reste encore à élucider comment les virus peuvent contrôler les populations de dinoflagellés nuisibles et dans quelle mesure ils affectent le déclin des efflorescences.

3- La modélisation, un outil essentiel pour l'étude des efflorescences d'algues nuisibles

Comme nous venons de le voir, la compréhension de la dynamique d'une efflorescence d'algues nuisibles nécessite de prendre en compte un grand nombre de facteurs propres à la région d'étude. La modélisation s'avère donc un outil essentiel, permettant d'appréhender les interactions entre différents processus qui affectent le déroulement des efflorescences. Cette section présente un aperçu des différents types de modèles développés pour l'étude des efflorescences de dinoflagellés nuisibles (des modèles biologiques les plus simples aux modèles couplés physique-biologie). Ces modèles sont basés sur les mêmes équations physiques et biologiques. Les différences se situent au niveau du choix des compartiments biologiques, des processus reliant ces compartiments, de la paramétrisation de ces processus et du choix des dynamiques physiques.

3.1- Les différents types de modèles d'efflorescences d'algues nuisibles

Le modèle nécessaire à l'étude d'une efflorescence d'algues nuisibles en particulier peut être plus ou moins complexe selon que l'on souhaite tester des hypothèses théoriques sur des étapes ou des processus précis, identifier et quantifier les processus qui contribuent à la formation et au déclin de cette efflorescence ou aider à prédire son développement spatial et temporel.

Plusieurs modèles biologiques de complexité variable ont été développés pour les efflorescences d'algues nuisibles. Ces modèles ont été utilisés pour étudier le rôle de différents

processus biologiques dans la dynamique des efflorescences. Ils ont été utilisés par exemple pour étudier le rôle des migrations verticales, du broutage par le zooplancton et des variations du taux de croissance des algues (e.g. Kamykowski and Yamazaki, 1997; Truscott, 1995). La structure typique de ces modèles comprend une espèce de phytoplancton capable de migrations verticales, un ou plusieurs nutriments limitants pour la croissance phytoplanctonique et, dans certains cas, une fonction de broutage. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, les interactions entre la physique et la biologie sont très importantes dans le contrôle des efflorescences d'algues nuisibles. Il est donc important de prendre aussi en compte les processus physiques et leurs interactions avec les processus biologiques.

Différents auteurs ont donc couplé des modèles biologiques d'efflorescences d'algues nuisibles à des modèles physiques simples afin d'étudier les interactions entre des processus biologiques et des processus physiques (e.g. Kamykowski, 1974). Ce type de modèles couplés comprend généralement un modèle biologique de phytoplancton capable de migrations verticales et un modèle physique qui simule un environnement simplifié (profondeur uniforme, champs de courants, ondes internes, cycle jour-nuit). Ces modèles couplés ne tiennent compte que d'un nombre restreint de processus physiques, ce qui permet de mieux comprendre certains phénomènes. Il s'agit toutefois d'une importante simplification du milieu physique réel.

Pour que les modèles soient des outils encore plus profitables, que ce soit pour comprendre la dynamique des efflorescences d'algues nuisibles ou d'un point de vue prédictif, les modèles biologiques doivent être couplés avec des modèles physiques plus élaborés qui simulent de façon réaliste l'hydrodynamisme des zones touchées par les efflorescences. La structure typique de ces modèles couplés comprend un modèle biologique, avec une espèce de phytoplancton nuisible, une espèce de zooplancton, des nutriments limitants et parfois des kystes, et un modèle physique reproduisant un système spécifique (un environnement particulier à une époque précise). Les modèles physiques doivent être forcés avec des conditions réalistes d'irradiance, de vents, de débits d'eau douce, de marées et de topographie (Franks, 1997) et le modèle biologique initialisé avec des données de terrain. Les résultats des simulations sont

comparés avec les observations et des analyses de sensibilité sont effectuées (e.g. Yamamoto et al., 2002; Yamamoto and Seike, 2003)

Il existe donc tout un éventail de complexité dans les modèles d'efflorescences d'algues nuisibles qui ont été développés jusqu'à maintenant. Les sections suivantes présentent une synthèse des modèles développés pour étudier certains aspects précis de ces efflorescences : la dynamique des kystes, les migrations verticales, les limitations en sels nutritifs, le broutage et les interactions physique-biologie.

3.2- Modèles permettant d'étudier l'influence de la dynamique des kystes

Les modèles développés pour étudier la dynamique des kystes des espèces ont généralement deux objectifs : identifier les facteurs qui contrôlent la germination et la formation des kystes et mieux comprendre l'influence de la dynamique des kystes sur le déroulement des efflorescences nuisibles. Ainsi, afin d'étudier le rôle des sources locales de kystes dans l'initiation et la distribution verticale des efflorescences de *Gyrodinium* sp. dans la baie de Chesapeake, Anderson (1998) a développé un modèle unidimensionnel de colonne d'eau qui ne prend pas en compte le transport horizontal. Ce modèle simule la dynamique des kystes (enkystement, germination, mortalité) et des cellules végétatives (migrations, croissance, mortalité et broutage). Les résultats des simulations permettent de mieux comprendre l'influence des limitations par la lumière, la salinité et la présence d'une pycnocline sur la germination des kystes et donc l'initiation d'une efflorescence. Eilertsen et Wyatt (1998) ont développé un modèle couplé de dynamique des efflorescences d'*Alexandrium tamarense* très différent. Ce modèle permet d'étudier l'influence de la dynamique des kystes de dormance sur les efflorescences à long terme. Le modèle physique est une version à une dimension d'un modèle de circulation côtière. Le modèle biologique comprend des cellules végétatives d'*A. tamarense*, des diatomées et des kystes de dormance d'*A. tamarense*. Les stocks de kystes dans les sédiments varient d'une année à l'autre en fonction de la germination (qui inocule les efflorescences), de l'enkystement des cellules végétatives et des taux de survie et de pertes des kystes déposés dans les sédiments. Le modèle couplé est initialisé avec des données de vent, de marées, de couverture

nuageuse et de température pour simuler les efflorescences d'*A. tamarense* sur la côte nord-est de l'Angleterre. Les simulations s'étendent sur 20 ans de 1970 à 1990. Les résultats de ces simulations sont comparés avec les données de toxicité mesurée dans les moules dans cette région. Le modèle reproduit assez bien les observations et suggère que, dans le nord-est de l'Angleterre, les facteurs hydrodynamiques et météorologiques (vent et couverture nuageuse) jouent un rôle moins important que la dynamique des kystes de dormance dans le contrôle des efflorescences de *A. tamarense* (Eilertsen and Wyatt, 1998). Récemment, McGillicuddy et al. (2003) ont développé un modèle tridimensionnel couplé physique-biologie du Golfe du Maine afin d'étudier l'initiation des efflorescences d'*A. tamarense*. Le modèle consiste en un modèle physique réaliste, initialisé avec des profils climatologiques de température et de salinité et forcé par les débits d'eau douce, le vent, l'irradiance et les marées. Le modèle biologique couplé reproduit la germination des kystes d'*A. tamarense* en fonction de l'intensité lumineuse, la température et une horloge interne. La répartition et les taux de germination des kystes proviennent d'observations *in situ* et d'expériences en laboratoire. Les cellules végétatives nouvellement germées migrent vers la surface et se comportent comme des traceurs passifs, sans croissance. Les simulations suggèrent que la germination des kystes près des côtes contribue peu à l'initiation des efflorescences. Par contre, les stocks de kystes au large entraînent l'initiation d'efflorescences au large et l'évolution spatio-temporelle de ces efflorescences est surtout contrôlée par la dynamique du panache d'eau douce elle-même influencée par le vent. Les résultats du modèle suggèrent que ce mécanisme permet aux cellules germées au large d'initier des efflorescences le long des côtes du Golfe du Maine.

3.3- Modèles permettant d'étudier l'influence des migrations verticales

Les capacités migratoires des dinoflagellés représentent l'aspect des efflorescences nuisibles qui a le plus été étudié grâce à la modélisation. De nombreux modèles ont été développés pour essayer de mieux comprendre les processus qui contrôlent les migrations verticales et l'impact de celles-ci sur le développement et la répartition spatiale des efflorescences.

Les modèles développés afin d'étudier les facteurs qui contrôlent les migrations verticales des dinoflagellés cherchent à tester l'hypothèse selon laquelle les migrations sont contrôlées par le métabolisme cellulaire, l'état physiologique des cellules, et non seulement par une horloge interne ou le phototactisme. Ainsi, Kamykowski et Yamazaki (1997) proposent un modèle où les migrations verticales sont influencées soit par le phototactisme, soit par le métabolisme cellulaire. Il s'agit d'un modèle couplé résultant de la combinaison d'un modèle de turbulence liée au vent dans la couche supérieure de l'océan, d'un modèle de photo-acclimatation et d'un modèle de comportement natatoire. Dans le cas où les migrations sont influencées par le métabolisme, les facteurs intervenant lors de celles-ci sont la gravité, la lumière, les nutriments, mais aussi un seuil de respiration cumulative journalière et un seuil de photoinhibition cumulative journalière. Dans ce modèle, les migrations verticales permettent aux cellules phytoplanctoniques d'optimiser leur photosynthèse. Yamazaki et Kamykowski (2000) comparent deux modèles de contrôle des migrations verticales d'une cellule afin d'étudier les implications d'un contrôle par le métabolisme cellulaire chez les cellules de dinoflagellés. Dans le premier modèle (dit « clock-driven model »), les migrations verticales de la cellule sont contrôlées par une horloge interne reliée au cycle de la lumière : la cellule présente des migrations régulières qui dépendent uniquement de l'heure de la journée. Dans le deuxième modèle (dit « decision-making model »), les migrations verticales de la cellule sont contrôlées par les interactions entre l'environnement (intensité lumineuse et concentration en nitrate) et le métabolisme cellulaire, en fonction de certains seuils biochimiques intracellulaires. Dans les deux cas, le métabolisme cellulaire est simulé en réponse aux changements de paramètres environnementaux tels que la concentration en nitrate et l'intensité lumineuse. Afin de comparer les deux modèles, les auteurs observent les schémas de migration et la quantité de protéines produites par la cellule dans chaque cas. Cette étude montre que des migrations irrégulières contrôlée par le métabolisme cellulaire peuvent être bénéfiques en terme de production de protéines. Yamazaki et Kamykowski (2000) concluent qu'il est important de tenir compte du métabolisme cellulaire et de la condition des cellules lors du développement d'un modèle de comportement de dinoflagellés. Liu et al. (2001a) ont développé un modèle unidimensionnel de comportement migratoire et de dynamique des populations pour simuler le développement et la répartition verticale du dinoflagellé *Gymnodinium breve* (maintenant appelé *Karenia brevis*) lors d'une expérience de trois jours en

mésocosme. Ils utilisent une méthode appelée « Expanded Eulerian Method » (Janowitz and Kamykowski, 1999) qui permet de prendre en considération l'« histoire » récente des cellules de dinoflagellé modélisées, c'est-à-dire leur exposition à certains facteurs environnementaux (lumière et concentration en nitrate dans le cas de Liu et al., 2001a), pour contrôler leur comportement migratoire. La comparaison des résultats des simulations de Liu et al. (2001a) avec les observations en mésocosmes supporte l'hypothèse stipulant que les migrations verticales de *K. brevis* sont contrôlées par les interactions entre l'état physiologique et biochimique des cellules et les conditions environnementales. Avec une version un peu modifiée du même modèle, Liu et al. (2001b) démontrent que ces migrations verticales jouent un rôle important dans le développement et la distribution spatiale de la population.

De nombreuses études de modélisation se sont aussi penchées sur l'influence des migrations verticales sur la dynamique des efflorescences nuisibles. Le modèle de Wyatt et Horwood (1973) est l'un des premiers modèles biologiques d'efflorescences d'algues nuisibles. Il permet d'étudier l'influence des interactions entre les migrations verticales et le broutage sur la dynamique d'une prolifération d'algues nuisibles. Il est constitué de cellules phytoplanctoniques mobiles, de cellules phytoplanctoniques non-mobiles et d'une fonction de broutage. Il s'agit d'un modèle unidimensionnel : ce sont les variations du taux de broutage sur les cellules mobiles qui représentent les changements dans la répartition verticale relative de ces cellules et des brouteurs. Lorsque l'abondance des cellules phytoplanctoniques mobiles augmente (par exemple parce qu'elles se concentrent à une certaine profondeur), la pression de broutage sur ces cellules diminue selon un coefficient dépendant de la densité phytoplanctonique. Le modèle a été initialisé pour simuler les eaux au large de la Floride, de fin novembre à début décembre. Ce modèle démontre que la capacité migratoire des cellules peut leur permettre de croître presque sans contrôle des brouteurs. Le modèle de Kishi et Ikeda (1986) est similaire, mais il inclut une dimension verticale (migrations verticales du phytoplancton et du zooplancton), un nutriment limitant et des réponses de type Michaelis-Menten du phytoplancton à un changement de la concentration du nutriment et du zooplancton à un changement de la concentration du phytoplancton. Ce modèle montre aussi l'importance des interactions entre les migrations verticales et le broutage puisqu'une efflorescence apparaît quand le phytoplancton effectue des

migrations verticales déphasées par rapport aux migrations du zooplancton. Le modèle de Kishi et Ikeda (1989) permet aussi d'étudier l'importance des interactions entre les migrations verticales et le broutage dans la dynamique des efflorescences de *Chattonella antiqua*, une espèce responsable de marées rouges au Japon. Ce modèle simule les conditions estivales rencontrées dans la mer de Seto (Japon). Il s'agit d'un modèle plus complexe puisqu'il comprend une colonne d'eau de 40 m de profondeur et 6 compartiments biologiques: *Chattonella antiqua*, une diatomée, un brouteur et trois nutriments limitants. Il permet de montrer qu'une marée rouge ne se développe que lorsque *Chattonella antiqua* effectue des migrations verticales (Kishi and Ikeda, 1989). Le modèle tridimensionnel de Yanagi et al. (1995) est similaire au modèle de Kishi et Ikeda (1986), excepté qu'il comprend des migrations verticales journalières du phytoplancton associées à des prises nocturnes de nutriment et qu'il ne comprend pas de zooplancton. Le modèle est initialisé avec des observations de température et de salinité antérieures à la période simulée. Au cours de la simulation, ces conditions sont réajustées régulièrement aux données observées selon une méthode d'assimilation des données. Le modèle simule assez bien les données de terrain et permet de mettre en évidence l'influence des migrations verticales sur l'intensité de l'efflorescence (via les prises de nutriment nocturnes) et sur sa distribution géographique. Kamykowski (1974, 1981a, 1981b) allie des études en laboratoire, des mesures sur le terrain et des simulations numériques pour étudier l'interaction des migrations verticales des cellules phytoplanctoniques avec le milieu physique. Afin de connaître l'importance de différents paramètres dans la dynamique d'une efflorescence, il effectue des analyses de sensibilité : une fois le modèle calé sur les observations, la sensibilité des résultats est étudiée en modifiant ou supprimant sélectivement des paramètres du modèle. Kamykowski (1974) a développé un modèle d'océan de profondeur uniforme, à deux couches séparées par une thermocline, qui comprend un cycle jour-nuit, un champ de courant, des mouvements de la thermocline associés à des ondes internes et un organisme phytoplanctonique capable de migrations verticales. Les résultats de ce modèle montrent que l'interaction entre migrations verticales et ondes internes provoquent la formation d'agrégations de cellules quand celles-ci sont capables de franchir la thermocline. Ce phénomène d'agrégation influence aussi la composition spécifique du phytoplancton en concentrant différemment les espèces en fonction de leurs capacités migratoires (Kamykowski, 1974; Kamykowski, 1981b).

3.4- Modèles permettant d'étudier l'influence des sels nutritifs et du broutage

L'utilisation de modèles biologiques ou couplés permet d'étudier l'influence des sels nutritifs et du broutage sur la dynamique des efflorescences. Ainsi, Kishi et Ikeda (1989) ont utilisé le modèle précédemment décrit pour étudier l'influence de nutriments limitants sur la dynamique de *C. antiqua* dans la mer de Seto (Japon). Les simulations suggèrent que le déclin de cette marée rouge est lié aux limitations en nutriments et à la pression de broutage. Le modèle de Truscott (1995) explore le principe des systèmes excitables dans le contexte des efflorescences d'algues nuisibles. Ce sont des systèmes dans lesquels un petit changement peut entraîner des dynamiques très différentes. Ainsi, Truscott (1995) observe que l'interaction entre la pression de broutage et la limitation en sels nutritifs du taux de croissance peut provoquer l'excitabilité du système et déclencher une efflorescence. Dans un système où les concentrations de phytoplancton sont constantes parce que contrôlées par le broutage, une augmentation du taux de croissance du phytoplancton (par exemple en réponse à un apport de sels nutritifs) peut provoquer une efflorescence car le phytoplancton échappe temporairement au contrôle des brouteurs dont la réponse est plus lente. Le modèle de Truscott (1995) montre que c'est le changement proportionnel (par rapport à la condition initiale) de taux de croissance qui est important et non le changement absolu. En conséquence, il apparaît très important d'échantillonner et d'étudier les conditions (les paramètres clefs) avant le déclenchement de l'efflorescence (Franks, 1997). Grâce au modèle unidimensionnel de comportement migratoire et de dynamique des populations de *K. brevis* évoqué précédemment, Liu et al. (2001 a et b) ont étudié la stratégie de reproduction de cette espèce, ainsi que l'influence de différents profils verticaux de nitrates sur le développement des efflorescences au large de la Floride. Ils ont testé avec succès l'hypothèse voulant que les deux cellules issues de la division d'une cellule mère chez *K. brevis* présentent des compositions biochimiques intracellulaires différentes. Les résultats des simulations montrent aussi que la distribution des nitrates affecte de façon significative la dynamique des populations, en influençant les migrations verticales.

3.5- Modèles permettant d'étudier l'influence des interactions physique-biologie

Une des utilisations les plus intéressantes de la modélisation est le développement de modèles couplés afin d'étudier l'influence des interactions entre processus physiques et processus biologiques sur la dynamique des efflorescences nuisibles. A partir de leur modèle biologique simple, Kishi et Ikeda (1986) ont développé un modèle couplé pour étudier l'influence des processus physiques sur les efflorescences nuisibles en mer de Seto (Japon). Ce modèle est constitué d'un modèle de circulation tridimensionnel de la mer de Seto et d'un modèle biologique comprenant l'espèce formant des efflorescences nuisibles, une espèce de diatomée, une espèce de zooplancton, des détritiques et des nutriments limitants. Ce modèle est forcé par l'irradiance, le vent et les marées. Les résultats des simulations indiquent l'importance de la disponibilité en nutriments, des courants de marée et de la circulation liée au vent sur la dynamique des efflorescences. Liu et al. (2002) ont développé un modèle bidimensionnel, à partir de leur modèle unidimensionnel (Liu et al., 2001a), pour étudier l'impact des interactions entre la cisaille verticale du courant, différents profils de nitrates et le comportement migratoire de *K. brevis* sur la dynamique d'une population de ce dinoflagellé. Leurs résultats suggèrent que, même si la cisaille verticale du courant a tendance à disperser la population de dinoflagellés, les capacités natatoires et le comportement migratoire de ceux-ci leur permettent de maintenir une certaine cohésion au sein de la population. Yamamoto et al. (2002) ont développé un modèle qui simule la compétition interspécifique entre le dinoflagellé toxique *A. tamarense* et la diatomée non toxique *Skeletonema costatum*. Ce modèle tridimensionnel à deux couches divise la Baie de Hiroshima en 4 boîtes (2 dans la couche supérieure et 2 dans la couche inférieure). Il reproduit la dynamique des populations d'*A. tamarense* dans la Baie de Hiroshima et est utilisé pour déterminer les principaux paramètres biologiques et physiques qui contrôlent les efflorescences. Le modèle d'*A. tamarense* comprend des kystes dont la formation est déclenchée par la limitation en phosphore et des cellules végétatives capables de migrations verticales contrôlées par le phototactisme et la limitation en phosphore et dont la croissance est une fonction de la température, la salinité, la lumière et le phosphore. Les pertes résultent de la mortalité naturelle et du broutage par le zooplancton et les huîtres cultivées dans la baie. Une première étude (Yamamoto et al., 2002) a permis de montrer que le modèle reproduisait assez bien les observations et que les processus

d'advection-diffusion jouaient un rôle important dans les fluctuations des densités cellulaires d'*A. tamarense* alors que l'enkystement était un processus crucial provoquant le déclin des efflorescences. Lors d'une seconde étude (Yamamoto and Seike, 2003), de nombreuses analyses de sensibilité ont été effectuées. Cela a permis de mieux comprendre l'influence de différents paramètres physiques et biologiques sur la dynamique des populations d'*A. tamarense* dans la baie de Hiroshima. Par exemple, les auteurs ont démontré que la température et la salinité influençaient le déclenchement de l'efflorescence, que des variations des densités de kystes ou des taux de germination avaient peu d'influence sur la dynamique des efflorescences, que le phosphore limitait la croissance d'*A. tamarense* et que la présence des élevages d'huîtres pouvait stimuler les efflorescences par l'intermédiaire de la régénération du phosphore.

L'ensemble de ces études montrent que, si les observations et les expériences sur le terrain et en laboratoire sont indispensables pour récolter les informations de base sur la dynamique des efflorescences de dinoflagellés (taux de germination et d'enkystement, taux de croissance, migrations verticales, broutage), les modèles constituent des outils complémentaires et indispensables pour appréhender le système dans toute sa complexité et déterminer l'importance relative des différents processus impliqués. Les modèles permettent, en effet, de tester des hypothèses précises en simulant différents scénarios et, surtout, ils permettent d'intégrer les interactions de différents processus, un aspect des efflorescences nuisibles essentiel mais difficile à appréhender en laboratoire ou sur le terrain.

4- Les efflorescences de dinoflagellés nuisibles dans l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent: le cas d'*Alexandrium tamarense*

L'importante littérature citée précédemment montre que de nombreux facteurs peuvent influencer une efflorescence de dinoflagellés, mais aussi qu'il existe d'importantes différences interspécifiques, intraspécifiques et géographiques dans ces contrôles. Pour ces raisons, notre capacité à prédire ces efflorescences est encore limitée, et ce malgré leur importance socio-économique. Afin de comprendre la dynamique des efflorescences d'*Alexandrium tamarense* dans l'EMSL, il est nécessaire de connaître les mécanismes et les facteurs qui interagissent dans

cet environnement pour contrôler les différentes étapes des efflorescences de cette espèce en particulier. Ce chapitre présente un état des connaissances sur l'écologie d'*A. tamarense* dans l'EMSL en s'attachant à souligner les processus qui sont encore peu ou pas connus.

4.1- L'Estuaire Maritime du Saint-Laurent

Le fleuve Saint-Laurent est l'un des plus grands d'Amérique du Nord, avec un bassin versant de 1 320 000 km². L'estuaire du Saint-Laurent s'étend de l'Île d'Orléans (limite de l'intrusion saline) jusqu'à Pointe-des-Monts (limite entre l'ESL et le Golfe du Saint-Laurent, El-Sabh and Silverberg, 1990). L'estuaire du Saint-Laurent peut être divisé en deux parties (Figure 1-2). L'estuaire moyen du Saint-Laurent, de l'Île d'Orléans jusqu'à l'embouchure du fjord du Saguenay, est étroit, peu profond et caractérisé par des eaux peu salées. L'estuaire maritime du Saint-Laurent, de l'embouchure du Saguenay jusqu'à Pointe-des-Monts, est plus large (30 à 50 km) et beaucoup plus profond. L'une des principales caractéristiques bathymétriques de l'EMSL est le chenal Laurentien. Profond de plus de 300 m, il s'étend de l'embouchure du fjord du Saguenay jusqu'à l'océan Atlantique. Les eaux de la pente et du plateau continentaux de l'Atlantique nord-ouest sont advectées en profondeur jusqu'à la tête du chenal, à l'embouchure du fjord du Saguenay. A cet endroit, la profondeur passe de 300 m à 50 m sur une dizaine de kilomètres. La tête du chenal Laurentien est donc une zone de remontées des eaux intermédiaires froides. Dans cette région, le mélange dû aux marées entre les eaux douces de l'Estuaire moyen et du fjord du Saguenay et les eaux froides intermédiaires du chenal Laurentien est important. Toutefois ce mélange peut diminuer lorsque de forts débits d'eau douce augmentent la stabilité verticale de la colonne d'eau ou lors de périodes de vents du nord-est qui refoulent les eaux saumâtres à la tête du chenal Laurentien (Marsden and Gratton, 1998).

Les principales sources d'eau douce dans l'EMSL sont, par ordre d'importance, l'Estuaire moyen, le fjord du Saguenay et les rivières aux-Outardes et Manicouagan sur la côte nord. Les débits d'eau douce de l'Estuaire moyen et du Saguenay sont caractérisés par des pics saisonniers au printemps et en automne. Par contre, les débits des rivières aux-Outardes et Manicouagan sont

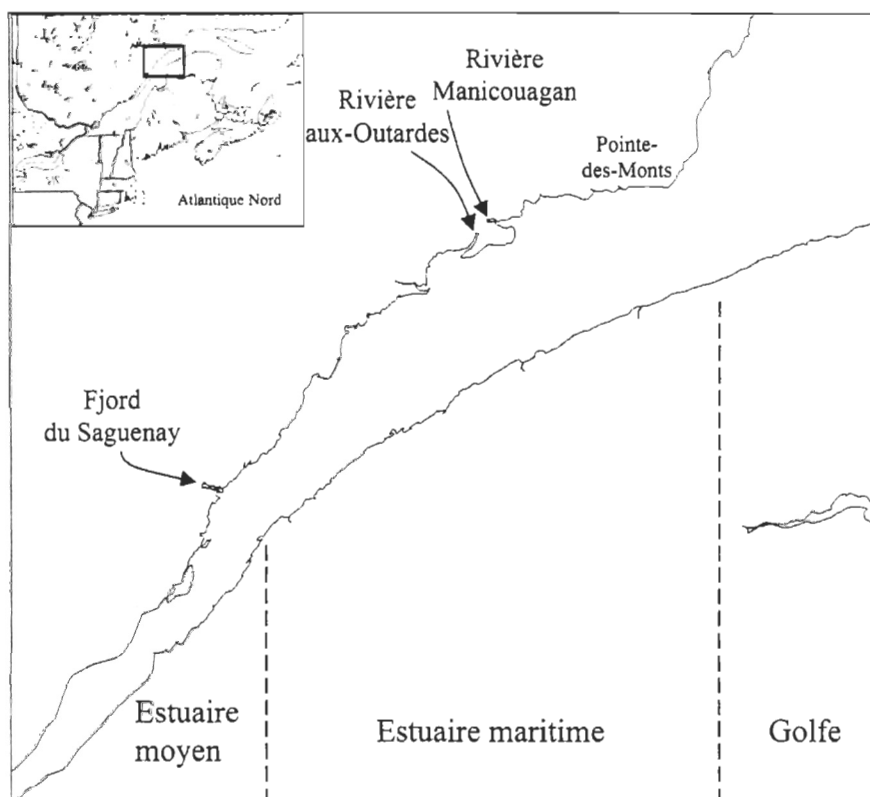


Figure 1-2. Présentation de l'estuaire du Saint-Laurent et de ses principales sources d'eau douce

contrôlés toute l'année par des barrages hydroélectriques (Therriault and Levasseur, 1986; Ingram and El-Sabh, 1990). Les forts débits d'eau douce en avril et mai correspondent à la mise en place d'une importante stratification dans l'EMSL. Cette stratification diminue en octobre et novembre avec l'augmentation de la vitesse du vent (Therriault and Levasseur, 1986). De plus, Therriault and Levasseur (1986) rapportent que le panache d'eau douce des rivières aux-Outardes et Manicouagan sur la côte nord est une caractéristique importante de l'EMSL durant l'été.

La largeur de l'EMSL (30 à 50 km) étant supérieure au rayon interne de Rossby (~ 10 km), la circulation des eaux y est fortement influencée par la force de Coriolis. L'EMSL ressemble en fait à un milieu océanique, propice au développement d'instabilités et de tourbillons (Ingram and El-Sabh, 1990; Gratton and Vézina, 1994). En dépit d'importants courants de marée, la circulation générale est contrôlée par les gradients de densité entre les eaux douces provenant de différentes rivières et les eaux salées venant de l'océan Atlantique (Gratton and Vézina, 1994). Sur la côte sud de l'EMSL, un jet étroit est formé par les eaux douces de l'Estuaire moyen et du fjord du Saguenay qui s'écoulent le long de la côte. La majeure partie du flot est concentrée dans la couche de surface, au-dessus de 20 m. Il s'agit d'un courant géostrophique fortement influencé par les variations saisonnières des débits d'eau douce. Ainsi, la diminution des débits de juin à novembre entraîne une augmentation de la salinité et une diminution de la vitesse du courant (Ingram and El-Sabh, 1990). Celle-ci peut, en effet, dépasser $70 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ au printemps et au début de l'été, par contre à la fin de l'été, elle diminue jusqu'à $30 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (El-Sabh, 1976).

Différentes études ont montré l'existence d'instabilités de ce courant côtier, de courants transversaux et de tourbillons dans l'EMSL. Le courant le long de la côte sud peut en effet bifurquer vers la côte nord au niveau de Rimouski, créant ainsi un courant transversal du sud vers le nord. Il peut alors se former un courant qui longe la côte nord vers l'aval jusqu'à Pointe-des-Monts où il se détache de la côte et rejoint le courant le long de la côte sud. Les courants transversaux sont généralement associés à la présence de zones frontales séparant des eaux salées d'eaux plus douces. L'apparition d'un courant transversal dans l'EMSL peut être liée à trois phénomènes différents: des remontées d'eaux plus denses à la tête du chenal Laurentien qui rencontrent les eaux plus douces des panaches des rivières de la côte nord, des remontées d'eaux

plus denses près de la côte nord confrontées aux eaux du courant près de la côte sud ou le passage d'un pulse d'eau douce près de la côte sud, phénomène fréquent lors des forts débits d'eau douce de mai à juillet (Ingram and El-Sabh, 1990; Gratton and Vézina, 1994; Savenkoff et al., 1997). Lors de la formation d'un courant transversal sud-nord, un tourbillon cyclonique se forme au niveau de Rimouski (Ingram and El-Sabh, 1990; Gratton and Vézina, 1994; Vézina et al., 1995). L'intensité du courant transversal formé dans la région de Rimouski lors du passage d'un pulse d'eau douce peut varier de manière importante en quelques jours (3 à 5 jours selon Savenkoff et al., 1997). Au niveau de Pointe-des-Monts, il existe aussi un front de densité qui sépare les eaux plus douces de l'EMSL des eaux salées du Golfe du Saint-Laurent. Ce front est associé à un courant de surface transversal du nord vers le sud. Au printemps, lors des forts débits d'eau douce de l'Estuaire moyen et du fjord du Saguenay, la formation de ce courant transversal à l'embouchure de l'EMSL est associée à un tourbillon anticyclonique entre Rimouski et Pointe-des-Monts. Par contre, lorsque les débits d'eau douce diminuent durant l'été, le tourbillon peut devenir cyclonique (Koutitonsky and Bugden, 1991).

La circulation dans l'EMSL est donc complexe et présente une importante variabilité spatio-temporelle. Il apparaît donc évident que l'hydrodynamisme et les interactions physique-biologie sont des facteurs très importants à considérer dans l'étude de la dynamique des efflorescences d'*A. tamarense*. Cet aspect des efflorescences n'a cependant pas encore été étudié dans l'EMSL.

4.2- Le dinoflagellé toxique *Alexandrium tamarense*

4.2.1- *Alexandrium* sur la côte est de l'Amérique du Nord

Parmi les différents genres phytoplanctoniques impliqués dans les efflorescences de dinoflagellés nuisibles, le genre *Alexandrium* est celui qui comprend le plus d'espèces toxiques. Huit espèces d'*Alexandrium* produisant des toxines paralysantes ont été identifiées: *A. acatenella*, *A. catenella*, *A. cohorticula*, *A. fundyense*, *A. ostenfeldii*, *A. minutum*, *A. tamarense* et *A. tamiyavanichi* (Anderson, 1998).

Sur la côte est des États-Unis et du Canada, des problèmes d'intoxication paralysante par les mollusques (IPM) sont recensés depuis le New-Jersey jusqu'à l'Estuaire du Saint-Laurent et Terre-Neuve (Figure 1-3). L'IPM est connue depuis des centaines d'années dans l'Est du Canada. Au Québec, il y a eu 300 cas d'IPM entre 1880 et 1994, dont 25 cas mortels. Dans l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent, la toxicité des mollusques dépasse généralement la norme acceptée pour la consommation lorsque la concentration d'*Alexandrium* dans l'eau dépasse 1000 cellules·L⁻¹ (Blasco et al., 2003). Par contre l'Ouest du Golfe du Maine et les côtes plus au sud ne sont affectés que depuis 30 à 40 ans (Anderson et al., 1982; Anderson et al., 1994; Bates, 1997).

Sur la côte est de l'Amérique du Nord, la biogéographie des espèces toxiques du genre *Alexandrium* est caractérisée par plusieurs sous-populations possédant des caractéristiques propres. En se basant sur la période d'apparition des efflorescences, la distribution géographique des épisodes d'IPM et l'hydrographie régionale, Anderson et al. (1994) distinguent quatre populations toxiques d'*Alexandrium* spp.: la population de l'EMSL, incluant la péninsule gaspésienne, l'Ouest du Golfe du Saint-Laurent et Terre-Neuve; celle du Golfe du Maine, incluant la Baie de Fundy; celle de Cape Cod et celle de la région du Connecticut et de Long Island. On trouve *A. tamarense* et *A. ostenfeldii* dans la région de l'EMSL et *A. fundyense* et *A. tamarense* dans les autres régions (Anderson et al., 1994; Levasseur et al., 1998; Bérard-Therriault et al., 1999; Anderson et al., 2005). On trouve aussi *A. ostenfeldii* sur la côte sud-est de la Nouvelle-Ecosse (Cembella et al., 2001). Il semble exister une tendance à la diminution de la toxicité des souches d'*Alexandrium* du nord vers le sud sur la côte est du Canada et des États-Unis, les souches du Saint-Laurent étant les plus toxiques (Maranda et al., 1985; Cembella et al., 1988a; Anderson et al., 1994).

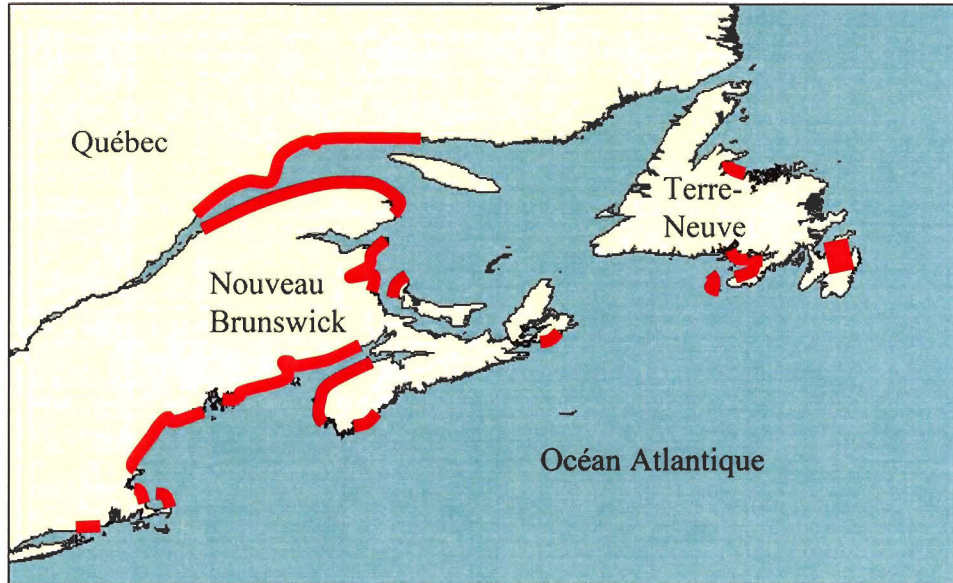


Figure 1-3. Distribution des problèmes d'IPM sur la côte est de l'Amérique du Nord (d'après Anderson et al., 1994).

4.2.2- Taxonomie et cycle de vie d'*Alexandrium tamarense* dans l'EMSL

Les dinoflagellés du genre *Alexandrium* sont recouverts d'une thèque constituée de plaques celluloses et possèdent deux flagelles, l'un transversal et l'autre longitudinal (Figure 1-4). La thèque est divisée en deux parties : l'épithèque et l'hypothèque, séparées par un sillon équatorial appelé cingulum ou ceinture. Le sillon longitudinal s'appelle le sulcus.

Bérard-Therriault et al. (1999) donnent une description détaillée des souches d'*A. tamarense* de l'EMSL. Les cellules d'*A. tamarense* mesurent de 25 à 50 μm de longueur et de 26 à 48 μm de largeur. On les trouve solitaires ou par paires. Elles sont de forme plus ou moins pentagonale, angulaire ou arrondie (Figure 1-5). L'épithèque est conique arrondie. L'hypothèque a des côtés généralement convexes, avec une concavité au centre correspondant au sulcus. Les cellules présentent un très petit pore ventral.

Il est important de noter que la population d'*Alexandrium tamarense* de l'EMSL a déjà été désignée par les noms suivants: *Gonyaulax tamarensis*, *Protogonyaulax tamarensis* ou *Alexandrium excavatum*. Quel que soit le nom employé dans les publications auxquelles il est fait référence, le nom d'*Alexandrium tamarense* actuellement accepté par l'ensemble de la communauté scientifique (Steidinger and Moestrup, 1990; Anderson et al., 1994) est employé ici.

La souche d'*A. tamarense* de l'EMSL présente un cycle de vie typique des dinoflagellés, tel que décrit précédemment (Destombe and Cembella, 1990). Les kystes de dormance de cette souche sont comparables en dimension et en morphologie à ceux décrits pour d'autres sites sur la côte est du Canada et des États-Unis (Cembella et al., 1988b). Ils sont cylindriques et mesurent en moyenne 49 μm de longueur et 30 μm de largeur (Bérard-Therriault et al., 1999). Les kystes de dormance immatures, nouvellement formés, ont une paroi externe fine et renferment des réserves d'amidon et des pigments caroténoïdes (Cembella et al., 1988b). Les cellules des kystes matures sont caractérisées par un épuisement des réserves en amidon et une accumulation de matériel granuleux très pigmenté aux pôles (Anderson, 1980; Anderson et al., 1983; Cembella et al., 1988b).

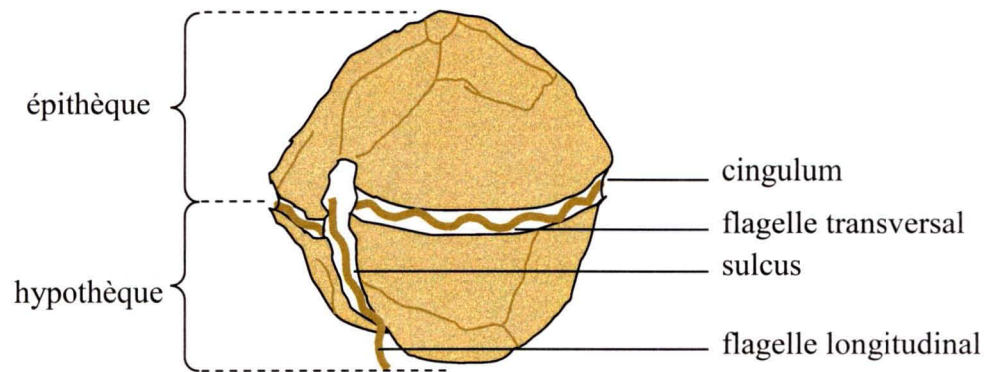


Figure 1-4. Description d'une cellule de dinoflagellé.

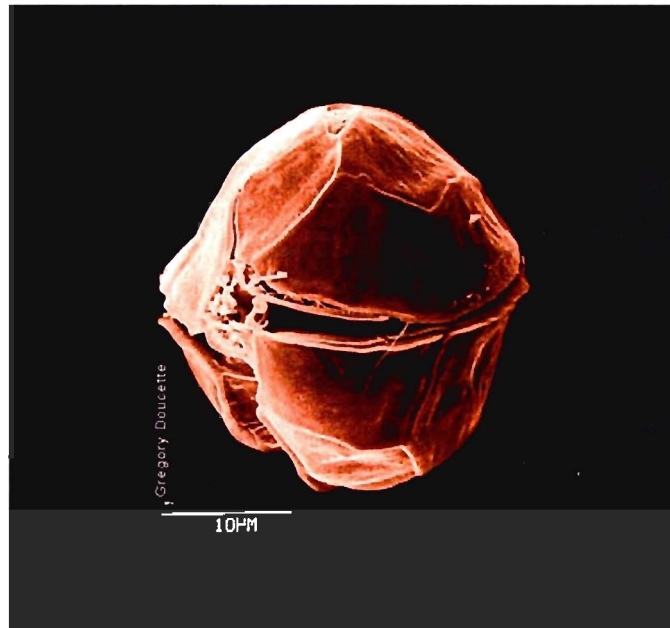


Figure 1-5. Cellule végétative d'*Alexandrium tamarense*.

4.3- Contrôles environnementaux des efflorescences d'*Alexandrium tamarense* dans l'EMSL

4.3.1- Initiation des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL

Cembella et al. (1988b) et Turgeon et al. (1990) ont mesuré des concentrations importantes de kystes de dormance d'*A. tamarense* en mai et en octobre dans les sédiments peu profonds (< 100 m) des zones influencées par le panache d'eau douce des rivières aux Outardes et Manicouagan sur la côte nord et par le courant de Gaspé sur la côte sud. Les sédiments du chenal Laurentien, dont les profondeurs dépassent 300 m, sont pauvres en kystes, sauf dans la zone du chenal influencée par ce panache d'eau douce. Différentes études semblent montrer que, dans la région du panache près de la côte nord, le renouvellement des kystes de dormance d'une année sur l'autre est important. En effet, les kystes échantillonnés en automne dans cette région par Cembella et al. (1988b) avaient été fraîchement déposés, alors que ceux échantillonnés au printemps étaient matures, prêts à germer. De plus, les concentrations en kystes sont beaucoup plus importantes en mai et octobre (250 à plus de 500 kystes·cm⁻³), bien avant ou après l'efflorescence dans la colonne d'eau, qu'en juin ou en été (moins de 100 kystes·cm⁻³) juste avant ou pendant l'efflorescence (Cembella et al., 1988b; Turgeon et al., 1990; Perez et al., 1998). Les concentrations et la distribution des kystes au printemps et en automne sont donc similaires. Cela montre que les populations de kystes dans les sédiments de l'EMSL sont assez stables (Turgeon et al., 1990). Les très faibles abondances de kystes en été, pendant la période d'efflorescence dans la colonne d'eau, suggèrent que la source la plus probable pour l'initiation de ces efflorescences est la germination d'une part importante des kystes se trouvant dans les sédiments (Cembella et al., 1988b; Turgeon et al., 1990). Les efflorescences qui se développent près de la côte nord proviendraient donc de la germination *in situ* d'une population de kystes qui hivernent dans les sédiments de cette région. La zone de la côte nord influencée par le panache des rivières aux Outardes et Manicouagan pourrait donc jouer le rôle de réservoir benthique pour l'initiation des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL. L'importance des phénomènes de remise en suspension des sédiments et, donc, des kystes dans cette région contribue aussi probablement à en faire une zone importante pour l'initiation des efflorescences d'*A. tamarense* (Roy et al., 1999).

La germination des kystes de la souche d'*A. tamarense* de l'EMSL n'est affectée ni par la température ni par la lumière (Perez et al., 1998). Selon ces auteurs, il existerait chez cette souche deux stratégies de germination. Une germination de plus de 50 % des kystes présents dans les sédiments a été observée entre août et octobre. Cette germination pourrait être contrôlée par une horloge biologique interne. Mais il existe aussi une germination en continu d'environ 20 % des kystes présents dans les sédiments. Cela correspond aux kystes de dormance dont la période de maturation est terminée. La durée de cette période de maturation est de douze mois et pourrait être contrôlée par la température. Dans l'EMSL, il existe un décalage dans le temps entre le maximum de germination des kystes au début de l'automne et la prolifération des cellules végétatives dans la colonne d'eau au début de l'été (Perez et al., 1998). La germination en continu des kystes matures est donc probablement le mécanisme source le plus important pour les efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL. La signification écologique de la forte germination automnale des kystes de dormance dans l'EMSL reste encore inconnue (Perez et al., 1998). La formation d'une population source serait ainsi contrôlée par des facteurs climatiques qui détermineraient la durée de la période de maturation des kystes par l'intermédiaire de la température, ainsi que la remise en suspension de ces kystes en milieu oxygéné (Perez et al., 1998). De plus, il semble que le déclenchement des efflorescences d'*A. tamarense* ne soit pas contrôlé par la dynamique de germination des kystes. La germination continue des kystes de dormance fournit en permanence une population source de cellules végétatives qui peut initier une efflorescence, mais la période (« timing ») d'initiation et ensuite de développement d'une telle efflorescence dépend probablement d'autres facteurs. Par exemple, Weise et al. (2002) ont observé que dans la région côtière de Sept-Îles, dans le Golfe du Saint-Laurent, la date et la durée de la crue printanière, les précipitations et l'intensité des vents pouvaient influencer le déclenchement des efflorescences d'*A. tamarense*.

Dans l'EMSL, les facteurs clef pour l'initiation des efflorescences d'*A. tamarense*, tels que la distribution et la dynamique de germination des kystes de dormance dans les sédiments, sont donc déjà relativement connus. Les études réalisées dans ce domaine ont débouché sur deux hypothèses. D'une part, les kystes de dormance dans les sédiments le long de la côte nord de l'EMSL représenteraient un réservoir benthique pour l'initiation des efflorescences. D'autre part,

le déclenchement des efflorescences dépendrait de facteurs environnementaux, plutôt que de la dynamique de germination des kystes. Ces deux hypothèses, qui restent encore à tester, impliquent de prendre en compte les interactions entre la dynamique de germination des kystes d'*A. tamarense* et des facteurs environnementaux tels que l'hydrodynamisme. De telles études n'ont pas encore été réalisées dans l'EMSL.

4.3.2- Développement des efflorescences d'*Alexandrium tamarense* dans l'EMSL

A. tamarense est présent dans tout l'Estuaire et le Golfe du Saint-Laurent, mais son abondance varie selon les régions. C'est dans l'EMSL qu'il atteint les biomasses les plus importantes (Blasco et al., 1998). L'EMSL est, en effet, une région très affectée par les efflorescences d'*A. tamarense* qui ont lieu presque tous les ans. Dans les années 80, les efflorescences avaient généralement lieu en août (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989; Larocque and Cembella, 1990). Mais, depuis 1989, les efflorescences d'*A. tamarense* ont plutôt été observées dans l'EMSL la dernière semaine de juin ou la première de juillet. Toutefois, une seconde efflorescence est parfois observée plus tard, à la fin d'août ou au début de septembre (Blasco et al., 2003). Entre 1989 et 1994, les concentrations d'*A. tamarense* près de la côte nord de l'EMSL atteignaient souvent $50 \cdot 10^3$ cellules \cdot L⁻¹. Sur la côte sud, les concentrations dépassaient souvent les $10 \cdot 10^3$ cellules \cdot L⁻¹. En 1990, les abondances d'*A. tamarense* ont atteint $400 \cdot 10^3$ cellules \cdot L⁻¹ à Baie-Comeau et $170 \cdot 10^3$ cellules \cdot L⁻¹ à Sainte-Flavie (Blasco et al., 1998). Lors d'une efflorescence, les cellules d'*A. tamarense* sont généralement concentrées dans la couche de surface, les concentrations maximales de cellules se trouvant entre 1 et 5 m de profondeur (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989). Les efflorescences provenant de la germination des kystes près de la côte nord seraient transportées vers la côte sud par le panache des rivières Aux-Outardes et Manicouagan, puis le long de la péninsule gaspésienne par le courant de Gaspé. Therriault et al. (1985) ont d'ailleurs montré que, dans l'EMSL, les niveaux élevés en toxines paralysantes dans les mollusques ont toujours été mesurés dans les régions influencées par le panache des rivières Aux-Outardes et Manicouagan ou par le courant de Gaspé. Les efflorescences d'*A. tamarense* observées sur la côte sud pourraient donc être le résultat d'un transport des cellules toxiques depuis la côte nord.

La répartition spatiale des efflorescences de *A. tamarense* près de la côte nord coïncide avec le panache d'eau douce des rivières aux Outardes et Manicouagan (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989). Weise et al. (2002) ont aussi trouvé une forte corrélation entre la salinité et l'apparition d'*A. tamarense* à Sept-Îles, dans le Golfe du Saint-Laurent: les efflorescences d'*A. tamarense* y sont associées à des eaux de plus faible salinité, essentiellement celles du panache de la rivière Moisie. Le développement des efflorescences d'*A. tamarense* semble aussi stimulé par les fortes pluies qui génèrent d'importantes pulses d'eau douce et par les périodes de faible vent (Therriault et al., 1985; Weise et al., 2002). Ces résultats soulignent l'importance des panaches d'eau douce dans la dynamique des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL. Cependant, les efflorescences d'*A. tamarense* n'ont lieu qu'à certaines périodes de l'été, alors que le panache d'eau douce des rivières Aux-Outardes et Manicouagan est présent dans l'EMSL tout l'été. D'autres facteurs doivent donc intervenir pour définir une « fenêtre favorable » pour le développement des efflorescences d'*A. tamarense* au cours de la période estivale. La variabilité inter-annuelle des efflorescences montre que ces conditions "idéales" ne sont pas rencontrées tous les ans (Therriault et al., 1985). Larocque et Cembella (1990) ont observé qu'en 1987, sur la côte sud, le courant de Gaspé était le principal facteur affectant la dynamique de l'efflorescence d'*A. tamarense* en août. Cet été-là, la vitesse du courant ainsi que de forts courants de marée près de la côte ont empêché la mise en place d'une stratification de la colonne d'eau avant la fin de l'été. L'apparition de fortes concentrations d'*A. tamarense* s'est produite durant une période où la vitesse du courant de Gaspé, le mélange vertical dû au vent, l'amplitude des marées et la turbidité de l'eau avaient diminué. Le développement de l'efflorescence pourrait donc être lié à une augmentation de la stratification de la colonne d'eau couplée avec une augmentation de la pénétration de la lumière dans la couche de surface et du temps de résidence des cellules sur la côte sud de l'EMSL (Larocque and Cembella, 1990). L'ensemble de ces résultats suggèrent que la stabilité de la colonne d'eau serait un facteur clef dans la dynamique des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL (Therriault et al., 1985). De plus, le développement d'une efflorescence serait lié à l'apparition d'une combinaison de conditions favorisant la croissance de la population d'*A. tamarense*, tandis que l'ampleur de cette efflorescence semble contrôlée par la durée de ces conditions favorables (Weise et al., 2002). L'analyse des données historiques d'abondance d'*A. tamarense* du programme de monitoring côtier des algues toxiques dans l'EMSL (Pêches et

Océans Canada) suggère que les variations des conditions hydrographiques et météorologiques locales (arrivées d'eau douce, courants, vents, pluie) expliquent la variabilité spatiale et interannuelle de l'ampleur et de la durée des efflorescences observées dans l'EMSL (Weise et al., 2002; Blasco et al., 2003).

L'association entre les panaches d'eaux douces et les efflorescences d'*A. tamarensis* pourrait aussi être liée à des conditions particulières de croissance qui prévaudraient dans ces environnements : macronutriments, micronutriments, matière organique dissoute et/ou autres composés pouvant stimuler la croissance cellulaire. Différentes expériences en cultures semi-continues ont montré que le taux de croissance maximal de la souche de *A. tamarensis* de l'EMSL variait entre 0.3 et 0.5 jour⁻¹ (Levasseur et al., 1995; MacIntyre et al., 1997; Parkhill and Cembella, 1999). La source d'azote, nitrate ou ammonium, ne semble pas affecter ce taux de croissance maximal (Levasseur et al., 1995). Par contre, Levasseur et al. (1995) n'ont pas réussi à faire croître cette souche avec de l'urée comme unique source d'azote. Les expériences de Parkhill et Cembella (1999) en cultures semi-continues ont montré que l'irradiance affecte le taux de croissance de *A. tamarensis*. Le taux de croissance était maximal à 230 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, alors qu'une irradiance de 470 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ semblait entraîner une certaine photoinhibition. Lors de ces expériences, les faibles salinités (10 ‰) inhibaient la croissance d'*A. tamarensis* alors que le taux de croissance était le même entre 20 et 30 ‰. Ces résultats sont en accord avec ceux de Prakash (1967). Toujours selon Prakash (1967), les températures limites de tolérance pour la croissance d'*A. tamarensis* dans la Baie de Fundy sont entre 5 et 25 °C, les premières cellules d'*A. tamarensis* apparaissant *in situ* en juin quand la température moyenne est supérieure à 7 °C. Enfin, il a été démontré par Gagnon et al. (2005) que les substances humiques provenant de la rivière Manicouagan pouvaient stimuler la croissance d'une souche d'*A. tamarensis* de l'EMSL en culture. Selon cette étude, les concentrations en substances humiques des eaux du panache des rivières aux-Outardes et Manicouagan seraient suffisantes pour stimuler le développement des efflorescences d'*A. tamarensis*. Toutefois, les mécanismes impliqués dans l'action des substances humiques ne sont pas encore connus : ils pourraient inclure une stimulation de la communauté bactérienne, un rôle de chélateur de métaux affectant la biodisponibilité de ceux-ci et/ou une influence sur la prise de phosphate (Gagnon et al., 2005).

Une étude en laboratoire a montré que la souche Pr18b d'*A. tamarensis* de l'EMSL était capable d'effectuer des migrations verticales nocturnes vers des couches profondes plus riches en nutriments (MacIntyre et al., 1997). Dans une colonne de 2.1 m de hauteur, les cellules d'*A. tamarensis* se concentraient en une couche mince près de la surface lorsque les concentrations en nitrates étaient élevées (50 μM) et homogènes dans toute la colonne d'eau. Lorsque les nitrates étaient épuisés dans la couche de surface, les cellules d'*A. tamarensis* commençaient à migrer en profondeur vers la nitracline pendant la nuit. Les cellules migraient encore plus profondément la nuit quand les nitrates étaient complètement épuisés jusqu'au fond du réservoir. Chez *A. tamarensis*, les migrations verticales journalières seraient donc initiées et contrôlées par le statut nutritionnel des cellules et, donc, par la disponibilité en azote dans la colonne d'eau. Ces migrations verticales pourraient aussi être influencées par des facteurs comme le géotactisme et des rythmes circadiens puisque les cellules commençaient leur descente avant le début de la phase sombre et remontaient vers la surface avant le début de la phase lumineuse. Lorsque la disponibilité en nitrates est suffisante en surface, le comportement des cellules de *A. tamarensis* est influencé par le phototactisme puisque celles-ci se concentrent au niveau du maximum d'irradiance. Ces résultats suggèrent aussi qu'*A. tamarensis* est capable de former des couches denses en surface dans des eaux stratifiées sans l'intervention de facteurs hydrodynamiques.

Ce bilan des connaissances sur le développement des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL montre que l'on dispose de peu d'études *in situ* (trois études dans l'EMSL et des données de monitoring côtier) qui sont principalement descriptives. Tel que souligné précédemment, les auteurs de ces études ont proposé deux hypothèses quant au développement des efflorescences d'*A. tamarensis*. D'une part, la stabilité de la colonne d'eau serait un facteur important pour le développement des efflorescences et pourrait expliquer la coïncidence des efflorescences avec le panache d'eau douce des rivières aux-Outardes et Manicouagan. D'autre part, les efflorescences observées le long de la côte sud proviendraient d'un transport par ce panache des populations d'*A. tamarensis* qui se développent près de la côte nord. Ces hypothèses n'ont toutefois pas été confirmées. De plus, certains paramètres clef de la dynamique des efflorescences d'*A. tamarensis* ont été étudiés uniquement en laboratoire. Ainsi, il n'existe aucune

donnée dans l'EMSL sur le taux de croissance *in situ* d'*A. tamarensis*. On ne sait pas si ce taux de croissance présente des variations spatio-temporelles lors d'une efflorescence. De plus, les migrations verticales d'*A. tamarensis* n'ont jamais été observées *in situ* dans l'EMSL. Il s'agit là d'un point important puisque les schémas de migrations *in situ* de certaines espèces se sont déjà avérés différents de ceux observés en laboratoire (Passow, 1991). Enfin, aucune efflorescence importante, de type marée rouge, n'a été étudiée dans l'EMSL. Afin de mieux comprendre la dynamique de développement des efflorescences d'*A. tamarensis*, de nouvelles études sont donc nécessaires pour confirmer les résultats des expériences effectuées en laboratoire et tester les hypothèses issues des observations dans l'estuaire.

4.3.3- Déclin des efflorescences d'*Alexandrium tamarensis* dans l'EMSL

D'après différentes études, les efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL sont d'assez courte durée: 1 mois ou moins (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989; Weise et al., 2002). Cependant, les mécanismes qui contrôlent la durée de ces efflorescences sont encore très peu connus. Dans le Golfe du Saint-Laurent, à Sept-Iles, des vents de plus de 28 km·h⁻¹ semblent provoquer le déclin des efflorescences d'*A. tamarensis*. Les processus impliqués ne sont pas connus, mais il semble que le mélange vertical généré par ces forts vents nuise aux populations d'*A. tamarensis* (Weise et al., 2002). Le long de la côte Sud de l'EMSL, les temps de résidence des eaux de surfaces sont parfois trop faibles pour permettre le développement d'importantes concentrations d'*A. tamarensis* (Larocque and Cembella, 1990). L'EMSL étant un milieu très dynamique, il est possible qu'une diminution des temps de résidence participe aussi au déclin des efflorescences d'*A. tamarensis*. Cependant, il n'existe aucune information sur l'effet de l'advection sur les efflorescences d'*A. tamarensis*. Durant l'été, le genre *Calanus* domine largement la communauté de copépodes dans l'EMSL, en particulier *Calanus finmarchicus* (Runge and Simard, 1990). Les expériences de Turriff et al. (1995) ont montré que *Calanus finmarchicus* évitait de brouter les cellules toxiques de la souche de *A. tamarensis* de l'EMSL. En effet, lors de leur expérience, les taux de broutage de *C. finmarchicus* sur *A. tamarensis* étaient presque nuls. De plus, lorsque *C. finmarchicus* avait le choix entre *A. tamarensis* et une diatomée non-toxique, le copépode était capable de se nourrir sélectivement sur la diatomée en évitant ou

rejetant les cellules d'*A. tamarensis* (Turriff et al., 1995). Différentes études ont aussi montré que la souche de *A. tamarensis* de l'EMSL en tant que source de nourriture pouvait avoir des effets létaux sur les larves de hareng, de capelan et de maquereaux (Gosselin et al., 1989; Robineau et al., 1991a; Robineau et al., 1991b). D'après Sime-Ngando et al. (1995), le broutage par le microzooplancton pourrait être un facteur important dans le contrôle des efflorescences de phytoplancton dans l'EMSL. Cependant, il n'existe aucune donnée sur l'importance du broutage du microzooplancton sur *A. tamarensis* dans l'EMSL. Enfin, le fait que les concentrations des kystes de dormance dans les sédiments près de la côte Nord augmentent après les efflorescences d'*A. tamarensis* indique qu'il y a formation et sédimentation de kystes lors de ces efflorescences (Turgeon et al., 1990). L'enkystement représente donc probablement une perte de cellules végétatives pour la colonne d'eau, ce qui pourrait contribuer au déclin des efflorescences. Toutefois, les mécanismes de formation des kystes de dormance d'*A. tamarensis* sont inconnus dans l'EMSL.

Ainsi, très peu d'études se sont penchées sur le déclin des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL. Même si le vent, le temps de résidence des eaux de surface dans l'estuaire, le broutage et l'enkystement des cellules végétatives sont des processus susceptibles d'intervenir, il n'est actuellement pas possible d'évaluer la dynamique et les causes exactes du déclin des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL.

5- Objectifs et hypothèses de cette étude

L'accumulation de phycotoxines paralysantes chez les mollusques liée aux proliférations d'*A. tamarensis* et les fermetures de secteurs coquilliers qui en résultent sont des événements récurrents dans l'EMSL. Malgré l'importance de ce phénomène, les connaissances acquises jusqu'à maintenant ne nous permettent pas encore de prédire les efflorescences et, par conséquent, l'intoxication des mollusques dans le Saint-Laurent. Si l'on considère les étapes d'initiation et de développement des efflorescences, les études antérieures ont permis d'obtenir des informations indispensables (distribution et germination des kystes de dormance, taux de croissance et migrations verticales en laboratoire) et de proposer des hypothèses de travail

concernant le contrôle des efflorescences (importance des panaches d'eau douce, par exemple). Cependant, une connaissance des taux de croissance et des capacités migratoires d'*A. tamarensis* dans l'EMSL pendant les efflorescences semble indispensable. Il apparaît également qu'une meilleure compréhension de la dynamique des efflorescences d'*A. tamarensis* exige d'appréhender l'importance et le rôle des interactions entre la biologie de cette espèce et les facteurs environnementaux propres à l'EMSL, notamment son hydrodynamisme complexe. Cet aspect des efflorescences n'a pas encore été exploré, en partie parce qu'il n'existe pas actuellement de modèle biologique des efflorescences d'*A. tamarensis* pour l'EMSL.

L'objectif général de cette recherche est donc d'améliorer nos connaissances sur les facteurs environnementaux qui influencent la dynamique des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, en se concentrant en particulier sur les phases d'initiation et de développement, et d'intégrer ces nouvelles connaissances dans un premier modèle physique-biologie de développement des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent.

Cette recherche vise à atteindre plus spécifiquement trois objectifs.

- 1) Déterminer l'ordre de grandeur et les variations du taux de croissance d'*A. tamarensis* dans l'EMSL lors d'une efflorescence, ainsi que les facteurs qui contrôlent ces variations.

La première hypothèse stipule que, lors d'une efflorescence dans l'EMSL, le taux de croissance d'A. tamarensis présente des variations spatiales et temporelles.

- 2) Déterminer si *A. tamarensis* effectue des migrations verticales dans l'EMSL et les facteurs influençant ces migrations.

La deuxième hypothèse stipule que les cellules d'A. tamarensis effectuent des migrations verticales journalières dans l'EMSL.

- 3) Développer un premier modèle physique-biologie de développement des efflorescences d'*A. tamarensis* afin de déterminer l'influence de la germination des kystes, des facteurs

environnementaux affectant le taux de croissance et de la circulation des eaux sur la dynamique des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL.

La troisième hypothèse stipule que le déclenchement des efflorescences d'A. tamarensis est indépendant de la dynamique de germination des kystes, mais qu'il dépend de facteurs environnementaux influençant la croissance cellulaire.

La quatrième hypothèse stipule que les efflorescences d'A. tamarensis observées sur la côte sud de l'EMSL sont le résultat d'un transport des cellules depuis la côte nord.

La cinquième hypothèse stipule que le panache d'eaux douces des rivières aux-Outardes et Manicouagan sur la côte nord de l'EMSL joue un rôle important dans le développement et l'advection des efflorescences d'A. tamarensis.

Ces connaissances sont essentielles pour mieux connaître les mécanismes responsables du développement d'importantes efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL. De plus, elles représentent un premier pas vers un modèle prédictif des épisodes de toxicité, mais aussi vers le développement d'un outil essentiel pour explorer les impacts de changements climatiques futurs sur ces phénomènes dans l'EMSL. Ce travail se démarque des études antérieures sur les efflorescences d'*A. tamarensis* par l'approche complémentaire observations / expériences / modélisation qui permet à la fois d'aller chercher des informations précises sur le terrain (taux de croissance, migrations verticales) et de prendre en compte les interactions entre différents processus biologiques et physiques grâce à la modélisation.

CHAPITRE 2

ENVIRONMENTAL FACTORS CONTROLLING *ALEXANDRIUM TAMARENSE* (DINOPHYCEAE) GROWTH RATE DURING A RED TIDE EVENT IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY (CANADA)

Juliette Fauchot, Maurice Levasseur, Suzanne Roy, Réal Gagnon and Andréa M. Weise

ABSTRACT

The dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech 1985 is responsible for recurrent outbreaks of paralytic shellfish poisoning in the St. Lawrence Estuary. In July 1998, an *A. tamarense* red tide developed in the estuary with maximum cell concentrations reaching 2.3×10^6 cells·L⁻¹ in brackish surface waters. In order to estimate the growth rate of these cells, surface water samples from different locations and days during the bloom were incubated for 5 to 9 days under *in situ* temperature and light conditions. Growth rates varied both spatially and temporally between 0 and 0.55 day⁻¹, reaching the maximum growth rate reported for this species in culture. High growth rates were measured even during the peak of the red tide, suggesting that the extremely high cell concentrations observed did not solely result from aggregation or physical concentration, but also involved active cellular growth. *A. tamarense* cells were found over a large range of salinity (20.8 to 29.5 psu), but high densities and significant growth were only measured when salinity was lower than 24.5 psu. Under these conditions, the number of divisions achieved by *A. tamarense* was proportional to the amount of nitrate available at the beginning of the incubations, while variations in growth rate were apparently controlled by the availability of phosphate. We hypothesize that the ability of *A. tamarense* to perform vertical migrations and acquire nitrate at night pushes this species toward phosphate limitation in the St. Lawrence Estuary.

1- INTRODUCTION

Harmful algal blooms (HAB) are a recurrent problem in many areas of the world (Hallegraeff, 1993). In order to predict these blooms and, therefore, their environmental and economic impacts, considerable efforts have been devoted to understanding the factors controlling their development, maintenance, and decline. In spite of this effort, we still know little of the relative importance of the key factors governing these blooms, partly due to the complex interplay between the physical, chemical, and biological factors involved (Anderson, 1995). Biophysical models represent appropriate tools to study such complex systems (Franks, 1997).

One parameter central to the development of HAB models is the specific *in situ* growth rate. Growth rates are easy to determine in the laboratory, but field determinations remain a challenge. The few existing studies have shown that the growth rate of HAB species can vary significantly both temporally and spatially during bloom events (Chang and Carpenter, 1985; Garcés et al., 1999; Garcés and Maso, 2001). The causes for this variability are not known, limiting our ability to distinguish between the role of biology (e.g., growth and loss of cells, vertical migrations) and physics (e.g., horizontal advection, passive accumulation at fronts) in HAB development.

In the St. Lawrence Estuary (Canada), blooms of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* are responsible for recurrent paralytic shellfish poisoning (PSP) outbreaks (Blasco et al., 2003). In this large-scale system, important concentrations of *A. tamarense* are confined to brackish water plumes formed by the freshwater input from the upper Estuary and local rivers (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989; Larocque and Cembella, 1990). The presence of *A. tamarense* in these brackish river plumes has been attributed to the well-known preference of dinoflagellates for vertically stable conditions, although the positive effects of river born growth factors (e.g. humic substances) cannot be discarded. In a recent study, Weise et al. (2002) reported that windy conditions could prevent the development of *A. tamarense* blooms or cause their dissipation in the St. Lawrence, probably due to an increase in turbulent mixing. The

exact cause for the presence of *A. tamarensis* in brackish waters and whether the cells are growing more rapidly in these water masses remains unknown.

The specific objective of this study was to determine the spatio-temporal variations in growth rate of *A. tamarensis* during a bloom event and to identify environmental factors responsible for the observed variations. This information will be used in the future development of a biophysical model of this toxic dinoflagellate for the St. Lawrence Estuary.

2- MATERIAL AND METHODS

2.1- Study area

The lower St. Lawrence estuary is a large-scale estuary (30 to 50 km wide, Figure 2-1) and its major bathymetric feature is the Laurentian channel with depths exceeding 300 m (Ingram and El-Sabh, 1990). The mesoscale water circulation, strongly influenced by Coriolis effects, is complex and exhibits important spatial and temporal variability (Ingram and El-Sabh 1990, Vézina et al., 1995). In April-May, the freshwater runoff peak induces a drastic decrease in the mean surface salinity of the estuary and the establishment of a strong stratification that persists until the fall (Therriault and Levasseur, 1986).

2.2- Sampling

Several sampling strategies were used in order to maximize the number of samples collected for growth rate determination during the bloom event: a weekly or daily sampling at a coastal monitoring station; a 4-day helicopter survey during the peak of the bloom; and a 1-day cruise on the Canadian Coast Guard Ship Martha L. Black just after the peak of the bloom.

The development, maintenance, and dissipation of the bloom were followed at the coastal monitoring station of the Maurice Lamontagne Institute (Fisheries and Oceans Canada; Figure 2-1) from May to October 1998. Surface water samples were collected with a bucket once a week

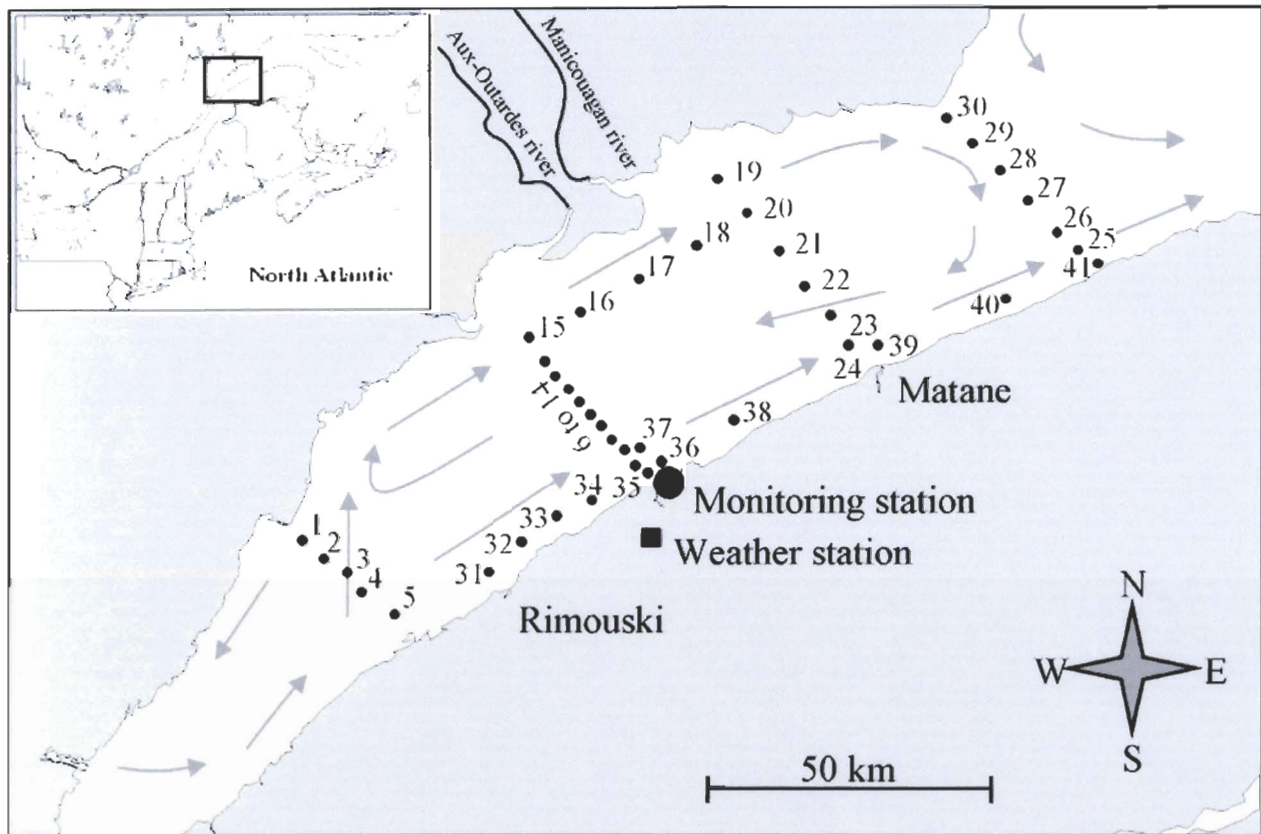


Figure 2-1. Location of sampling stations in the St. Lawrence Estuary during the summer 1998. The grey arrows indicate the mean summer surface circulation in the Estuary (adapted from El-Sabh 1976). The location of the Environment Canada weather station of Mont-Joli is also indicated.

from the pier of the Institute. The sampling took place at high tide and during daylight hours (see Blasco et al. 2003 for details on the monitoring program). On each sampling day, water temperature and salinity were measured and water samples were collected for nutrient concentration measurements and *A. tamarensis* enumeration. When the *A. tamarensis* bloom was detected at the monitoring station, the sampling frequency was increased from weekly to daily and water samples were taken for growth rate estimation (described below).

At the peak of the bloom, on July 8 and 9, additional stations were sampled by helicopter. Surface water samples were collected using a Niskin bottle at stations 32 to 35 on July 8, and at stations 6 to 14, 31 to 33, 35 and 37 to 41 on July 9 (Figure 2-1). A last helicopter survey was conducted on July 12 (stations 1 to 14 and 25 to 30). At each station, surface water temperature and salinity were measured and water samples were taken for nutrient concentration measurements, *A. tamarensis* enumeration and growth rate estimation. In addition, a shallow CTD cast was made from the helicopter at every station sampled on July 12.

Finally, sampling along a south-north transect across the estuary (stations 10 to 24, Figure 2-1) was conducted on July 13 on the C.C.G.S. Martha L. Black. During this cruise, a CTD cast was made at each station and water samples were collected for the determination of nutrient concentrations and *A. tamarensis* enumeration at 2, 5, 10, 15 and 25 m using a rosette equipped with Niskin bottles. In contrast with all previous samplings, this cruise allowed us to determine the vertical distribution of *A. tamarensis* during daytime. Since *A. tamarensis* cells were always concentrated close to the surface during this transect (data not shown), we are confident that *A. tamarensis* surface concentrations measured during this study are representative of maximum concentrations present in the water column.

2.3- Salinity and temperature measurements

For the samples collected at the coastal monitoring station, water temperature was measured with a mercury thermometer and salinity with a Guildline salinometer (Model Autosol 8400T, Smith Falls, ON, Canada). For stations sampled by helicopter on July 8 and 9, water

salinity and temperature were measured using a salinometer (model LF330, WTW, Weilheim, Germany). For the stations sampled from the helicopter and the ship on July 12 and 13, water salinity and temperature were obtained from the CTD casts. All the instruments that were used to measure salinity and temperature during this study were intercalibrated.

2.4- Nutrient analysis

Subsamples of 5 mL were filtered through 0.7 μm Acrodisc filters (Pall-Gelman, Ann Arbor, MI), frozen at -80°C in acid-cleaned polypropylene cryogenic vials and analyzed for nitrate + nitrite, nitrite, and phosphate concentrations using a Technicon Autoanalyzer (Technicon Instruments Corporation, Tarrytown, N.Y).

2.5- Wind measurements

Wind speed and direction were recorded at the weather station of Mont-Joli (Figure 2-1) by Environment Canada.

2.6- *A. tamarensis* enumeration and growth rate determination

Water samples were fixed with acid Lugol for later identification and enumeration of *A. tamarensis* cells using the Utermöhl technique (Lund et al., 1958). In order to estimate *A. tamarensis* growth rate, a total of 28 incubation experiments were performed with water sampled from the coastal monitoring station and from other stations in the estuary on July 7, 8, 9, 12, 17 and 20. After a gentle pre-filtration on a 53 μm mesh (to remove potential grazers of *A. tamarensis*), a 2 L volume of water was incubated in polystyrene culture bottles (BD Falcon, Franklin Lakes, NJ) that were placed in an outdoor incubator under temperature and natural light conditions similar to *in situ* conditions. Incubation experiments lasted between 5 and 9 days. They were terminated after the end of the exponential growth phase, when *A. tamarensis* concentrations were either decreasing or had reached a plateau, except for two experiments that had to be stopped for logistical reasons when the cells were still in the growth phase (station 8 on

July 9 and monitoring station on July 17). For each incubation experiment, the abundance of *A. tamarensis* was estimated at the beginning of the experiment and then once a day. A 50 mL subsample of water was taken from each bottle and cell counts were made in triplicates using a MultisizerTM particle sizer (Coulter, Hialeah, FL) equipped with a 140 x 168 μm orifice. The data were analyzed by AccuCompTM software (Coulter, Hialeah, FL). Since the particle sizer also counts all other species of similar size, this technique tends to overestimate the abundance of *A. tamarensis* compared to light microscopy. To estimate this bias, we took a sample at the beginning of each incubation to enumerate *A. tamarensis* cells by light microscopy and compared this result with the abundance obtained with the particle sizer. Concentrations measured using the particle sizer are linearly correlated with concentrations estimated by light microscopy ($r^2 = 0.98$; $P < 0.001$). The abundance obtained with the particle sizer was thus corrected with the following equation which is the regression line between the particle sizer data and the microscopy data:

$$y = 0.65x - 1935 \quad (1)$$

where y and x are *A. tamarensis* abundance ($\text{cells}\cdot\text{L}^{-1}$) measured with light microscopy and with the particle sizer, respectively. This comparison between the particle sizer and light microscopy was done with samples from the first day of every incubation, which should be representative of the exponential growth conditions when growth rates were measured.

The growth rate of *A. tamarensis* during the incubations was calculated during the period of exponential growth following the equation:

$$\mu = \text{Ln}(B_t / B_{t_0}) / (t - t_0) \quad (2)$$

where μ is the growth rate (day^{-1}), and B_{t_0} and B_t are *A. tamarensis* abundance ($\text{cells}\cdot\text{L}^{-1}$) at incubation times t_0 and t (in days), respectively. Cells were enumerated once a day and since exponential growth lasted only 1 to 3 days in the incubations, our growth rate estimates rely only on 2 to 4 consecutive data points.

2.7- Estimation of nitrogen and phosphorus required by *A. tamarensis* during incubations

For each incubation, the amounts of nitrogen and phosphorus required to theoretically support the measured increase in *A. tamarensis* biomass (N_{req} and P_{req} , μM) were estimated, assuming a constant cellular C:N:P ratio, using a cellular nitrogen quota of $26 \text{ pmol}\cdot\text{cell}^{-1}$ as measured by Levasseur (1995) for an *A. tamarensis* strain isolated from the St. Lawrence Estuary, and a cellular phosphorus quota of $2 \text{ pmol}\cdot\text{cell}^{-1}$ (Yamamoto and Tarutani, 1999 and a cellular N:P ratio close to the Redfield ratio). N_{req} and P_{req} were computed following the equations:

$$N_{\text{req}} = (B_{\text{tmax}} - B_{\text{t0}}) \times Q_{\text{N}} \quad (3)$$

$$P_{\text{req}} = (B_{\text{tmax}} - B_{\text{t0}}) \times Q_{\text{P}} \quad (4)$$

where B_{t0} is the initial abundance of *A. tamarensis* ($\text{cells}\cdot\text{L}^{-1}$), B_{tmax} the maximum *A. tamarensis* abundance ($\text{cells}\cdot\text{L}^{-1}$) measured during the incubation at the end of the growth period, and Q_{N} and Q_{P} the cellular nitrogen and phosphorus quotas ($\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$), respectively.

The nitrogen and phosphorus regeneration rates (R_{N} and R_{P} , $\text{nmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) required to sustain *A. tamarensis* growth during the incubations were then computed following the equations:

$$R_{\text{N}} = (N_{\text{req}} - N_{\text{t0}}) / T_{\text{G}} \text{ and } R_{\text{P}} = (P_{\text{req}} - P_{\text{t0}}) / T_{\text{G}} \quad (5)$$

where N_{t0} and P_{t0} are external nitrate + nitrite and phosphate concentrations (μM) measured at the beginning of the incubations, respectively, and T_{G} is the length of the growth period, *i.e.* the time interval during which the abundance of *A. tamarensis* increased during the incubation (h).

3- RESULTS

3.1- Temporal variations in *A. tamarensis* abundance and growth rate

Temporal variations in *A. tamarensis* abundance, growth rate, salinity and wind speed measured at the coastal monitoring station in July and August 1998 are presented in Figure 2-2. *A. tamarensis* was first detected at this station at the end of May, but its abundance remained low during June ($< 1000 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$, data not shown). *A. tamarensis* concentrations increased abruptly to $433,942 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ on July 7 (Figure 2-2a), and reached $972,400 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ two days later (with visible discoloration of the surface water). *A. tamarensis* remained present in the estuary until the beginning of August, but exhibited considerable day-to-day variations. Large concentrations of *A. tamarensis* were always found in low salinity surface waters: $972,400 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ and 21.4 psu on July 9, $262,800 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ and 25 psu on July 20, and $39,960 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ and 24.7 psu on August 5 (Figures 2-2a and 2-2b). The growth rate of *A. tamarensis* also exhibited considerable variability between July 7 and 20 (Figure 2-2a). Growth rates were very high during the peak in cell abundance (up to 0.50 day^{-1} , Figure 2-2a and Table 2-1) and became undetectable on July 12. The decrease in cell abundance and growth rate measured after July 10 corresponded to an increase in surface water salinity from 21.4 to 27.3 psu and in wind speed from 8.7 to $26 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (Figure 2-2b). Temporal variations in surface water salinity at the coastal monitoring station closely followed the variations in wind speed, with salinity always higher than 24-25 psu when wind speed exceeded $20 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ (Figure 2-2b). The sharp increase in salinity and decrease in cell number measured on July 10 and 11 corresponded to a strong north-east wind.

Results from the helicopter and ship surveys allowed us to increase the number of growth rate determinations during the peak in cell abundance (July 8 and 9) and after the passage of the wind event when cell abundance was lower (July 12 and 13). As observed at the monitoring station, *A. tamarensis* abundance and growth rates were generally higher in the estuary on July 8 and 9 ($655,000 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ on average and up to 0.55 day^{-1} respectively, Figures 2-3a and 2-3b) than after the wind event of July 10 and 11 ($34,261 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ on average and almost no growth; Figure 2-3d and 2-3e; Table 2-2). Surface water salinities in the estuary show the same pattern as at the

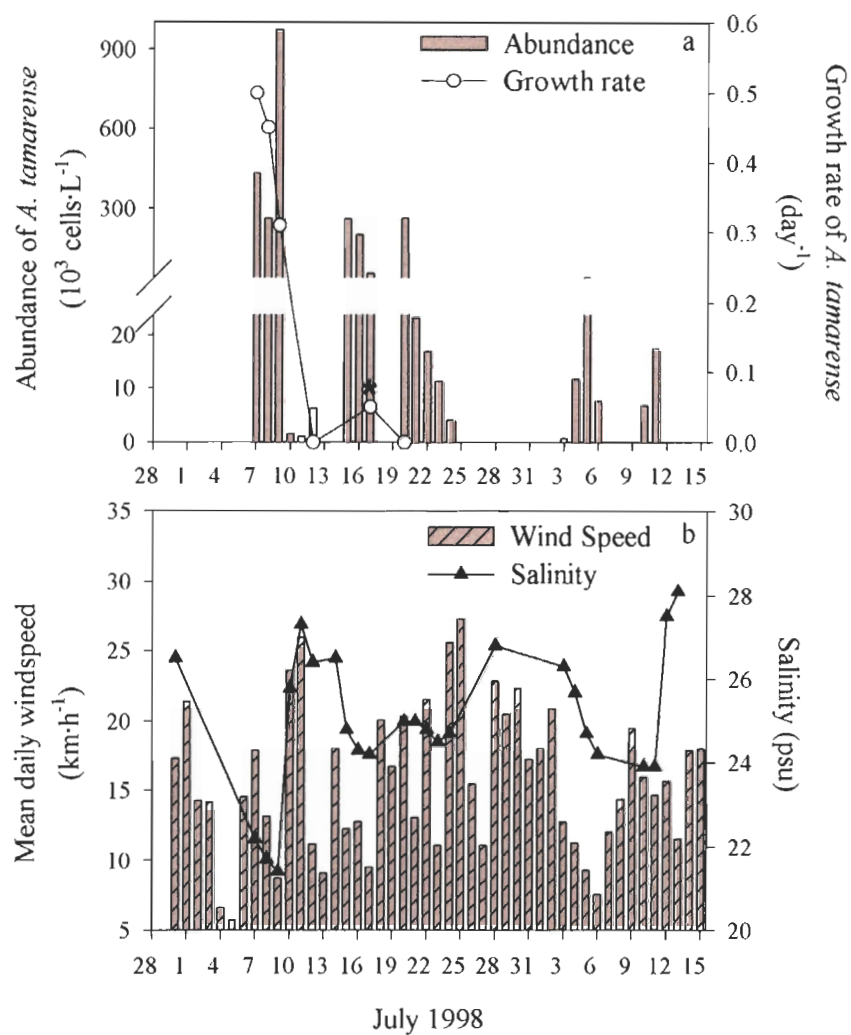


Figure 2-2. Temporal variations of (a) *A. tamarensis* abundance and growth rate and (b) salinity and mean daily wind speed at the coastal monitoring station during the period of maximum *A. tamarensis* abundance (June 28 to August 15). The asterisk indicates that the value of the growth rate on that day is minimal (see Table 2-1 for more details).

Table 2-1. Incubation experiments at the coastal monitoring station: initial conditions and results of *A. tamarensis* growth. The growth curves « a » and « b » refer to Figure 2-5 (see text for details).

Dates	Salinity	Temperature (°C)	Initial NO ₃ ⁻ (µM)	Initial PO ₄ ³⁻ (µM)	NO ₃ ⁻ : PO ₄ ³⁻	Initial biomass (cells·L ⁻¹)	Growth rate (day ⁻¹)	Number of divisions (growth period ^a)	Growth curve
7 July	22.2	14.8	0.2	0.75	0.3	433,942	0.50	1.4 (2)	a
8 July	21.7	14.5	1.4	0.28	5.1	262,200	0.45	1.7 (3)	b
9 July	21.4	13.0	n.a.	0.17	-	972,400	0.31	1.2 (3)	b
12 July	26.4	11.0	7.1	1.11	6.4	6,360	0	-	-
17 July	24.2	16.2	0.1	0.30	0.2	55,000	0.05 ? ^b	-	-
20 July	25.0	15.5	0.1	0.27	0.4	262,800	0	-	-

^a The growth period (*i.e.* the number of days during which an increase in *A. tamarensis* abundance was observed in incubations) is indicated in brackets for each incubation.

^b We do not have a precise estimation of this growth rate since *A. tamarensis* concentration was only measured on the first and the fourth days of incubation. The absolute value of this growth rate will not be considered here, however it is worth noting that *A. tamarensis* cells sampled at the coastal monitoring station on that day were able to grow in incubation.

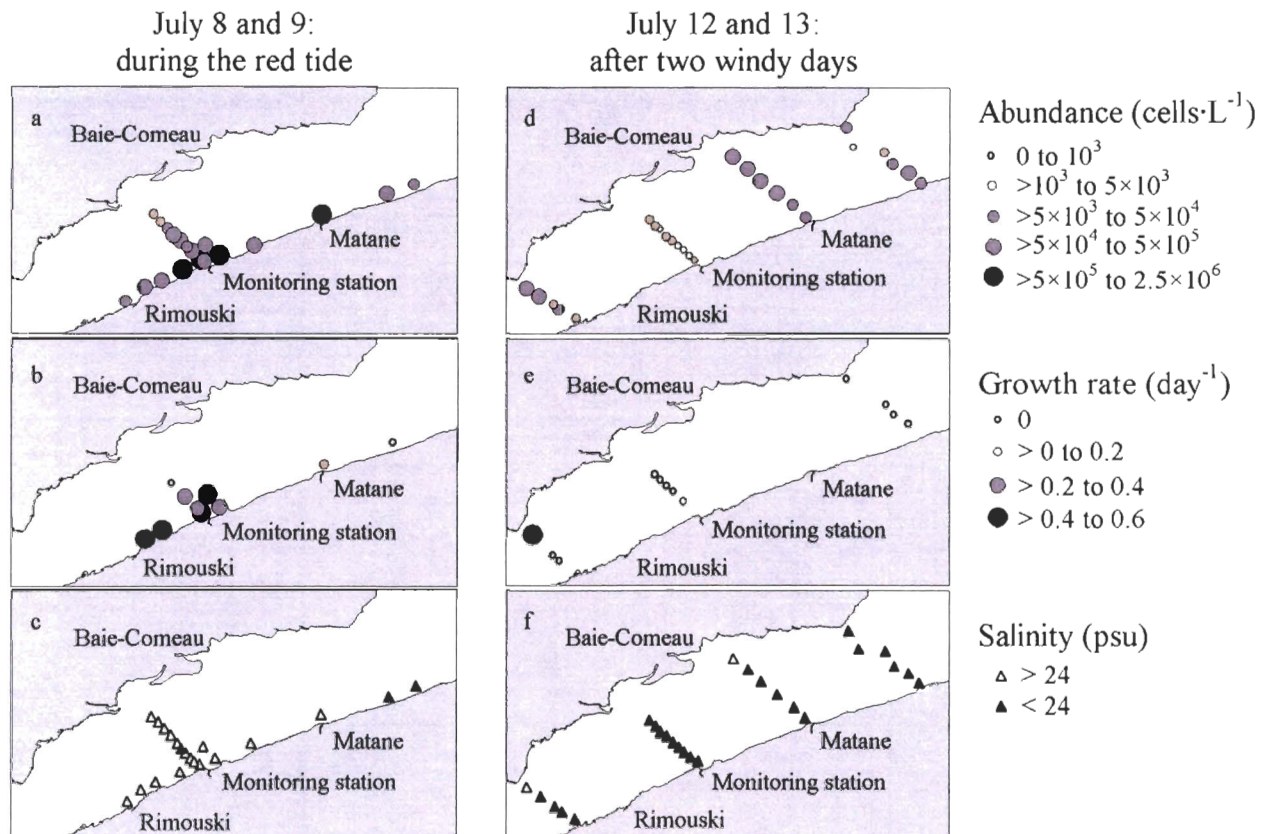


Figure 2-3. Spatial distribution of (a, d) *A. tamarensis* abundance, (b, e) *A. tamarensis* growth rate and (c, f) salinity in surface waters of the St. Lawrence Estuary during the red tide on July 8 and 9 and on July 12 and 13, after two windy days. The mean wind speed during the previous two days (July 10 and 11) was 24.8 km·h⁻¹.

Table 2-2. Incubation experiments at different stations sampled by helicopter in the estuary: initial conditions and results of *A. tamarensis* growth. The growth curves « a » and « b » refer to Figure 2-5 (see text for details).

Dates	Station	Salinity	Temperature (° C)	Initial NO ₃ ⁻ (µM)	Initial PO ₄ ³⁻ (µM)	NO ₃ ⁻ : PO ₄ ³⁻	Initial biomass (cells·L ⁻¹)	Growth rate (day ⁻¹)	Number of divisions (growth period ^a)	Growth curve
8 July	35	21.6	12.9	1.1	0.26	4.2	458,400	0.47	1.7 (4)	b
8 July	33	21.3	14.6	1.7	0.34	4.9	112,000	0.55	1.7 (4)	a
8 July	32	21.1	14.6	n.a.	n.a.	-	253,200	0.44	1.2 (4)	a
8 July	36	23.0	12.3	n.a.	n.a.	-	195,200	0.45	2.1 (4)	b
9 July	37	21.7	13.0	0.3	0.25	1.1	2,332,804	0.32	1.3 (3)	a
9 July	39	22.6	13.7	n.a.	0.16	-	1,812,186	0.20	0.4 (2)	b
9 July	6	20.8	12.1	2.8	0.36	7.8	223,600	0.38	1.9 (5)	b
9 July	8	24.5	12.2	n.a.	n.a.	-	145,600	0.29	-	-
9 July	41	25.1	14.8	0.3	0.20	1.5	54,600	0	-	-
9 July	10	23.3	11.1	6.9	0.64	10.7	51,480	0	-	-
12 July	1	22.0	12.8	4.7	0.54	8.6	332,000	0.49	2.4 (4)	b
12 July	12	24.4	12.2	2.0	0.41	5.0	960	0	-	-
12 July	13	24.6	12.3	2.1	0.41	5.1	1,240	0	-	-
12 July	10	24.9	12.3	1.7	0.42	4.0	3,920	0	-	-
12 July	11	24.6	12.1	2.1	0.42	5.0	2,160	0	-	-
12 July	9	25.4	11.7	1.4	0.72	2.0	400	0	-	-
12 July	4	25.7	9.3	11.2	0.83	13.5	11,520	0	-	-
12 July	3	25.4	9.3	11.2	0.88	12.7	3,560	0	-	-
12 July	26	26.3	12.3	1.9	0.41	4.6	58,120	0	-	-
12 July	27	27.9	13.7	0.1	0.18	0.6	6,360	0	-	-
12 July	28	28.3	13.8	0.2	0.25	0.6	1,200	0	-	-
12 July	30	27.9	14.8	0.1	0.28	0.3	17,600	0	-	-

^a The growth period (*i.e.* the number of days during which an increase in *A. tamarensis* abundance was observed in incubations) is indicated in brackets for each incubation.

monitoring station with values lower and higher than 24 psu before and after the wind event, respectively. Only two stations located close to the north shore exhibited salinity below 24 psu after the wind event (Table 2-2) and, interestingly, one of these is the only station where *A. tamarensis* grew on July 12 (0.49 day^{-1} at station 1; Figure 2-3e; Table 2-2).

3.2- *A. tamarensis* growth rate variability – the importance of salinity

Results from the incubation experiments are presented in Table 2-1 for the coastal monitoring station and Table 2-2 for stations sampled during the helicopter survey. As can be seen in Figure 2-4, which includes all measurements (monitoring and surveys), high abundances of *A. tamarensis* were only found in high temperature ($> 10 \text{ }^{\circ}\text{C}$), low salinity ($< 26 \text{ psu}$) waters. *A. tamarensis* growth rates exhibited a similar relationship with salinity (Figure 2-4c), significant growth occurring only at stations where salinity was below 24.5 psu. The only exception is station 10 (July 9) where surface water salinity was 23.3 and *A. tamarensis* did not grow (Table 2-2). The absence of growth at high salinity does not result from the absence of *A. tamarensis* cells in the incubations or from very scarce seeding populations. Initial concentrations of *A. tamarensis* in non-growing incubations were always above $400 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$ and half of the incubations had more than $5,000 \text{ cells}\cdot\text{L}^{-1}$. Furthermore, initial concentrations of nitrate and phosphate were not lower in higher salinity waters (Tables 2-1 and 2-2).

3.3- *A. tamarensis* growth rate variability – the influence of nutrients

During the incubations where positive growth of *A. tamarensis* was detected, the variations in cell numbers exhibited two different patterns. The growth curves presented in Figures 2-5a and 2-5b are representative of these patterns. During 4 incubations (Tables 2-1 and 2-2), the abundance of *A. tamarensis* increased until it reached a plateau that persisted several days (e.g. station 32 on July 8, Figure 2-5a). During 7 incubations (Tables 2-1 and 2-2), *A. tamarensis* concentrations decreased just after the exponential growth phase (e.g. station 36 on July 8, Figure 2-5b). There was no difference in salinity, temperature, initial nitrate concentration, initial phosphate concentration, nitrate to phosphate ratio, nor *A. tamarensis* initial

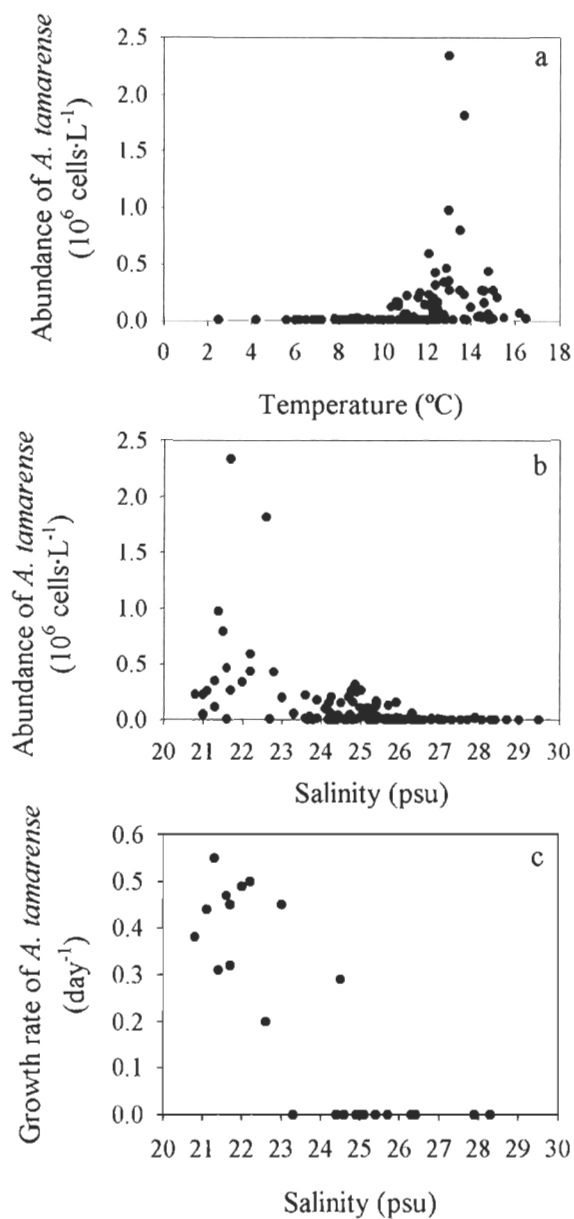


Figure 2-4. Abundance of *A. tamarensis* as a function of (a) temperature and (b) salinity, and (c) growth rate of *A. tamarensis* as a function of salinity for the coastal monitoring station and other stations in the estuary during the 1998 summer.

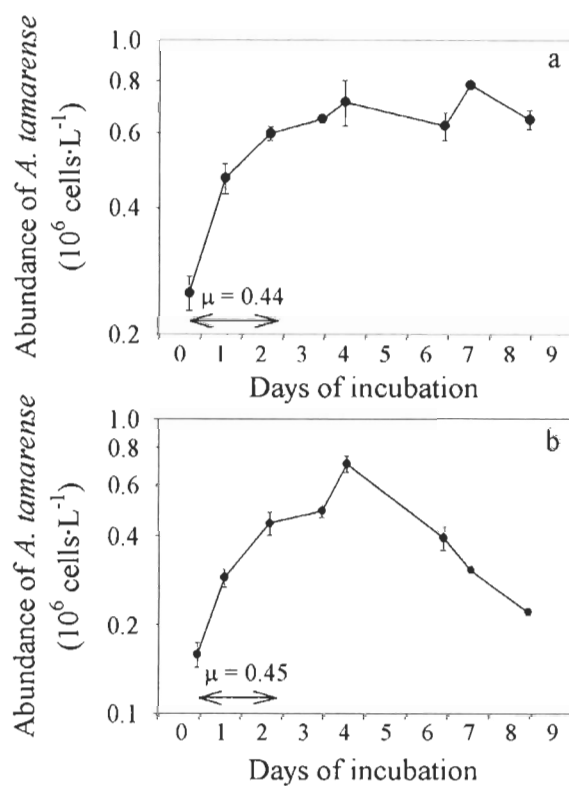


Figure 2-5. Temporal evolution of the abundance of *A. tamarensis* during two incubation experiments: (a) station 32 on July 8 and (b) station 36 on July 8. The growth rate (μ , day^{-1}) is indicated for each incubation. The arrows indicate the periods over which the growth rates were calculated. The error bars represent the standard deviation between triplicate counts determined using the particle sizer.

concentrations between the two types of growth curves (Tables 2-1 and 2-2). The difference between incubations where *A. tamarensis* abundance remained high and those where it decreased cannot be explained with our present data. During the exponential growth phase of the incubations where *A. tamarensis* growth was measured, variations in growth rates were not related to salinity ($r^2 = 0.13$; $P = 0.26$) nor to initial nitrate concentrations ($r^2 = 0.04$; $P = 0.69$), but exhibited a non-linear Michaelis-Menten type relationship to the initial phosphate concentration (Figure 2-6; $r^2 = 0.58$; $P < 0.05$). Growth rates increased with increasing initial phosphate concentration up to $0.4 \mu\text{M}$ and then tended to level off at around 0.5 day^{-1} . Interestingly, the total number of divisions that the cells performed during the incubations was a linear function of the amount of nitrate present at the beginning of the incubations (Figure 2-7; $r^2 = 0.96$; $P < 0.001$). These results suggest that when growth occurred (at salinity below 24.5 psu), phosphate concentration controlled the growth rate of *A. tamarensis* cells while nitrate limited the number of division that the cells could achieve during the incubations.

3.4- Nitrogen and phosphorus budget

Nitrate and phosphate concentrations were low at the beginning of the incubations (Tables 2-1 and 2-2) and could only explain 1 to 28 % of N_{req} and 5 to 44 % of P_{req} . Clearly, initial nitrate and phosphate concentrations cannot explain the large increases in *A. tamarensis* biomass measured. Between 4 and $64 \text{ nmol P L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ should have been regenerated to fulfill *A. tamarensis* phosphorus requirements (Table 2-3), while N_{req} imply nitrogen regeneration rates (R_N) of 64 to $875 \text{ nmol N} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Table 2-3). These rates are minimum values since they do not take into account the phosphorus and nitrogen requirements of non-*Alexandrium* cells present in the incubations. However, N_{req} could also be overestimated since they do not take into account a possible decrease in *A. tamarensis* cellular nitrogen quotas under nitrogen limitation.

4- DISCUSSION

This paper presents the first estimates of *A. tamarensis* growth rates for natural populations under *in situ* conditions for the St. Lawrence Estuary. During the incubations,

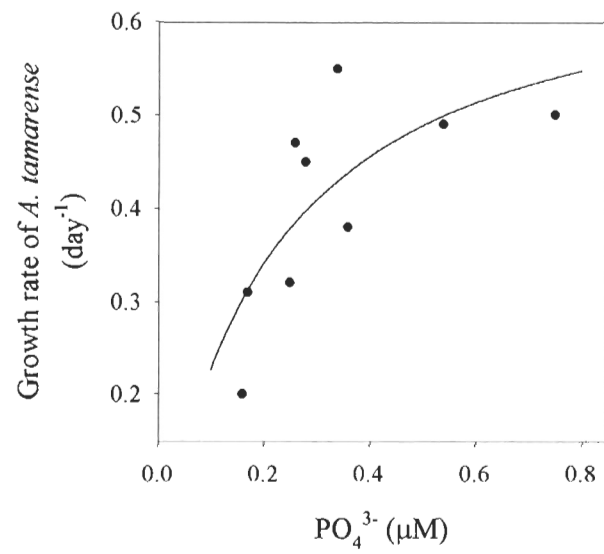


Figure 2-6. Growth rate of *A. tamarensis* as a function of the phosphate concentration at the beginning of the incubation experiments. The curve represents the regression between both variables, with a Michaelis-Menten function: $y = 0.69x / (0.21 + x)$ ($r^2 = 0.58$, $P < 0.05$).

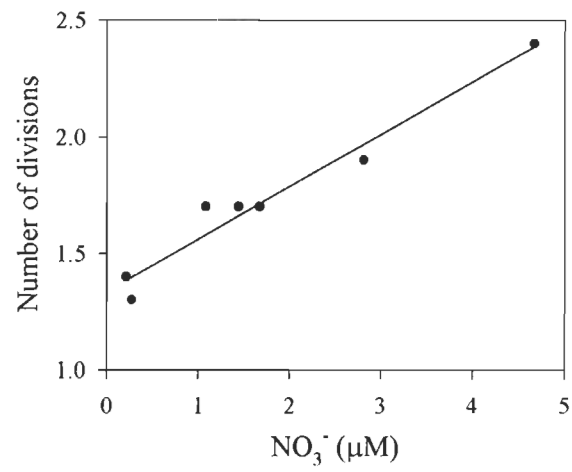


Figure 2-7. Number of divisions completed by *A. tamarensis* during the incubations as a function of the nitrate concentration at the beginning of the incubations. The solid line represents the linear regression between variables ($r^2 = 0.96$, $P < 0.001$).

Table 2-3. Nitrogen and phosphorus requirements for measured *A. tamarensis* growth during incubations and calculated nitrogen and phosphate regeneration rates necessary to meet these requirements.

Stations	dates	Nitrogen requirement (μM)	Required nitrogen regeneration rate ($\text{nmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	Phosphorus requirement (μM)	Required phosphate regeneration rate ($\text{nmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)
MS ^a	7 July	22	302	1.7	13
35	8 July	22	217	1.7	15
33	8 July	10	89	0.8	5
MS	8 July	14	107	1.1	7
37	9 July	63	875	4.9	64
6	9 July	11	64	0.8	4
MS	9 July	38	-	2.9	38
1	12 July	26	222	2.0	15

^a MS: monitoring station.

A. tamarensis growth rates varied between 0 and 0.55 day⁻¹. The highest rates are in agreement with previous growth rates determined in culture for *A. tamarensis* strains from the St. Lawrence Estuary (Levasseur et al., 1995; MacIntyre et al., 1997; Parkhill and Cembella, 1999) and show that *A. tamarensis* can reach high growth rates *in situ*. It is interesting to note that growth occurred even during the peak of the red tide when 2.3×10^6 cells·L⁻¹ divided at least once during our incubations. These results indicate that the extremely high cell concentrations did not solely result from aggregation or physical concentration, but also involved active cellular growth. As previously reported during other field experiments (Chang and Carpenter, 1985; Garcés et al., 1999; Garcés and Maso, 2001), the growth rates of *A. tamarensis* cells were highly variable during the bloom, both temporally and spatially.

4.1- The relationship between *A. tamarensis* and salinity in the St. Lawrence Estuary

Most of the variability in cell abundance was related to changes in surface water salinity, with *A. tamarensis* cells found mainly in waters of salinity below 26 psu. More interestingly, *A. tamarensis* growth was only detected in low salinity surface waters (< 24.5 psu). Surface salinities below 26 psu in summer in the studied area of the St. Lawrence Estuary typically mark the presence of freshwater plumes from the Manicouagan and Aux-Outardes Rivers (Therriault and Levasseur, 1986) located on the north shore (Figure 2-1). The presence of *A. tamarensis* has been previously associated with river runoff in the estuary and the gulf of St. Lawrence (Therriault et al., 1985; Weise et al., 2002), but this is the first demonstration that the growth of *A. tamarensis* also occurs in these plumes. During a laboratory culture experiment, Parkhill and Cembella (1999) reported no significant difference in the growth rate of an *A. tamarensis* strain isolated from the St. Lawrence Estuary at salinities between 20 and 30 psu. It is thus unlikely that the inhibition of growth observed at salinities above 24.5 would reflect a direct physiological effect of salinity on *A. tamarensis* growth. The inhibition of growth at high salinity may, however, result either from the absence of a growth factor or, assuming that increases in salinity may reflect recent vertical mixing, from the negative effect of turbulence on *A. tamarensis* growth.

The stimulating effect of river born humic substances on dinoflagellate growth is well known (Granéli and Moreira, 1990; Doblin et al., 1999) and recent work from our laboratory demonstrated that humic substances extracted from the Manicouagan river on the north shore of the Estuary (see Figure 2-1) stimulated the growth of a local *A. tamarensis* strain in culture (Gagnon et al., 2005). It is thus possible that a lack of humic substances (or another river-born growth promoting compound) was responsible for the absence of *A. tamarensis* growth at salinities higher than 24.5 psu.

During our study, the sharp increase in surface water salinity measured on July 10 coincided with a wind event, suggesting that wind mixing could be responsible for the change in salinity. The fact that the increase in surface salinity was observed almost all over the Estuary on July 12 supports this interpretation rather than advection of a new water mass. Several laboratory experiments have shown that the growth of many dinoflagellate species, including *A. tamarensis*, could be negatively affected by turbulence (White, 1976; Thomas and Gibson, 1990; Berdalet, 1992; Juhl et al., 2001; Juhl and Latz, 2002). Field confirmation of this sensitivity to turbulence is scarce, but some studies have also reported a wind speed threshold above which dinoflagellate blooms can not develop or are destroyed: 28 km·h⁻¹ for *A. tamarensis* blooms in the Gulf of St. Lawrence (Weise et al., 2002), 25 km·h⁻¹ for *A. tamarensis* in Spain (Blanco et al., 1985), and 18 km·h⁻¹ for *Gymnodinium catenatum* in Tasmania (Hallegraeff et al., 1995). These values are close to the threshold of 20 km·h⁻¹ suggested by the results of the present study. These results suggest that the turbulence produced by north-east winds exceeding 20 km·h⁻¹ could be sufficient to erode and deepen the halocline and inhibit the growth of *A. tamarensis* in the St. Lawrence Estuary. The proposed wind-induced turbulence hypothesis to explain the absence of growth in high salinity waters is however challenged by some of our observations. Inhibition of *A. tamarensis* growth at high salinity persisted for several days (5 to 9) in the absence of turbulence during our incubations, suggesting that several calm days are required for *A. tamarensis* to recover after a wind event. This seems too long a time, considering that physiological acclimation of phytoplankton to environmental conditions may occur on an hourly scale (e.g. light regime; Cullen and Lewis, 1988). Also challenging the wind-induced turbulence hypothesis are the recent laboratory results of Sullivan and Swift (2003) showing that the growth rate of two clones of *A.*

tamarensis was unaffected by turbulence as encountered by the cells in the field. Whether the inhibition of *A. tamarensis* growth during our incubations conducted with saltier waters resulted from a limiting concentration of a river-born growth promoting factor or from an increase in turbulent mixing cannot be resolved with our current data set.

4.2- Nutrients and *A. tamarensis* growth in the brackish waters of the St. Lawrence Estuary

Our results suggest that, in the brackish water plume where *A. tamarensis* thrives in the St. Lawrence Estuary, the bloom dynamics are controlled by both phosphate and nitrogen. We first demonstrated that the growth rate of *A. tamarensis* was limited by phosphate availability. Our calculations show that the initial amounts of phosphate present in the incubation bottles were not sufficient to explain the increase in *A. tamarensis* biomass. On the other hand, our calculations show that *A. tamarensis* in the incubators could have grown, albeit not at maximum rate (see below), on regenerated phosphate. Phosphate regeneration rates required to support the observed *A. tamarensis* growth during the incubations are realistic: most of them are in the same order of magnitude as those reported by Harrison (1983) for the Bedford Basin (Eastern Canada; up to $5.75 \text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) and by Sorokin (2002; up to $3.9 \text{ nmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) for the sea of Okhotsk (Russia). However, the relationship between phosphate and the growth rate of *A. tamarensis* evidenced during our study suggests that phosphate regeneration rates may sometimes be insufficient to fulfill the phosphorus demand of this species in the St. Lawrence Estuary.

The nitrate to phosphate ratio in surface waters where *A. tamarensis* grew was between 0.2 and 8.6, always below the Redfield ratio ($\text{N:P}_{\text{Redfield}} = 16$), indicating that nitrate was also in short supply for phytoplankton cells in surface waters. This is clearly demonstrated by our nitrogen budget showing that the amount of nitrogen needed to support the sole production of *A. tamarensis* cells in the incubations was up to 210 times higher than the initial nitrate concentrations. Ammonium concentrations were not measured during this study, but concentrations higher than $2 \mu\text{M}$ have rarely been measured in the St. Lawrence Estuary (Therriault and Levasseur, 1985; Zakardjian et al., 2000). The contribution of the ammonium

present at the beginning of the incubations was thus probably minimal. Urea, another potential nitrogen source, is not considered here, since local strains of *A. tamarensis* are not able to grow on urea (Levasseur et al., 1995). There is no information on ammonium regeneration in the surface layer of the St. Lawrence Estuary, but we calculated that ammonium regeneration rates required to support the increase in *A. tamarensis* biomass are 3 to 35 times higher than the greatest rates reported for marine ecosystems at similar latitudes (Maguer et al., 1998; Diaz and Raimbault, 2000; Maguer et al., 2000). Overall, our results and calculations suggest that *in situ* nitrogen concentrations and regeneration rates were probably not sufficient to explain the increase in *A. tamarensis* biomass during the incubations. We thus hypothesize that the missing nitrogen comes from internal nitrate pools accumulated at night during vertical migrations.

There is increasing evidence that *A. tamarensis* strains from the St. Lawrence Estuary perform diel vertical migrations. Results from microcosm experiments have demonstrated the ability of an *A. tamarensis* strain from this region to perform diel vertical migrations under nitrogen-limiting conditions in order to acquire nitrate at night (MacIntyre et al., 1997). More recently, we demonstrated that such diel vertical migrations could take place in the field when nitrate concentrations are low in surface waters (Fauchot et al., 2005b). Dinoflagellates can transiently accumulate intracellular nitrogen pools under situations where nitrate inputs occur sporadically, allowing them to buffer the variability of nitrogen supply by utilizing internal nitrogen pools when external nitrogen concentrations are low (Dortch, 1982; Dortch et al., 1985; Bode et al., 1997). Interestingly, the number of divisions completed by *A. tamarensis* during our incubations (between 0.4 and 2.4) is in agreement with a previous study by Dortch et al. (1984) showing that a dinoflagellate species could store enough nitrogen to complete 1.3 divisions without external nitrogen supply. *A. tamarensis* could thus probably store transient internal nitrogen pools when migrating down to the nitracline at night during calm conditions. Therefore, the missing nitrogen in the incubation budgets might come from intracellular nitrogen pools that *A. tamarensis* cells would have accumulated at depth prior to the sampling. In our incubations, the cells probably stopped growing when intracellular nitrogen pools and external nitrate were exhausted.

5- CONCLUSION

We demonstrated that important variations in *A. tamarensis* growth rate might occur in the St. Lawrence Estuary during bloom events, variations that will need to be taken into account in the development of bio-physical models for this toxic species. Significant growth was only measured in low salinity waters (< 24.5 psu), providing additional support to the hypothesis that freshwater runoff is crucial for the development of this toxic dinoflagellate in the St. Lawrence Estuary. The inhibition of growth at high salinity remains unexplained but could result either from the absence of a growth factor (e.g. humic substances) or from the negative effect of turbulence. In incubations from the brackish waters, the number of divisions achieved by *A. tamarensis* was proportional to the amount of nitrate available at the beginning of the incubation, while variations in growth rate were apparently controlled by the availability of phosphate. We hypothesize that the ability of *A. tamarensis* to perform vertical migrations and acquire nitrate at night pushes this species toward phosphate limitation in the St. Lawrence Estuary. Thus, phosphate regeneration rates could dictate the growth rate of *A. tamarensis* in the St. Lawrence Estuary, while the duration of the low wind periods and the ability of *A. tamarensis* to perform vertical migrations under these conditions might determine how much biomass can be reached for this species in the estuary.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the crews of the Calanus II and the C.C.G.S. Martha L. Black; G. Cantin, R. Desmarais, D. Laroche, S. Michaud, R. Pigeon and S. O. Roy for field and laboratory assistance; M.-L. Dubé for nutrient analyses; L. Bérard-Therriault and S. Lessard for *A. tamarensis* enumeration. J.F. received a postgraduate fellowship from the Institut des Sciences de la Mer (Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada). This study was conducted within the CLIVHAB project (Climate Variability and Harmful Algal Blooms) supported by the Science Strategic Fund of Fisheries and Oceans Canada and the Government of Canada's Climate Change Action Fund. The project also benefited from grants from NSERC to M.L. and S.R.

CHAPITRE 3

DAYTIME AND NIGHTTIME VERTICAL MIGRATIONS OF *ALEXANDRIUM TAMARENSE* IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY (CANADA)

Juliette Fauchot, Maurice Levasseur and Suzanne Roy

ABSTRACT

A population of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* was followed in a 48 h survey of the St. Lawrence estuary in order to determine its ability to perform vertical migrations in nature. *A. tamarense* performed daytime and nighttime migrations during our study. Cells were generally found close to the surface during daytime, started their descent down to the nitracline before sunset, and returned toward the surface after sunrise (with an estimated migration speed of 2 m h^{-1}). Our results suggest that *A. tamarense* cells were able to fulfill their nitrogen requirement while migrating to the deep layers during the night. During the day, *A. tamarense* cells adjusted to daily fluctuations in light intensity using their motile capacity and aggregated at a depth where light intensity did not exceed $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. The nutritional status of the *A. tamarense* population near the surface was determined at the onset of the 48 h study during a set of onboard nutrient addition experiments. Results from these experiments indicated that the net growth rate of *A. tamarense* was controlled by phosphate availability, while the biomass was dependent on nitrate availability. These results suggest that the ability of *A. tamarense* to reach the deep nitrate reservoir at night allows this species to reach elevated biomass as observed during red-tide events, and could push this species toward phosphate limitation in the St. Lawrence estuary.

1- INTRODUCTION

The ability of harmful dinoflagellates to perform vertical migrations represents a key feature of their bloom dynamics. Their capacity to move vertically in the water column allows them to access the deep nitrogen pool at night or to avoid high surface irradiance during the day (Cullen and Horrigan, 1981; Heaney and Eppley, 1981; Passow 1991; MacIntyre et al., 1997). In addition, the interplay between their migration pattern and regional circulation shapes their spatio-temporal distribution (Anderson and Stolzenbach, 1985; Donaghay and Osborn, 1997). Understanding the migratory pattern of dinoflagellates is thus crucial if we are to understand, and eventually model, their physiology and ecology.

Vertical migration patterns have been described for many dinoflagellate species. *Gonyaulax polyedra* (Heaney and Eppley, 1981), *G. catenata* (Passow, 1991) and *Gymnodinium splendens* (Cullen and Horrigan, 1981) migrate to the subsurface during the day to avoid high surface irradiance, especially when nitrogen-limited. Some of these species and others (*Prorocentrum minimum*, *P. micans*, *Ceratium furca*, Olsson and Granéli, 1991; *Alexandrium tamarense*, MacIntyre et al., 1997) exhibit vertical migrations to deeper layers during the night to take up nitrogen. This migratory behavior can be controlled by phototaxis, geotaxis, diel rhythms or cellular nutritional status (Cullen and Horrigan, 1981; Passow, 1991; MacIntyre et al., 1997). There are important differences in migration patterns and their control factors among dinoflagellates, so site- and species-specific investigations are a prerequisite in order to fully understand their ecophysiology.

Dense toxic blooms of *Alexandrium tamarense* occur every summer in the St. Lawrence estuary (eastern Canada), resulting in paralytic shellfish poisoning episodes (Blasco et al., 2003). These blooms are generally confined to nutrient-poor brackish water plumes (Therriault et al., 1985; Weise et al., 2002), suggesting that vertical migrations to the deep nitrate reservoir are essential for their development and maintenance. We know from a laboratory study that an *A. tamarense* strain from the St. Lawrence estuary has the capacity to cross the thermocline and to migrate down to the deep nitrogen reservoir when nitrogen-deficient (MacIntyre et al., 1997).

However, such migratory behavior has never yet been observed in the field. During their laboratory study, MacIntyre et al. (1997) found that vertical migrations of *A. tamarensis* were controlled by phototaxis, diel rhythms and the nutritional status of the cells. The direct extrapolation of the results obtained by MacIntyre et al. (1997) to field conditions is hazardous since other dinoflagellate species have already showed different migration patterns *in situ* than *in vitro* (Passow, 1991). The existence of such behavior *in situ* in the St. Lawrence estuary would have important consequences on the dynamics of *A. tamarensis* blooms. First, it would give *A. tamarensis* an advantage over other phytoplankton species in the nitrogen-poor surface waters of the estuary during the summer. Second, as hypothesized by Fauchot et al. (2005), the ability of *A. tamarensis* to perform nocturnal vertical migrations *in situ* and acquire nitrate at depth may push this species towards phosphate limitation in surface waters. Finally, the interactions between vertical migrations and the estuarine circulation prevailing in the St. Lawrence estuary are likely to affect the distribution of the blooms and, thus, the geographical extent of their impacts.

The main objective of this study was to determine whether *Alexandrium tamarensis* could perform vertical migrations to the deep nitrogen reservoir during the course of a 48 h survey while a bloom was taking place in the St. Lawrence estuary. In addition, the nutritional status of the *A. tamarensis* population near the surface was determined at the onset of the study during a set of onboard nutrient addition experiments.

2- MATERIAL AND METHODS

2.1- Survey (48 h)

The survey was conducted in the NE part of the Lower St. Lawrence estuary near Baie-Comeau, from 7 to 9 July 2000 (Figure 3-1) onboard the C.C.G.S. 'Martha L. Black'. The day before, the area was surveyed to locate a patch of *Alexandrium tamarensis*. Then, a drifter was deployed to track the water mass containing the *A. tamarensis* population. The drogue was located at a depth between 3 and 5 m. The trajectory followed by the drifter during the 48 h survey is presented in Figure 3-1, from 7 July at 08:00 h to 9 July at 09:00 h.

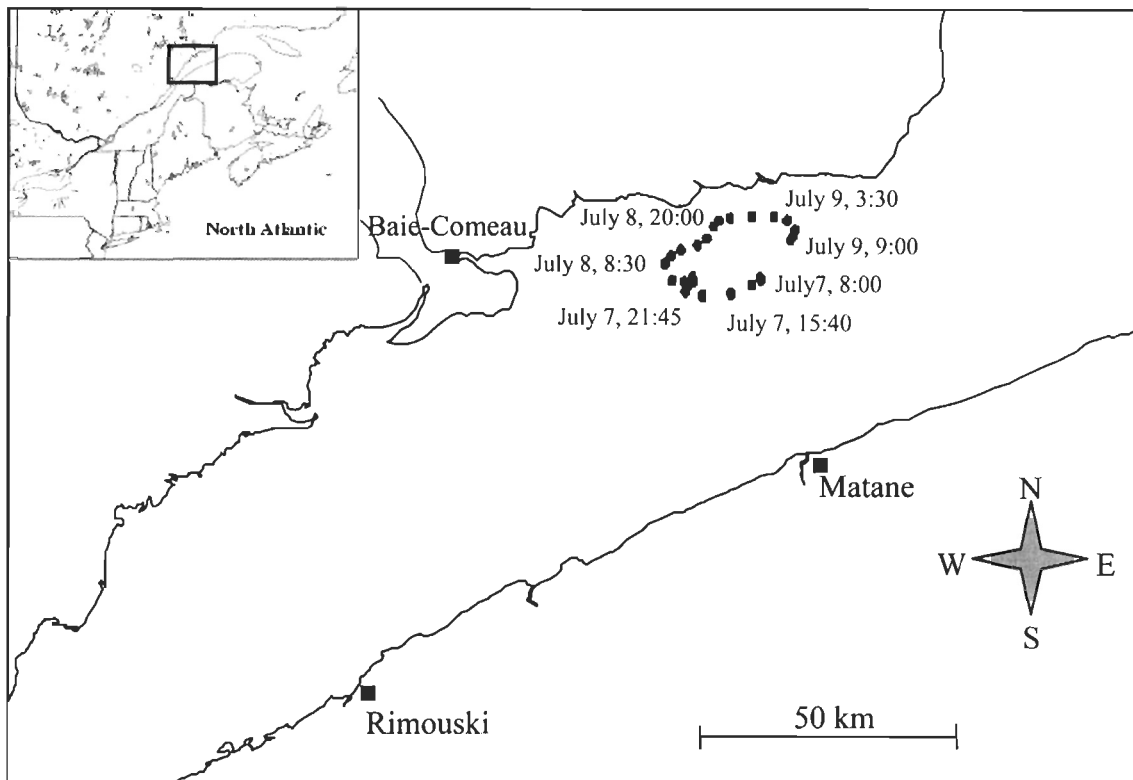


Figure 3-1. Drifter trajectory with the location of the different samplings in the St. Lawrence estuary during the 48 h survey, from 7 July 2000 at 08:00 h to 9 July 2000 at 09:00 h.

2.2- Sampling at the drifter

The sea was calm during the sampling period and, in order to prevent disturbances to the vertical structure of the water column and the behavior of *Alexandrium tamarense*, the main ship stayed away (more than 2 km) from the drifter, and samples were collected from a zodiac inflatable boat. In addition, the engines of the zodiac were turned down when approaching the buoy. Every 2 h during the survey, a shallow (0 to 40 m) CTD cast was made and water was sampled at 5 depths (between 2 and 12 to 18 m) using Niskin bottles. From July 8 at 3:30 h onwards, an additional water sample was collected at the surface with a bucket. This extra sampling depth was added following the visual observation of high phytoplankton abundance very close to the surface. Water samples were transported to the main ship in 2-l carboys where subsamples were immediately taken for nutrient determination and *A. tamarense* enumeration.

2.3- Nutrient addition experiment

In order to determine the initial nutrient status of the *Alexandrium tamarense* population in the patch, a suite of incubation experiments was performed with subsurface water (2 m) collected at the drifter at the first sampling time of the 48 h survey (7 July at 08:00 h), using a rosette equipped with Niskin bottles. Potential grazers of *A. tamarense* were removed by gentle pre-filtration with a 53 μm mesh. The pre-filtered sample was then separated into 4 duplicate treatments: (1) control (no addition), (2) phosphate addition ($\text{Na}_2\text{HPO}_4 + \text{NaH}_2\text{PO}_4$ added at a final concentration of 20 μM), (3) nitrate addition (KNO_3 added at a final concentration of 60 μM) and (4) nitrate + phosphate addition (KNO_3 and $\text{Na}_2\text{HPO}_4 + \text{NaH}_2\text{PO}_4$ added at final concentrations of 60 and 20 μM , respectively). All sub-samples were incubated in Whirlpak bags of 500 mL volume (Nasco), in an on-deck incubator under *in situ* temperature and light conditions. The incubations lasted between 8 and 10 d. For each treatment, 2 Whirlpak bags were taken from the incubator every day and sub-samples were collected for *A. tamarense* enumeration and nutrient determination. Different bags were used for each sampling time in order to ensure that the data were independent.

2.4- *Alexandrium tamarense* enumeration and growth determination

Water samples were preserved with acid Lugol for later identification and enumeration of *A. tamarense* cells using the Utermöhl technique (Lund et al., 1958). The net growth rate of the *A. tamarense* population during the incubations was calculated during the period of exponential growth following the equation:

$$\mu = \ln (B_t/B_{t_0})/(t - t_0) \quad (1)$$

where μ is the net growth rate (d^{-1}), and B_{t_0} and B_t are *A. tamarense* abundance (cells l^{-1}) at the beginning of the incubation and at the end of the exponential growth phase, respectively. Cells were enumerated once a day and since exponential growth lasted from 1 to 4 d in the incubations, our growth rate estimates rely on 2 to 5 data points.

2.5- Nutrient analysis

Subsamples of 5 mL were filtered through 0.7 μ m Acrodisc filters (Pall-Gelman), frozen at -80°C in acid-cleaned polypropylene cryogenic vials and analyzed for nitrate + nitrite, nitrite, and phosphate concentrations using a Technicon Autoanalyzer (Technicon Instruments).

2.6- Light measurements

Incident photosynthetically available radiation (PAR) was recorded at least every 2 h over the entire survey using a QSR-240 surface reference PAR sensor (Biospherical Instruments). A QSP-200 underwater PAR sensor was used on 8 July to determine PAR penetration at each sampling at the drifter.

2.7- Statistical analysis

A non-parametric analysis of variance (Kruskal-Wallis) was used for the comparison of the mean growth rates measured in the 4 treatments (Zar, 1984). The null hypothesis (H_0)

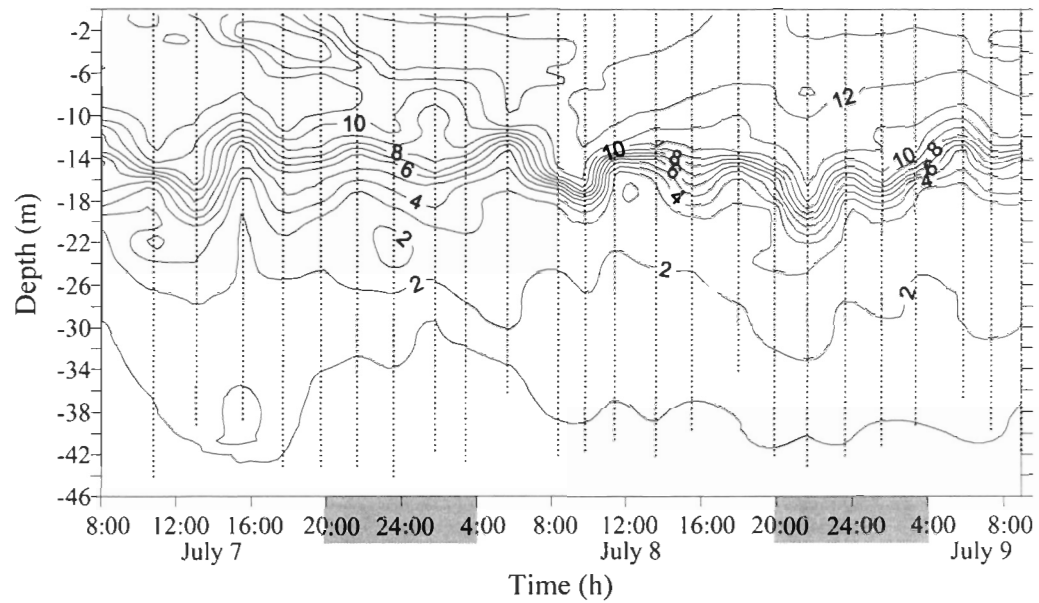
stipulates that averages are equal between treatments. The analysis of variance was completed by Dunnett's test (Zar, 1984), allowing the identification of averages that are significantly different from the control. In all tests, statistical significance was set at $\alpha = 0.05$.

3- RESULTS

3.1- Environmental conditions during the 48 h survey

Vertical profiles of temperature and salinity during the 48 h survey are presented in Figure 3-2. The structure of the water column was characterized by a surface mixed layer delimited by a thermocline located between 10 and 18 m. Oscillations of the depth of the thermocline probably resulted from tidal waves. No obvious halocline was observed in the upper 18 m of the water column. Temperature and salinity in the surface mixed layer varied between 10 and 13°C, and 26.5 and 29.5, respectively. Very calm weather conditions prevailed during the survey, with wind speed never exceeding 13 km h⁻¹. T-S diagrams for different depth layers are presented in Figure 3-3. These diagrams show that the same water mass was followed at the depth of the drogue (between 3 and 5 m; Figure 3-3b). A different, cooler water mass passed over the drogue at the end of the afternoon of 7 July (circled data in Figure 3-3a,b, see also Figure 3-2a). The advection of this water mass had little influence on our results since most *Alexandrium* cells had already migrated to deeper layers at that time (between 15:30 and 20:00 h; Figure 3-4c). The T-S diagrams also show that we followed the same water mass below the drogue (5 to 10 m, Figure 3-3c). The T-S diagram for the thermocline layer (10 to 15 m, Figure 3-3d) is more difficult to interpret; however, there was little change in salinity in this layer during the survey.

Nitrate and phosphate concentration profiles are presented in Figure 3-4a,b. Nitrate concentrations were very low in the mixed layer (<0.2 μM above 10 m), with the nitracline around 12 m. Phosphate concentrations were also very low in the mixed layer (<0.4 μM above 12 m). According to our deeper samplings on 8 and 9 July, the phosphacline was located around 16 m, deeper than the nitracline.

a- Temperature ($^{\circ}\text{C}$)

b- Salinity

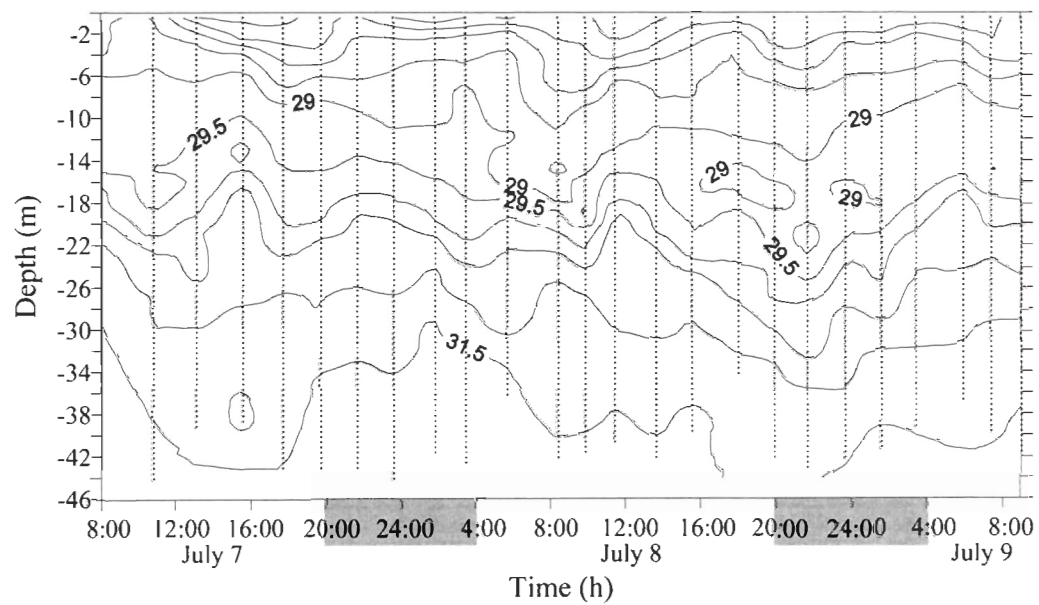


Figure 3-2. Vertical profiles of (a) temperature ($^{\circ}\text{C}$) and (b) salinity (psu) during the survey. The grey bars indicate night hours.

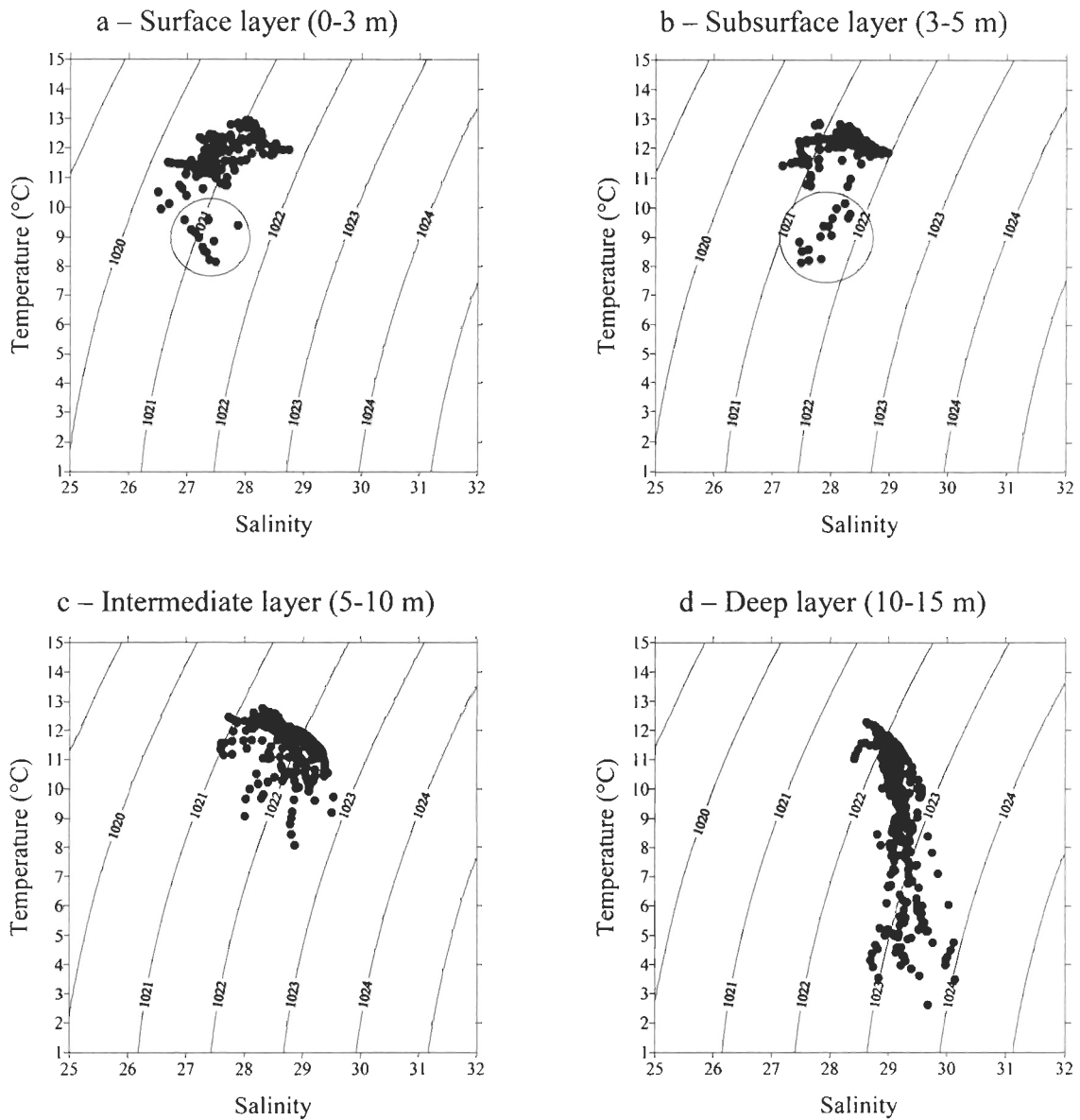


Figure 3-3. T-S diagrams for the whole survey for (a) the surface layer from 0 to 3 m; (b) the subsurface layer from 3 to 5 m; (c) the intermediate layer from 5 to 10 m; and (d) the deep layer from 10 to 15 m. The circled data correspond to measurements made on 7 July between 15:40 and 19:50 h. The solid lines represent constant density lines.

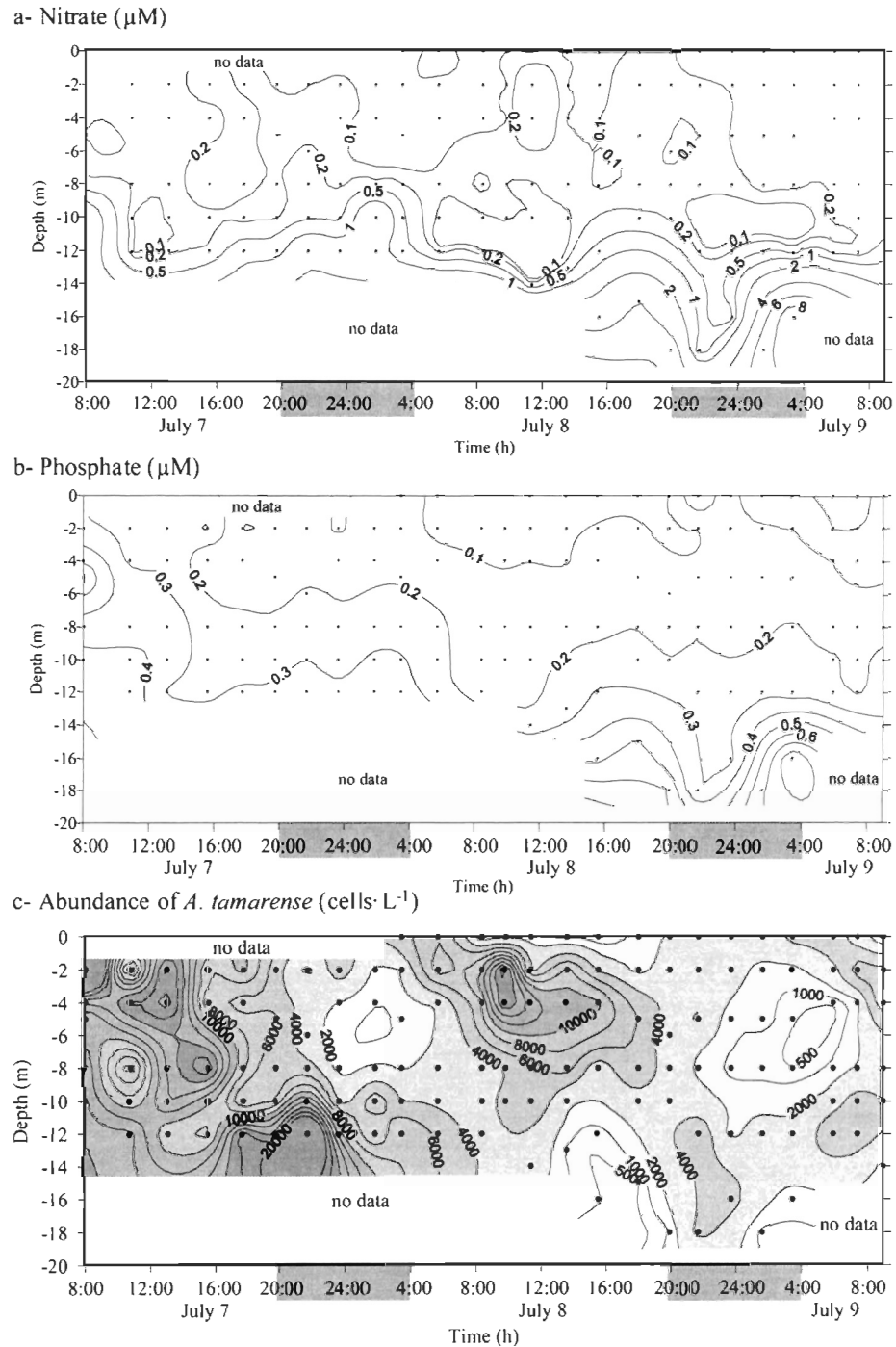


Figure 3-4. Temporal variations of the vertical profiles of (a) nitrate (μM); (b) phosphate (μM); and (c) *Alexandrium tamarensis* concentrations (cells L^{-1}) during the 48 h survey. The dots indicate sampling depth. The grey bars indicate night hours.

3.2- *Alexandrium tamarense* migratory behavior

Alexandrium tamarense cells exhibited vertical migrations to deep layers during both nights of the survey (Figure 3-4c). Cells began to descend before sunset, at around 16:00 h on 7 July and 18:00 h on 8 July. They reached at least 12 m, the depth corresponding to the thermocline and nitracline. During the second night, high *A. tamarense* concentrations were measured down to 18 m (Figure 3-4c). The depth of the thermocline and nitracline was also deeper on this day, probably due to the passage of a tidal wave. The vertical distribution of *A. tamarense* may thus have also been partly affected by this tidal wave. *A. tamarense* cells spent ~8 h in the deep layer (>10 m) on both nights. Their ascent began after 04:00 h, approximately when the sun rose. Based on the displacement rate of the peak in *A. tamarense* concentrations on the vertical axis, the migration speed of *A. tamarense* was estimated at 1.8 to 2 m h⁻¹. Our results show that only part of the *A. tamarense* population migrated to deep layers. This is visible on the first night, but is even more apparent on the second night when additional subsurface samples were collected (Figure 3-4c). At the end of the afternoon of the second day, 20% of the population which had accumulated at ca. 4 to 6 m during mid-day, migrated back to the surface and stayed there during the night, while 40% descended to the deep layer.

The migratory pattern of *Alexandrium tamarense* described above can best be seen in Figure 3-5 where the temporal changes in cell abundance are presented for different depth intervals. *A. tamarense* cells first concentrated close to the surface in the early morning until 06:00 h (Figure 3-5a). Then, the cells tended to avoid the surface and concentrated in the subsurface layer (Figure 3-5b), and later on in the intermediate layer, with maximum concentrations at around 5 m (Figure 3-5c). In the evening, *A. tamarense* concentrations increased both in the surface and deep layers (Figure 3-5a,d). Cell abundance in the deep layer increased abruptly between 20:00 and 22:00 h, and then suddenly decreased on both nights. This decrease was not accompanied by an increase in cell abundance in shallower layers, suggesting that *A. tamarense* cells probably migrated deeper than the maximum sampling depth (12 and 18 m on the first and second nights, respectively). This hypothesis is supported by the fact that, during the survey, the *A. tamarense* abundance, integrated over the 4 layers, decreased (Figure 3-6), especially during the nights and despite the fact that we increased the maximum depth of our

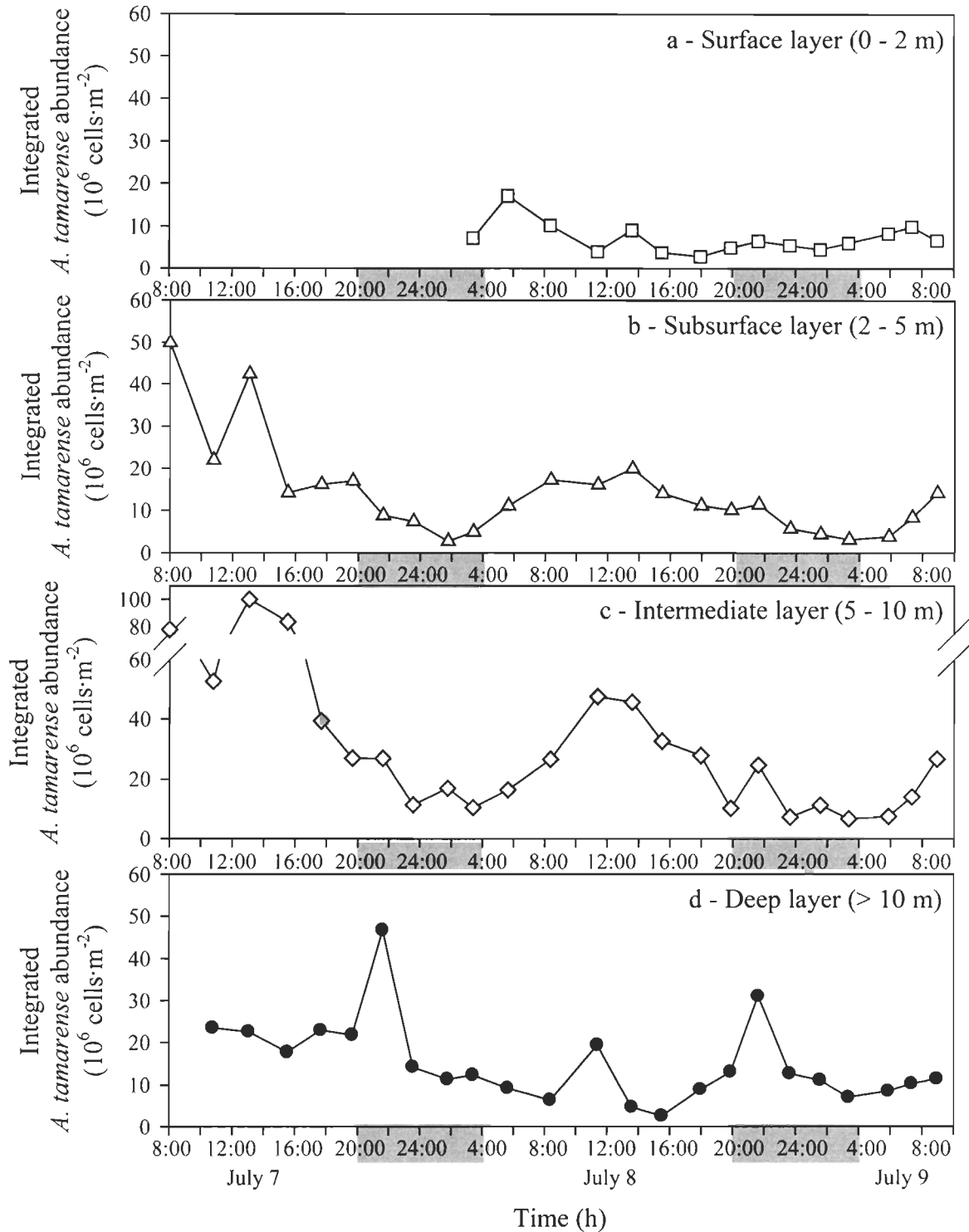


Figure 3-5. *Alexandrium tamarensis*. Temporal evolution of the integrated abundance in (a) the surface layer; (b) the subsurface layer; (c) the intermediate layer; and (d) the deep layer. The grey bars indicate night hours.

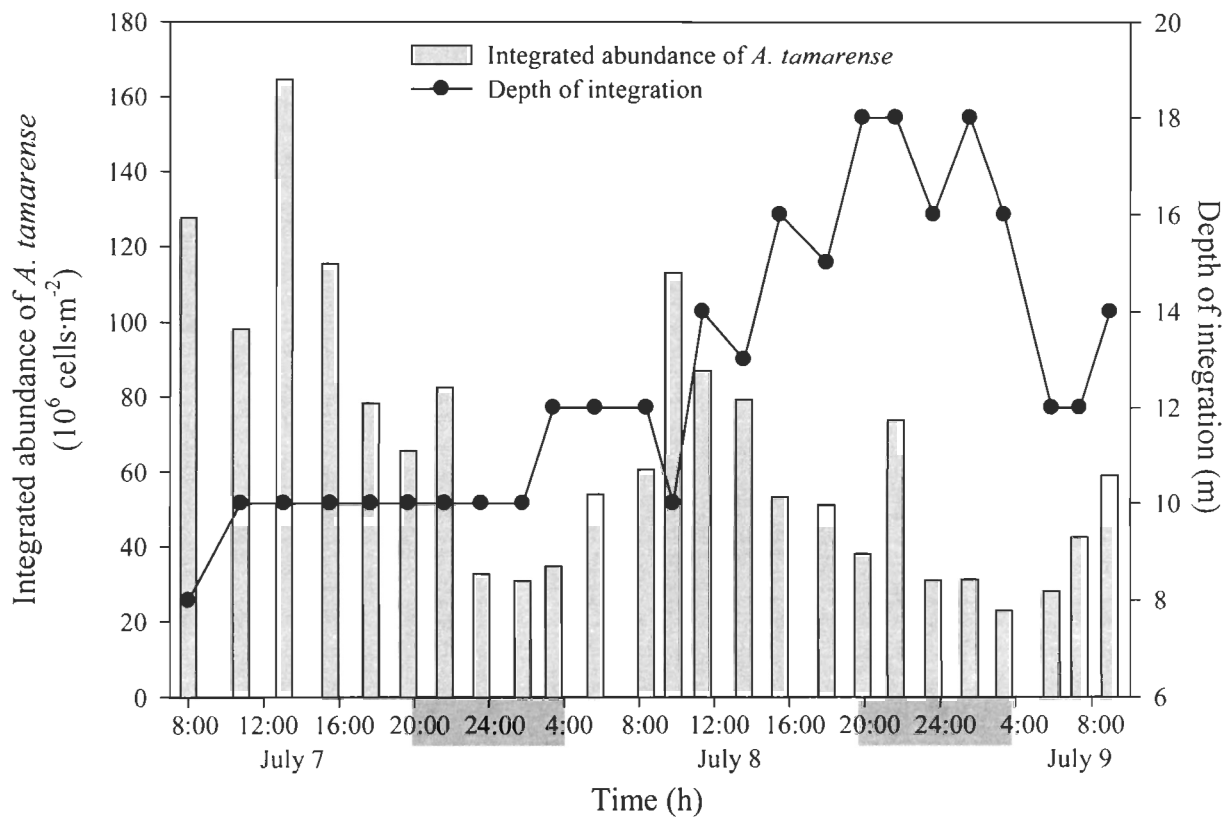


Figure 3-6. *Alexandrium tamarensis*. Temporal variations in the integrated abundance between the surface and 12 to 18 m, and the maximum sampling depth (the depth of integration). The grey bars indicate night hours.

sampling on the second night of the survey. However, we cannot rule out the possibility that thin layers of *A. tamarensis* may have been missed out by our discrete sampling.

The relationship between the depth of the *Alexandrium tamarensis* maximum concentration (first 6 m only) and light intensity for 8 and 9 July is presented in Figure 3-7. Our results show that, on 8 July, the maximum concentration of *A. tamarensis* cells was never exposed to light intensities greater than $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ since the cells gradually descended in the water column as incident light increased (Figure 3-7a,b). The same pattern was observed on 9 July; *A. tamarensis* cells started to migrate downwards when incident light exceeded $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. It is also clear from Figure 3-7 that the almost complete avoidance of the surface layer by *A. tamarensis* cells between 13:30 and 15:30 h on 8 July (Figure 3-4c) corresponded to the period of maximum incident light intensity ($\sim 2000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). The cells also started to move back towards the surface as surface light intensity decreased.

3.3- *Alexandrium tamarensis* growth rate and nutrient addition experiments

Results from the incubation experiments are presented in Figure 3-8 and Table 3-1. The surface water used for the nutrient addition experiment was characterized by relatively high *Alexandrium tamarensis* concentrations ($>1800 \text{ cells l}^{-1}$) and very low nitrate and phosphate concentrations ($0.35 \mu\text{M}$ and $0.18 \mu\text{M}$, respectively; $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-} = 1.9$). *A. tamarensis* net growth rates were very low in the non-amended treatment ($0.08 \pm 0.09 \text{ d}^{-1}$). Phosphate addition significantly stimulated *A. tamarensis* net growth rate ($>0.6 \text{ d}^{-1}$) over a very short burst, while nitrate addition resulted in an increase in the duration of the growth phase (4 d) along with a small, but not statistically significant, stimulation of the net growth rate (0.22 d^{-1} ; Figure 3-8b,c,d and Table 3-1). The nitrate + phosphate addition induced an increase in both the duration of the *A. tamarensis* growth phase (7 d) and in its net growth rate ($>0.3 \text{ d}^{-1}$); however, the growth rate was lower than in the phosphate addition experiment and not significantly different from the control. The evolution of the nutrient concentrations during the experiments (Figure 3-8b,c) indicates that the short duration of the growth phase following phosphate addition could have been due to nitrate limitation (nitrate levels were $<0.2 \mu\text{M}$ when *A. tamarensis* growth stopped),

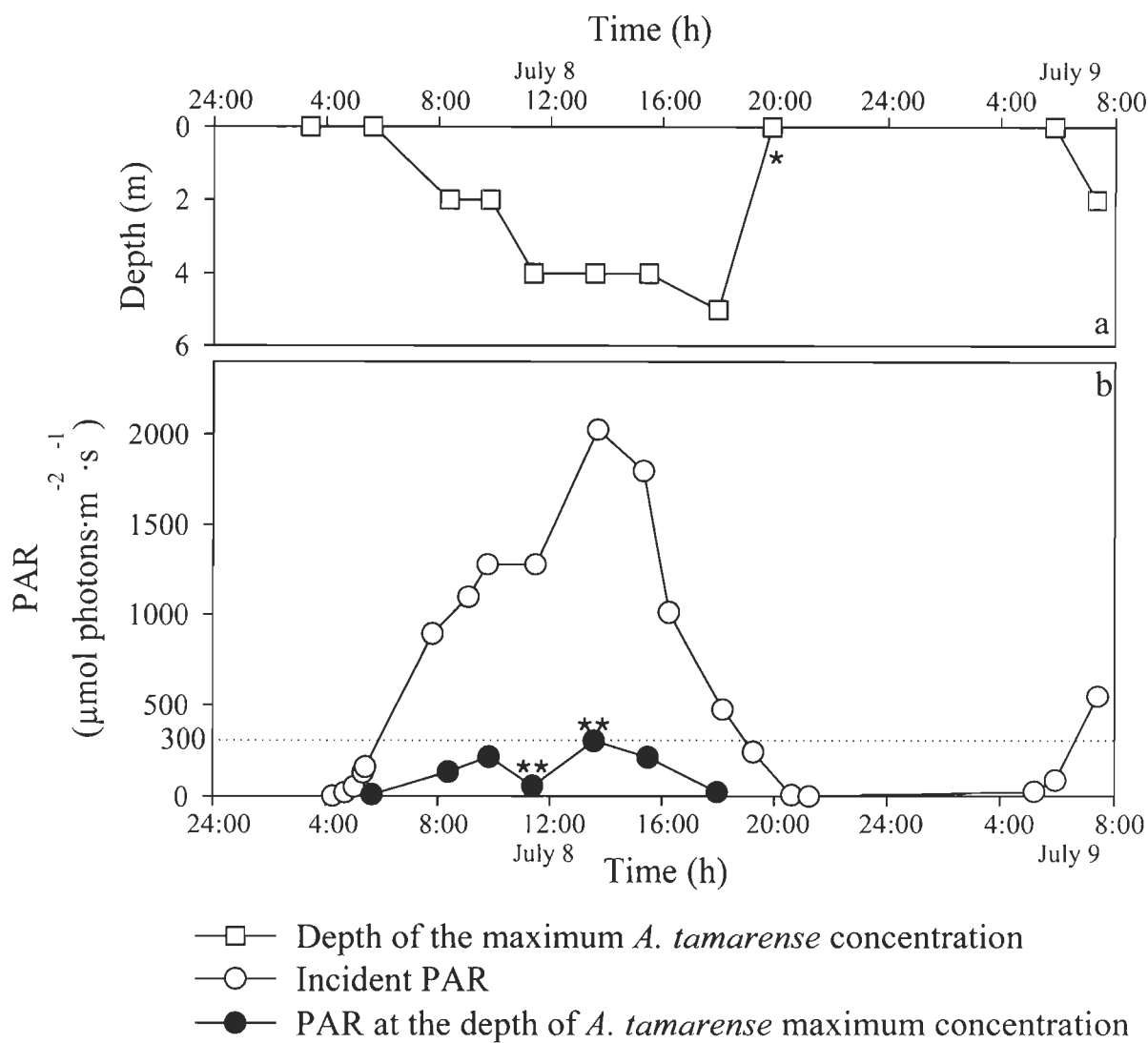


Figure 3-7. *Alexandrium tamarense*. Temporal variations in (a) the depth of the maximum *A. tamarense* concentration and (b) the incident light intensity and the light intensity at the depth of the maximum *A. tamarense* concentration on 8 July and during the morning of 9 July. *Maximum concentration in the surface layer, not considering the deep *A. tamarense* maximum. **These light intensities were estimated using the K_d calculated from the light profiles measured at each of these sampling times, since we had no light measurement at the exact depth of the *A. tamarense* maximum concentration (4 m).

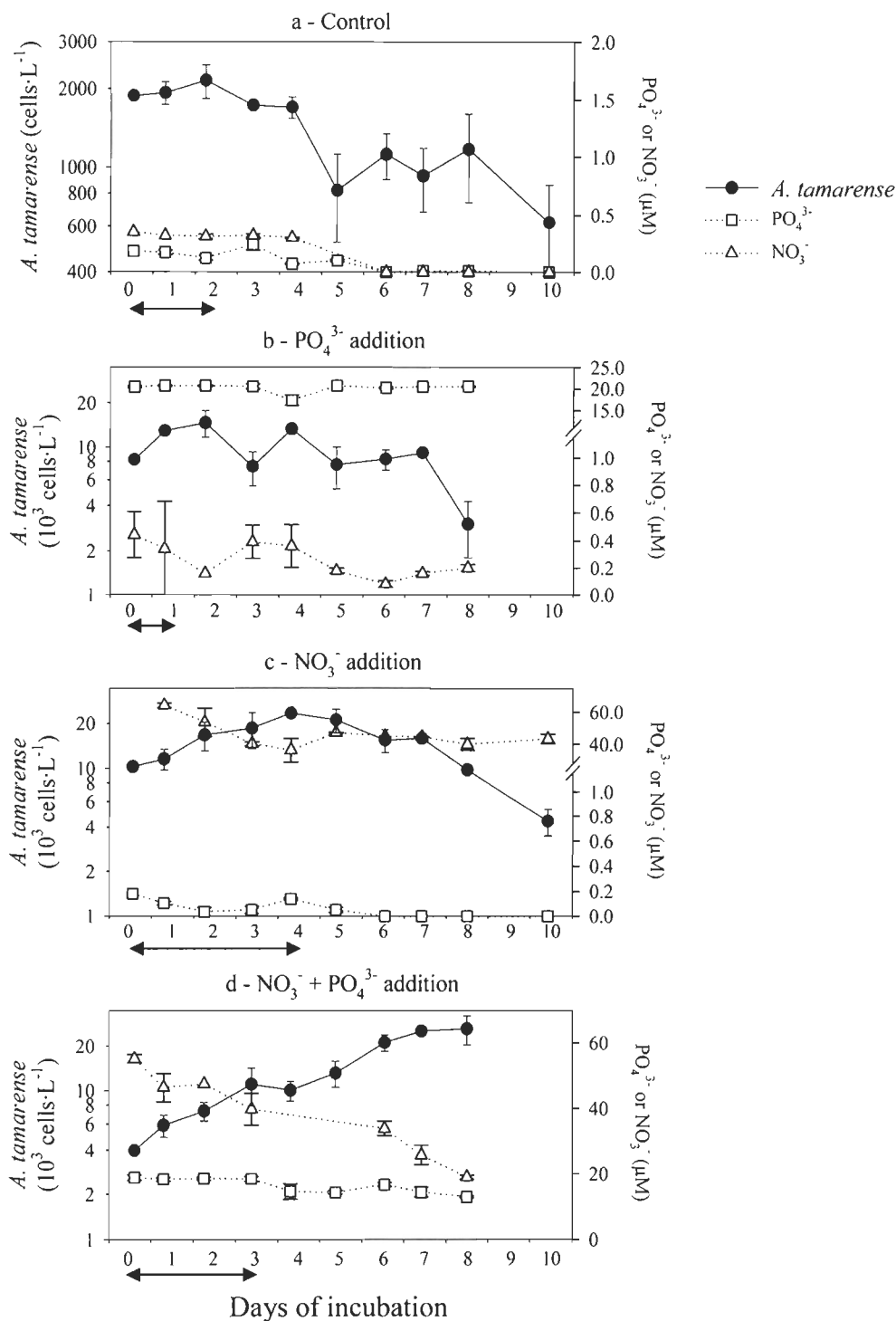


Figure 3-8. *Alexandrium tamarensis*. Temporal variations in abundance of phosphate and nitrate during the nutrient addition experiments for the different treatments: (a) Control; (b) phosphate addition; (c) nitrate addition; and (d) nitrate + phosphate addition. Note the log scale for the y-axis. Arrows indicate the periods during which *A. tamarensis* net growth rates were calculated for each treatment (see Table 3-1).

Table 3-1. *Alexandrium tamarense*. Initial nutrient concentrations, net growth rates and the duration of exponential growth phases during nutrient addition experiments.

Treatment	Initial PO ₄ ³⁻ (μM)	Initial NO ₃ ⁻ (μM)	Net growth rate (mean ± SD) (d ⁻¹)	Maximum growth phase (d)
Control	0.18	0.35	0.08 ± 0.09	2
PO ₄ ³⁻ addition	20.43	0.44	0.64 ± 0.01*	1
NO ₃ ⁻ addition	0.18	64.26 ^a	0.22 ± 0.00	4
NO ₃ ⁻ + PO ₄ ³⁻ addition	18.87	55.10	0.36 ± 0.11	7

^a NO₃⁻ concentration on Day 1, because initial NO₃⁻ concentration on Day 0 was not available

* Significantly different from the control (p < 0.05)

while the termination of *A. tamarens*e growth following nitrate addition could have been due to phosphate limitation (phosphate levels were below the detection limit from Day 6 on). This is supported by the continuous growth observed when nitrate and phosphate were added together (Figure 3-8d). Consequently, during the incubation experiments, phosphate availability appeared to control the *A. tamarens*e growth rate, while nitrate availability controlled the duration of the growth phase and, thus, the biomass yield. This result gives additional support to the hypothesis proposed by Fauchot et al. (2005), which stipulates that *A. tamarens*e growth may be limited by phosphate in the St. Lawrence estuary during red tide events. Combining the 2 data sets (1998 and 2000, see Fauchot et al., 2005), we found a K_s (phosphate concentration at which the *A. tamarens*e growth rate is one half the maximum rate) of 0.26 μM .

4- DISCUSSION

This study presents the first field evidence of the ability of *Alexandrium tamarens*e to perform vertical migrations. Our results confirm the hypothesis of Passow (1991), who stated that vertical migrations of autotrophs can have 2 independent goals: (1) nocturnal migrations between the euphotic zone and deep nitrogen-rich layers to accumulate the necessary nitrogen for growth, and (2) daytime migrations within the euphotic zone to avoid harmful light intensity close to the surface. Here, we discuss the patterns and timing of these daytime and nighttime migrations, the different factors that may control them and their ecological implications for *A. tamarens*e in the St. Lawrence estuary.

4.1- Nocturnal vertical migrations of *Alexandrium tamarens*e to deep nitrate-rich layers

*Alexandrium tamarens*e vertical migrations observed in the St. Lawrence estuary are consistent with migratory patterns previously reported for many dinoflagellates species (Cullen and Horrigan, 1981; Nishitani and Chew, 1984; Olsson and Granéli, 1991; Passow, 1991) and especially with the results obtained during a laboratory experiment with an *A. tamarens*e strain from the St. Lawrence estuary (MacIntyre et al., 1997). *A. tamarens*e cells began their descent

before sunset and they returned to the surface after sunrise as previously observed in the laboratory by MacIntyre et al. (1997).

Laboratory studies have already shown that dark uptake of nitrate can support the growth of several dinoflagellate species: *Gonyaulax polyedra* (Heaney and Eppley, 1981), *Gymnodinium splendens* (Cullen and Horrigan, 1981), *Prorocentrum minimum*, *P. micans*, *Ceratium furca* (Olsson and Granéli, 1991) and an *Alexandrium tamarense* strain from the St. Lawrence estuary (MacIntyre et al., 1997). During the present study, the depth at which *A. tamarense* reached maximum concentrations during the night coincided with the depth of the nitracline. Furthermore, despite a $\text{NO}_3^{2-}:\text{PO}_4^{3-}$ ratio of 1.9 in surface waters, the results of the nutrient addition experiment indicate that the *A. tamarense* growth rate may be phosphate-, not nitrate-limited. These results suggest that *A. tamarense* cells were able to fulfill their nitrogen requirement while migrating to the deep layers during the night. However, in contrast to the raphidophyte *Chattonella antiqua* (Watanabe et al., 1991), the uptake of nitrate and phosphate does not seem to be synchronized in *A. tamarense* cells, maybe because they do not migrate deep enough to reach the phosphacline and/or because they are not capable of dark phosphate uptake. Along with the cell maximum at depth during the night, we also observed a peak concentration of *A. tamarense* in the surface layer. In their laboratory study, MacIntyre et al. (1997) also observed higher cell concentrations at the surface along with a deep maximum during the night under nitrate-depleted conditions. Vertical migrations can be controlled by the nutritional status of dinoflagellate cells (MacIntyre et al., 1997; Kamykowski and Yamazaki, 1997). The persistence of a sub-population close to the surface at night, therefore, suggests that these cells were not nutrient-stressed. In a nitrogen-depleted euphotic layer, this is possible if newly divided *A. tamarense* cells are able to store enough nitrogen at depth during the first night to complete their cell cycle and divide. Collos et al. (2004) found that *A. catenella* could take up enough nitrogen in 2 h to satisfy its growth requirements for 24 h. Cullen and MacIntyre (1998) reported that several phytoplankton species migrate between the nutricline and surface waters with a period of more than 1 d. As a consequence, the periodicity of vertical migration for an *A. tamarense* cell could be of the order of a generation time. Energetically speaking, this strategy would be economic (Kamykovzki and Yamazaki, 1997); however, it may still have a cost since *A.*

tamarensis cells at the surface during the night coexist with potential grazers that migrate to surface waters at night.

Vertical migrations are not only relevant in terms of nutrient sources for *Alexandrium tamarensis* growth, they can also affect the advection of blooms and especially their retention time in the environment where they develop (Anderson and Stolzenbach, 1985). In that respect, the presence of *A. tamarensis* cells at the surface during the night and the maximum depth that the cells reach during their migration are important parameters. During both nights of the survey, *A. tamarensis* cells reached the nitracline at 12 m. The decrease in total integrated *A. tamarensis* abundance during the survey and especially during the night suggests that *A. tamarensis* might have migrated deeper than 12 m. Our estimated swimming speed of *A. tamarensis* cells of ca. 2 m h⁻¹ is in agreement with previous estimates for *Gonyaulax polyedra* and *Ceratium furca* (Heaney and Eppley, 1981), and *Gonyaulax catenata* (Passow, 1991). Considering a migration speed of 2 m h⁻¹ over 15 h, we calculated that *A. tamarensis* cells could reach a depth of 15 to 20 m in 1 night. This must be taken into account when trying to understand the influence of advection on bloom development in the St. Lawrence estuary. Given the estuarine circulation prevailing in this system, phytoplanktonic species which are able to migrate and, therefore, to spend part of the day in deeper layers could be less affected by the flushing of surface waters out of the estuary. We, therefore, hypothesize that the migration of *A. tamarensis* cells to deep layers during several hours of the day might increase the residence time of the blooms in the estuary.

4.2- Daytime vertical migrations: avoidance of high light intensities

In addition to nocturnal migrations to deep nitrate pools, we observed a downward movement of *Alexandrium tamarensis* cells from the surface layer into the subsurface and intermediate layers in the late morning and in the afternoon. *A. tamarensis* cells aggregated close to the surface only when incident light intensity was lower than 300 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Above this threshold, the cells formed a subsurface maximum at a depth where light intensity was around 300 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ or lower. *A. tamarensis* seems, therefore, to actively avoid light intensities higher than a specific threshold. This behavior has already been described for several

dinoflagellate species (Cullen and Horrigan, 1981; Heaney and Eppley, 1981; Passow, 1991). However, in the laboratory study of MacIntyre et al. (1997), *A. tamarensis* strain Pr18b from the St. Lawrence estuary always aggregated close to the surface during the day. This discrepancy is probably due to the relatively low irradiance used during their experiment ($390 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at the surface). The value of $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ is comparable to the light intensities at which *Gonyaulax catenata* ($100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Passow, 1991), *Gonyaulax polyedra* ($150 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Heaney and Eppley, 1981) and *Gymnodinium splendens* ($250 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Cullen and Horrigan, 1981) have been reported to accumulate. Cullen and Horrigan (1981) found that this threshold corresponded to the saturating light intensity for *G. splendens* photosynthesis. This suggests that the saturating light intensity for *A. tamarensis* photosynthesis in the St. Lawrence estuary during our study was ca. $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. This is in agreement with the laboratory study of Parkhill and Cembella (1999) where the maximum growth rate of *A. tamarensis* clone Pr18b (isolated from the lower St. Lawrence estuary) was recorded at a light intensity of $230 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, while some growth inhibition was possible at $470 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Overall, these results show that *A. tamarensis* in the St. Lawrence estuary adjusts to daily fluctuations in light intensity using its motile capacity. This strategy may allow *A. tamarensis* cells to optimize their growth since the energetic cost of swimming is low (Richardson et al., 1983) and vertical migrations dispense the cells from developing physiological adaptations to high irradiance levels (Passow, 1991; Cullen and MacIntyre, 1998). Our results also confirm that dinoflagellates are not strictly positive or negative phototactic organisms, but that phototaxis may depend on the time of day and light intensity (Blasco, 1978).

4.3- Nutrient control of *Alexandrium tamarensis* growth rate

The results from the nutrient addition experiment show that the *Alexandrium tamarensis* growth rate in the St. Lawrence estuary may be limited by phosphate as hypothesized by Fauchot et al. (2005). The low $\text{NO}_3^-:\text{PO}_4^{3-}$ ratio in surface waters, the observations of vertical migrations to deep layers during the night and the high affinity of *A. tamarensis* for phosphate confirm the

hypothesis that the ability of *A. tamarensis* to reach deep nitrate pools pushes this species towards phosphate limitation in the St. Lawrence estuary. Adding nitrate + phosphate led to a weaker (not significant) stimulation of the *A. tamarensis* net growth rate than adding only phosphate. In the St. Lawrence estuary, *A. tamarensis* cells are probably adapted to taking up nitrate in the dark at night, and phosphate during the day. The difference in net growth rate between the phosphate and nitrate + phosphate addition experiments may result from the necessary adaptation of cellular metabolism to the sudden and simultaneous availability of nitrate and phosphate in the light. As previously hypothesized by Fauchot et al. (2005), our results suggest that the growth rate of *A. tamarensis* in the St. Lawrence estuary is controlled by phosphate availability, while the biomass reached during a bloom depends on nitrate availability and on the cells ability to perform vertical migrations.

The K_s of 0.26 μM calculated from *Alexandrium tamarensis* growth rate data from this study and another study in 1998 (Fauchot et al. 2005) is lower than the K_s values of 1 and 1.68 μM reported for 2 other *A. tamarensis* strains (Frangópulos et al., 2004). This apparent high affinity for phosphate exhibited by *A. tamarensis* in the St. Lawrence estuary could represent an adaptation to the low-phosphate concentrations encountered in surface waters where the cells develop and to the ability of *A. tamarensis* to use deep nitrogen pools.

5- CONCLUSION

Our results show that *Alexandrium tamarensis* cells perform vertical migrations in the St. Lawrence estuary. This ability may give them an advantage over other phytoplankton species since nocturnal migrations to the nitracline may allow *A. tamarensis* cells to fulfill their nitrogen requirements even when nitrate is exhausted in surface waters. Furthermore, during the day, *A. tamarensis* cells can avoid harmful light intensities close to the surface by migrating and concentrating at the depth of their optimal light intensity. However, the ability of *A. tamarensis* to reach deep nitrate pools pushes this species towards phosphate limitation. Consequently, during an *A. tamarensis* bloom in the St. Lawrence estuary, the growth rate is apparently controlled by phosphate availability in surface waters, but the maximum biomass achieved depends on nitrate

availability, and thus partly on the ability of *A. tamarensis* to perform vertical migrations. The dependence of *A. tamarensis* growth on vertical migration provides a new explanation for the well-known sensitivity of this organism to vertical mixing. Previous studies already suggested that wind-induced mixing can have a directly damaging effect on cellular growth (White, 1976; Juhl et al., 2001; Fauchot et al., 2005). Our results show that, in addition, mixing could negatively influence the development of *A. tamarensis* blooms in the St. Lawrence estuary by preventing the cells from aggregating at the depth of their optimal light intensity and accessing the deep nitrate pool at night. This may partially explain the negative relationship observed between *A. tamarensis* abundance, growth rate and wind speed observed in the St. Lawrence estuary (Weise et al., 2002; Fauchot et al., 2005).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the crew of the C.C.G.S. Martha L. Black; J.-Y. Couture, R. Desmarais, A. Gagné, K. Picard, R. Gagnon, R. Pigeon and A. M. Weise for field and laboratory assistance; M.-L. Dubé for nutrient analyses; J.-Y. Couture, S. Lessard and L. Bérard-Therriault for *Alexandrium tamarensis* enumeration and B. Gouteux for help with the statistical analyses. J.F. received a postgraduate fellowship from the Institut des Sciences de la Mer (Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada). This study was conducted within the CLIVHAB project (Climate Variability and Harmful Algal Blooms) supported by the Science Strategic Fund of Fisheries and Oceans Canada and the Government of Canada's Climate Change Action Fund. The project also benefited from NSERC grants to M.L. and S.R.

CHAPITRE 4

IMPORTANCE OF WIND-DRIVEN RIVER PLUME DYNAMICS FOR THE DEVELOPMENT OF TOXIC *ALEXANDRIUM TAMARENSE* BLOOMS IN THE LOWER ST. LAWRENCE ESTUARY (CANADA): A MODELING STUDY

Juliette Fauchot, François J. Saucier, Maurice Levasseur, Suzanne Roy and Bruno Zakardjian

ABSTRACT

In the lower St. Lawrence estuary (LSLE, eastern Canada), blooms of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* are a recurrent phenomenon, resulting in paralytic shellfish poisoning outbreaks every summer. A first coupled physical-biological model of *A. tamarense* blooms was developed for the LSLE. The objective of this work was to study the interactions between *A. tamarense* cyst germination, cellular growth and water circulation and to identify the effects of physical processes on the accumulation and transport of *A. tamarense* populations. The simulated summer (1998) was characterized by an *A. tamarense* red tide with concentrations reaching $2.3 \cdot 10^6$ cells·L⁻¹ along the south shore of the LSLE. The biological model was built with previously observed *A. tamarense* cyst distribution, cyst germination rate and timing, and *A. tamarense* growth limitation by temperature and salinity. The coupled model successfully reproduces the observed timing of the *A. tamarense* bloom, its coincidence with the combined plume from the Manicouagan and Aux-Outardes (M-O) rivers on the north shore of the estuary and the temporal variations in the north-south gradients in cell concentrations. The simulation results reveal that the interaction between cyst germination and the estuarine circulation generates a preferential inoculation of the surface waters of the M-O river plume with newly germinated cells which could partly explain the coincidence of the blooms with the freshwater plume. Furthermore, the results suggest that the spatio-temporal evolution of the bloom is dominated by alternating periods of retention and advection of the M-O plume: east or north-east winds favour the retention of the plume close to the north shore while west or north-west winds result in its

advection toward the south shore. The response of the simulated freshwater plume to fluctuating wind forcing controls the delivery of the *A. tamarensis* bloom from the northern part of the estuary to the south shore. In addition, our results suggest that a long residence time of the M-O plume and associated *A. tamarensis* population in the LSLE during the summer 1998 have contributed to the development of the red tide. We thus hypothesize that the wind-driven dynamics of the M-O plume could partly determine the success of *A. tamarensis* blooms in the LSLE by influencing the residence time of the blooms and the water column stability, which in turn affects *A. tamarensis* vertical migrations and growth.

1- INTRODUCTION

Harmful algal blooms represent a serious and widespread threat to marine ecosystems, fisheries resources and human health. There is, therefore, a need to better understand the population dynamics of the responsible species and to develop our capability to predict and manage these harmful blooms. Following that goal, several studies have attempted to identify and integrate the ecological and oceanographic factors and, more specifically, the physical–biological interactions, influencing the development of these blooms.

In the lower St. Lawrence estuary (LSLE, eastern Canada), blooms of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* are a recurrent phenomenon, causing major outbreaks of paralytic shellfish poisoning (Blasco et al., 2003). Since the 80's, several studies were conducted to describe the development and the distribution of *A. tamarense* blooms in the LSLE and to understand the influence of environmental factors on bloom dynamics (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989; Larocque and Cembella, 1990; Levasseur et al., 1995; Blasco et al., 2003; Fauchot et al., 2005a; Gagnon et al., 2005; Fauchot et al., 2005b). *A. tamarense* presents a complex life cycle with a dormant phase in the sediments and a vegetative phase in the water column. During blooms, *A. tamarense* produces resting cysts which sediment to the bottom as part of its sexual life cycle. After a period of dormancy, these cysts germinate into vegetative cells that migrate to surface waters and can potentially initiate a new bloom. Cembella et al. (1988b) and Turgeon et al. (1990) reported that *A. tamarense* cysts were present in the sediments along the north and south coasts of the LSLE. The factors controlling encystment remain largely unknown for this region. However, Perez et al. (1998) showed that, in the LSLE, *A. tamarense* excystment is not affected by temperature or light and that the germination rate is constant (around 20 %), except for a strong increase in germination in late summer/early fall. Some studies have reported the coincidence of *Alexandrium* blooms with freshwater plumes (Franks and Anderson, 1992; Anderson et al., 2005). In the LSLE, *A. tamarense* blooms are especially associated with the combined plume from the Manicouagan and Aux-Outardes (M-O) rivers on the north shore of the estuary (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989). The cause for the presence of *A. tamarense* in the M-O freshwater plume has not yet been identified,

although a positive effect of stratification is suspected (Therriault et al., 1985; Cembella and Therriault, 1989). Recently, Fauchot et al. (2005a) reported that, during an *A. tamarensis* red tide in the LSLE, growth occurred only at a salinity below 24.5. Laboratory and field measurements in the LSLE demonstrated that growth rates of *A. tamarensis* varied between 0.2 and 0.55 day⁻¹ (Levasseur et al., 1995; MacIntyre et al., 1997; Parkhill and Cembella, 1999; Fauchot et al., 2005a). Information on the influence of physical-biological interactions on the development of *A. tamarensis* blooms is however still lacking.

The lower St. Lawrence estuary is a large-scale estuary (30 to 50 km wide) and its major bathymetric feature is the Laurentian channel with depths exceeding 300 m (e.g., Ingram and El-Sabh, 1990). The mesoscale water circulation, strongly influenced by Coriolis effects, is complex and exhibits important spatial and temporal variability (e.g., Ingram and El-Sabh, 1990; Vézina et al., 1995). Some deviations from a classic estuarine circulation pattern have been reported and associated to the dynamics of wide straits (e.g., Ingram and El-Sabh, 1990; Koutitonsky et al., 1990): e.g. cross-channel currents and fresh waters flowing seaward along the north shore. In April-May, the freshwater runoff induces a large decrease in the mean surface salinity of the estuary and the establishment of a strong stratification that persists until fall (Therriault and Levasseur, 1986). During summer, a preponderant circulation feature that influences the spatial distribution of phytoplankton in the LSLE is the M-O freshwater plume (Therriault and Levasseur, 1985; Therriault and Levasseur, 1986). The LSLE is, therefore, a dynamic system and physical processes and their interactions with the ecology of *A. tamarensis* must be taken into account to understand the development and distribution of *A. tamarensis* blooms.

To achieve this objective, we developed a first biological model of *A. tamarensis* bloom coupled to the three-dimensional circulation model for the estuary and the gulf of St. Lawrence of Saucier et al. (2003). The biological model includes *A. tamarensis* cyst distribution (Cembella et al., 1988b; Turgeon et al., 1990), cyst germination rate and timing (Perez et al., 1998), and *A. tamarensis* growth limitation by temperature and salinity (Prakash, 1967; Fauchot et al., 2005a). Due to the paucity of information on loss processes (grazing, encystment, mortality), this first version of the model was used mostly to study of the initiation and development phases of the

bloom. The simulated summer (1998) was characterized by an *A. tamarensis* red tide with cell concentrations reaching $2.3 \cdot 10^6$ cells·L⁻¹ along the south shore of the LSLE. An important field study was conducted during that summer to determine the spatial distribution of the red tide in the estuary and to identify the environmental factors controlling *A. tamarensis* growth rate (Fauchot et al., 2005a).

The objective of this work was to study the interactions between *A. tamarensis* cyst germination, cellular growth and water circulation, and to identify the effects of physical processes on the accumulation and transport of *A. tamarensis* populations during the initiation and development of the red tide of July 1998 in the LSLE. We tested more closely three hypotheses: 1) cysts in the sediments along the north shore within the zone influenced by the M-O plume represent the major cyst reservoir for the initiation of *A. tamarensis* blooms in the estuary (Cembella et al., 1988a; Turgeon et al., 1990), 2) the coincidence of the blooms with the M-O freshwater plume may be linked to an inhibition of *A. tamarensis* growth at high salinity (Fauchot et al., 2005a), and 3) the blooms observed on the south shore develop first on the north shore and are advected to the south shore within the M-O plume (Larocque and Cembella, 1990; Turgeon et al., 1990). The simulation results were compared to the observed spatial and temporal evolution of the red tide in the LSLE during the summer 1998.

2- MATERIAL AND METHODS

2.1- The three-dimensional circulation model

A detailed description of the coastal sea ice-ocean coupled model is presented in Saucier et al. (2003, 2004). The model domain covers the estuary and the gulf of St. Lawrence bounded by Cabot Strait, the Strait of Belle-Isle, and the upper limit of the tidal influence near Ile d'Orleans (Figure 4-1). The ocean model solves the

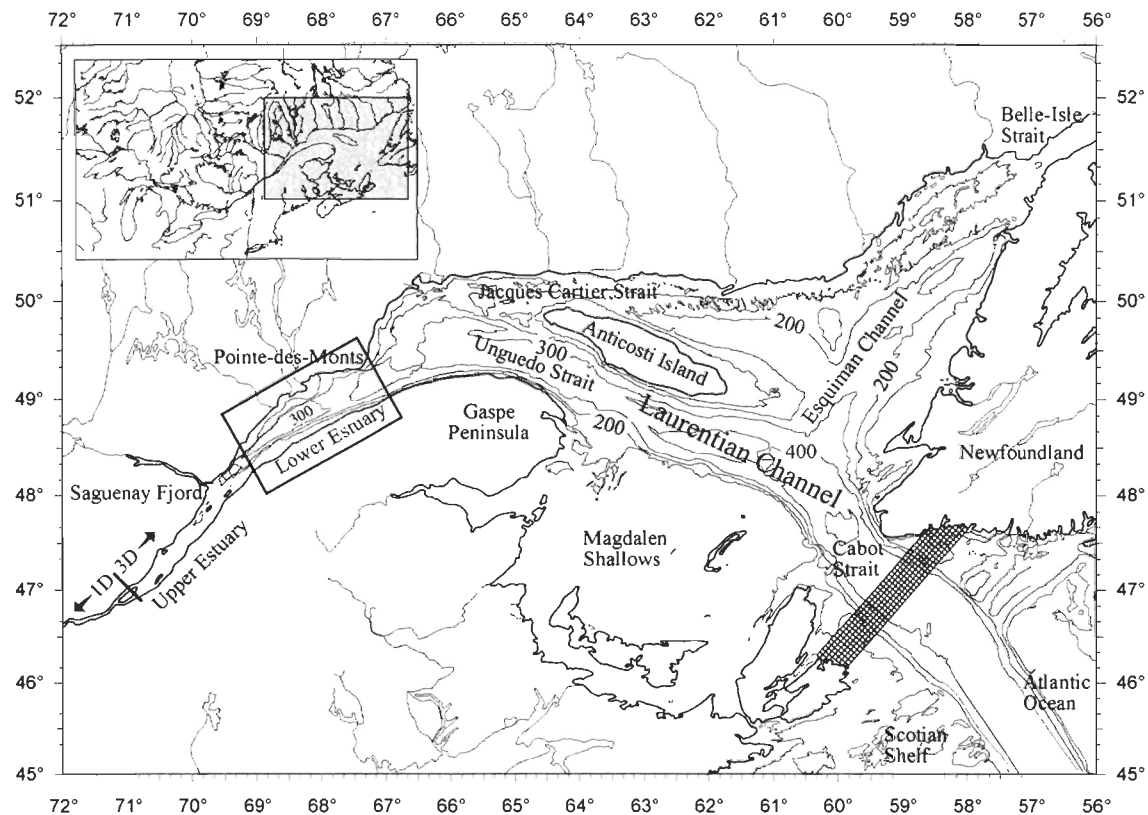


Figure 4-1. Map of the estuary and the gulf of St. Lawrence showing the model domain and the sub-region of the lower St. Lawrence estuary concerned by the present study. A small sub-area of the 5-km grid is shown along the Cabot Strait boundary. Modified from Saucier et al. (2003).

hydrostatic shallow water equations with a finite difference scheme, and incorporates a level 2.5 turbulent closure scheme. A dynamic (Hunke and Dukowicz, 1997) and two layer thermodynamic (Semtner, 1976) sea ice model is coupled with the ocean model. Bulk aerodynamic exchange formulae govern the heat fluxes between the ocean, sea ice and atmosphere. The grid resolution is 5 km on the horizontal and ranges from 5 to 20 m in the vertical, with free surface and bottom layers adjusted to topography. The model is deterministic only and tracer conserving, driven by detailed atmospheric forcings (3-hourly winds, short and long wave radiation, precipitation), daily river runoffs from the St. Lawrence river and the 28 most important tributaries, hourly water levels (co-oscillating tides), and climatological mean temperature and salinity profiles at the Strait of Belle-Isle and Cabot Strait. Simulations for 1996-1997 (Saucier et al., 2003) and subsequent years until 2003 (Smith et al., submitted to JGR) have been successfully compared to observed temperature and salinity, sea ice cover, water levels, and past analyses of transport in the lower estuary and gulf. Initial temperature and salinity conditions are provided from a synoptic survey carried during November 1997.

2.2- The biological model of *A. tamarensis* bloom development

The simulation with the biological model coupled to the three-dimensional circulation model was run from 1st December 1997 to 30 August 1998, although cyst germination in the biological model only begins on 1st April. The study area is the LSLE, from Pointe-au-Boisvert to Pointe des Monts (Figure 4-1). The germination was implicitly simulated by adding germinated cells in the deepest layer of the model at each time step. This input of newly germinated cells was calculated from the observed cyst distribution previously reported (Cembella et al., 1988b; Turgeon et al., 1990) and from laboratory measurements of germination rate (Perez et al., 1998). As reported by Perez et al. (1998), the germination rate used for the calculation was constant during the simulation period (20 % per month from April to August). The newly germinated cells swim upward at $1\text{m}\cdot\text{h}^{-1}$ until they reach the surface layer of the model (0-5 m). During the simulation, newly germinated cells become vegetative cells once they reach the surface layer. These vegetative cells (modeled as passive Eulerian tracers) grow only in the first three layers of the model (0-15 m depth range). The growth rate is dependent on water temperature and salinity.

The circulation model tends to generate temperatures and salinities slightly higher and lower, respectively, than in situ during the studied period. To take into account these differences, the temperature and salinity thresholds for the limitation of *A. tamarensis* growth in the biological model were adjusted as follow: plus 2 °C for the temperature threshold and minus 2 for the salinity threshold. Below a temperature of 9°C (7 °C in Prakash, 1967) and above a salinity of 22.5 (24.5 according to Fauchot et al., 2005a), the growth rate of the vegetative cells in the first three layers of the model is inhibited and their mortality rate is set at 0.05 day⁻¹. Above a temperature of 9°C and below a salinity of 22.5, the growth rate is 0.3 day⁻¹, according to growth rates previously measured in the laboratory and in the field for *A. tamarensis* strains from the St. Lawrence estuary (Levasseur et al., 1995; MacIntyre et al., 1997; Parkhill and Cembella, 1999; Fauchot et al., 2005a), and the mortality rate is null. The results presented here are daily averaged model outputs.

2.3- Observations at coastal monitoring stations and surveys in the LSLE during the summer 1998

The *A. tamarensis* bloom was followed at two coastal monitoring stations in the LSLE during the summer 1998: Baie-Comeau on the north shore and Sainte-Flavie on the south shore. Surface water samples were collected with a bucket once a week. The sampling took place at high tide and during daylight hours (see Blasco et al., 2003 for details on the monitoring program). On each sampling day, water temperature and salinity were measured and water samples were collected for *A. tamarensis* enumeration. When the *A. tamarensis* bloom was detected at the monitoring station of Sainte-Flavie, the sampling frequency was increased from weekly to daily.

At the peak of the observed *A. tamarensis* bloom, on 8 and 9 July 1998, additional stations were sampled by helicopter. Surface water samples were collected using a Niskin bottle. Another helicopter survey was conducted on July 12. At each station, surface water temperature and salinity were measured and water samples were taken for *A. tamarensis* enumeration. Finally,

sampling along a south-north transect across the estuary was conducted on July 13 on the C.C.G.S. Martha L. Black. During this cruise, water samples were collected for the determination of *A. tamarensis* enumeration at 2 m using a rosette equipped with Niskin bottles. A detailed description of the sampling, the measurements of salinity and temperature and *A. tamarensis* enumeration during the summer 1998 is presented in Fauchot et al. (2005a).

3- RESULTS

3.1- Influence of the interaction between cyst germination and the estuarine circulation on the simulated inoculation of surface waters with *A. tamarensis* vegetative cells

The biological model simulation begins on 1st April with *A. tamarensis* cyst germination. However, due to temperature limitation of growth (temperature < 9°C), *A. tamarensis* cells do not grow until 13 May. The condition generated by the coupled model when germination takes place, but no cellular growth occurs, can be considered as the period of initiation of the bloom, in contrast with the development period when growth takes place. This initiation period is illustrated in Figure 4-2. The interaction between cyst germination and the estuarine circulation during the simulation generates a higher, and almost exclusive, inoculation of the surface waters along the north shore (Figure 4-2d). Very few cells are found on the south shore, even if cyst concentrations and the germination rate in the biological model are similar along both shores of the estuary. The simulated preferential inoculation along the north shore takes place especially in the region of the combined freshwater plumes of the Manicouagan and Aux-Outardes (M-O) river system (Figure 4-2 b and d).

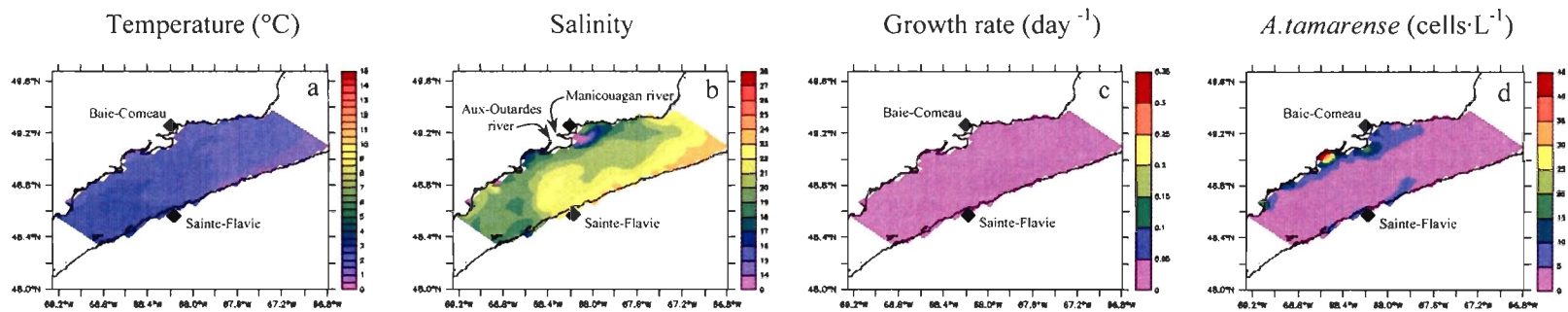


Figure 4-2. Simulated daily mean temperature (a), salinity (b), *A. tamarensis* growth rate (c) and cell concentration (d) in the surface layer of the model (0-5 m) during the initiation of the bloom, on 15 April 1998. The location of the Manicouagan and Aux-Outardes rivers is indicated in b.

3.2- Influence of the simulated Manicouagan and Aux-Outardes (M-O) freshwater plume dynamics on the generated *A. tamarensis* bloom

From 13 May on, the simulated warming of the surface water allows the growth of *A. tamarensis* vegetative cells (Figure 4-3c). Due to growth rate limitation by salinity, the simulated *A. tamarensis* growth is restricted to freshwater plumes, especially to the M-O plume (Figure 4-3 d and e). The model generates an *A. tamarensis* bloom which develops mainly in this plume (Figure 4-3f). The results of the simulation reveal a succession of periods of retention and periods of advection of the M-O plume during the summer 1998. During simulated periods of retention, the plume remains close to the north shore (e.g. 25 May and 20 June, Figure 4-3d). In contrast, during simulated periods of advection, the surface waters of the freshwater plume extend toward the south shore (e.g. 30 May and 25 June, Figure 4-3d). The simulation results show that the distribution of *A. tamarensis* cells is closely associated with the dynamics of the M-O plume: during periods of advection, the cells are transported toward the south shore with the freshwater plume (Figure 4-3f). This process is clearly illustrated by the vertical profiles of simulated temperature, salinity and *A. tamarensis* cell concentrations presented in Figure 4-4. During the period of retention (Figure 4-4 a to c), the simulated bloom develops in and is almost completely restricted to the freshwater plume close to the north shore. Then, during the period of advection (Figure 4-4 d to f), the M-O plume thins while extending to the south and the *A. tamarensis* patch spreads toward the south shore with the plume. The spatio-temporal distribution of the *A. tamarensis* bloom generated by the coupled model is therefore tightly dependent on the dynamics of the M-O freshwater plume which, in turn, is characterized by a succession of periods of retention close to the north shore and advection toward the south. The variations in the north-south extent of the M-O plume simulated by the model are mainly the result of wind stresses on the circulation of surface waters in the LSLE. Under easterly or north-easterly winds (Figure 4-3a, 25 May and 20 June), the model generates upstream currents in the surface layer of the northern part of the estuary (Figure 4-3b), resulting in the retention of the M-O freshwater plume close to the north shore. Under westerly or north-westerly winds (Figure 4-3a, 30 May and 25 June), the model generates downstream and southward cross-channel surface currents (Figure 4-3b), resulting in the advection of the M-O plume toward the south shore. The delivery to the

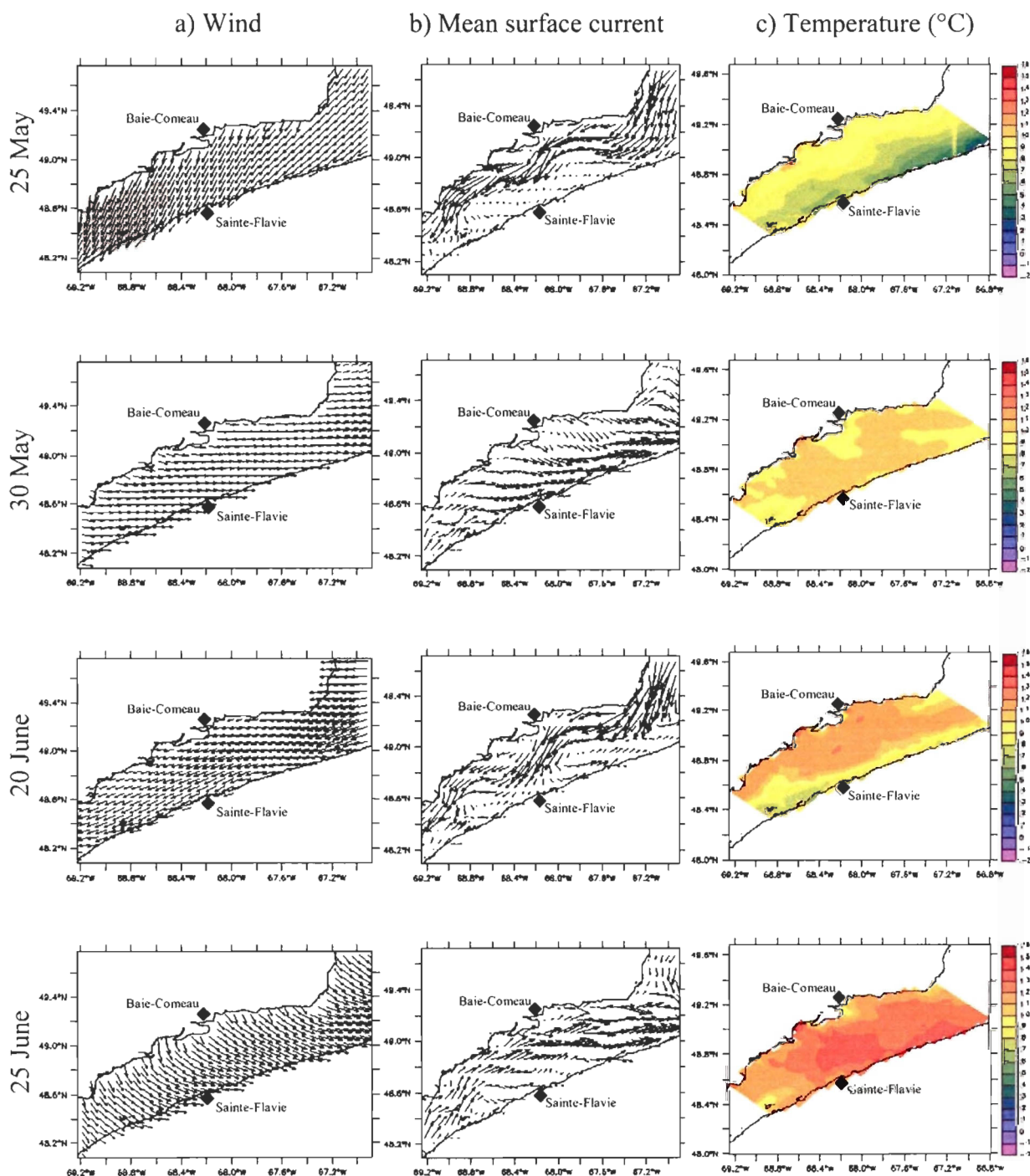


Figure 4-3. Daily mean wind (a), simulated currents (b), temperature (c), salinity (d), *A. tamarensis* growth rate (e) and cell concentration (f) in the surface layer of the model (0-5 m), during two episodes of retention (25 May and 20 June) and advection (30 May and 25 June) of the M-O freshwater plume. The location of the transect illustrated in Figure 4-4 is indicated in f.

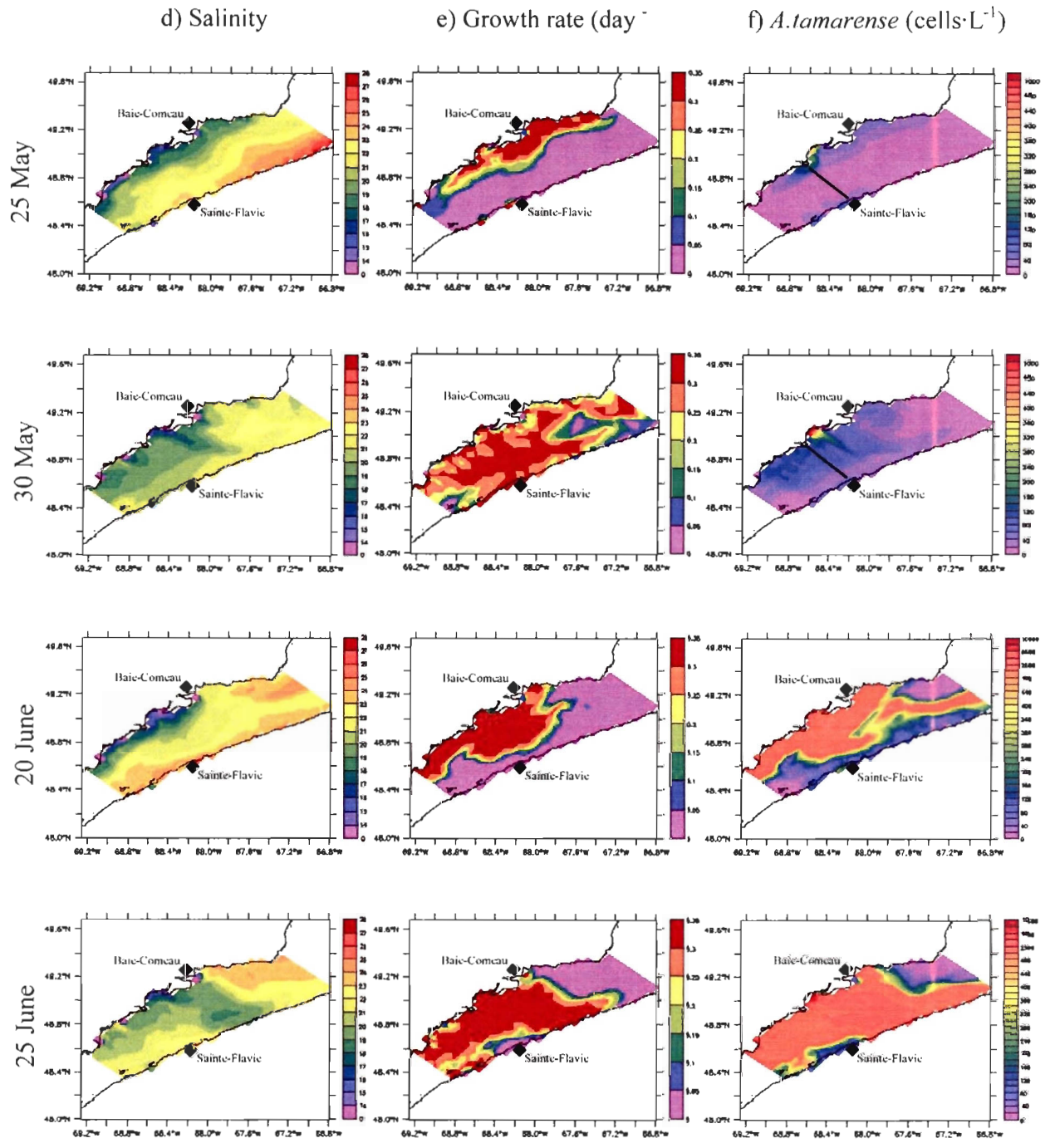


Figure 4-3. (continued)

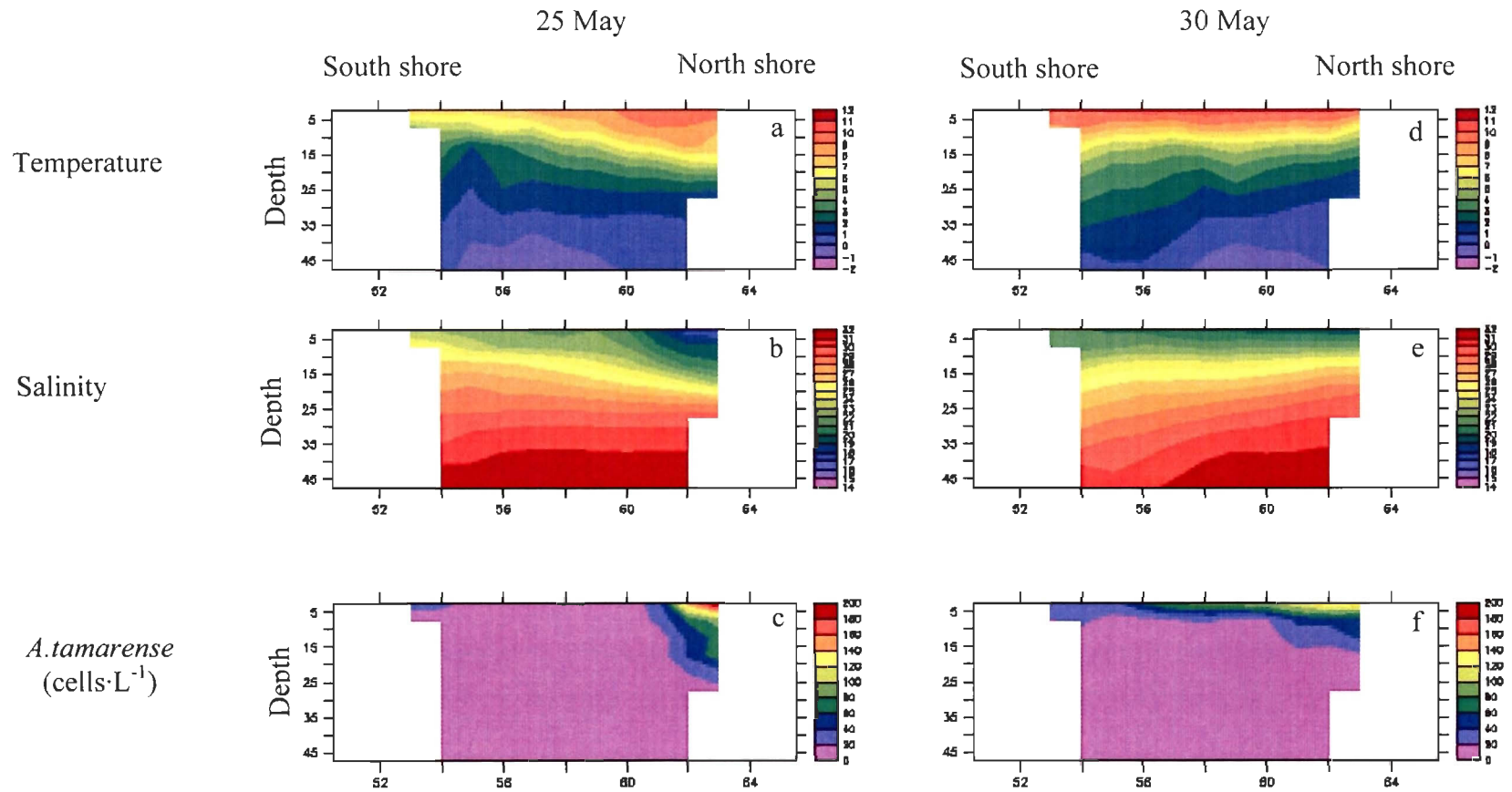


Figure 4-4. Vertical profiles of simulated daily mean temperature (a and d), salinity (b and e) and *A. tamarensis* cell concentration (c and f) on 25 May (episode of retention) and 30 May (episode of advection toward the south shore). The location of the transect is indicated in Figure 4-3.

south shore of the simulated bloom appears to depend, therefore, on the wind-driven retention-advection cycles of the M-O plume. Furthermore, it is worth noting that, before the detection of the red tide on the south shore in 1998 (from 1st May to 6 July), the total duration of the simulated retention periods (35 days) was slightly superior to the duration of the advection periods (32 days).

3.3- Importance of the simulated salinity limitation of *A. tamarensis* growth

The results of the simulation confirm previous field observations showing that *A. tamarensis* blooms are tightly associated with the M-O freshwater plume. In the biological model, the growth rate of *A. tamarensis* vegetative cells is limited by salinity so that cells grow almost only in the freshwater plume (Figure 4-5 b and d). In order to determine if the association between *A. tamarensis* blooms and the M-O freshwater plume resulted from growth rate limitation at high salinity, a simulation was run where *A. tamarensis* growth rate was only limited by temperature (no salinity constraint on growth). For that run, cell growth rate was thus not restricted to the freshwater plume (Figure 4-5 f). It is clear from Figure 4-5 that the simulated association between the *A. tamarensis* bloom and the freshwater plume does not result from the salinity limitation of growth since the simulated spatial distribution of the bloom was similar with or without this limitation, although *A. tamarensis* concentrations were different (Figure 4-5 c and e).

3.4- Comparison with the observations

In Figure 4-6, we compare the timing of the retention-advection cycles of the M-O freshwater plume determined from the simulation results with the *A. tamarensis* concentrations measured at two monitoring stations during the summer 1998, one on the north shore (Baie-Comeau) and one on the south shore (Sainte-Flavie, see Figure 4-3 for the location of these stations) and, also, with observed salinity at Sainte-Flavie. Observed increases in *A. tamarensis* abundance at the north shore station always occurred during simulated periods of retention of the freshwater plume, while observed increases in *A. tamarensis* abundance at the south shore station

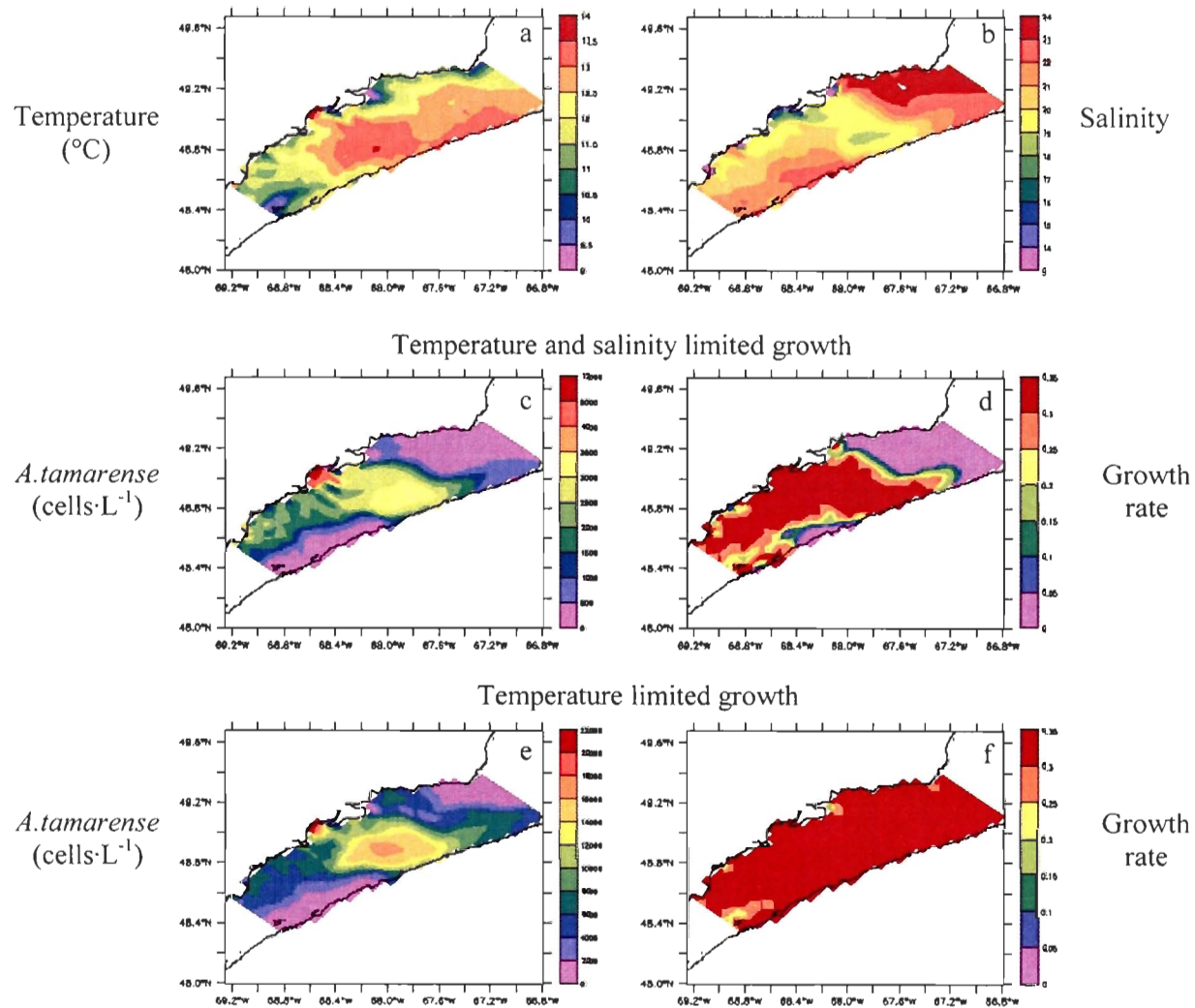


Figure 4-5. Simulated daily mean temperature (a) and salinity (b), *A. tamarensis* cell concentration (c and e) and growth rate (d and f) in the surface layer of the model (0-5 m) on 25 June, with and without the salinity limitation of growth.

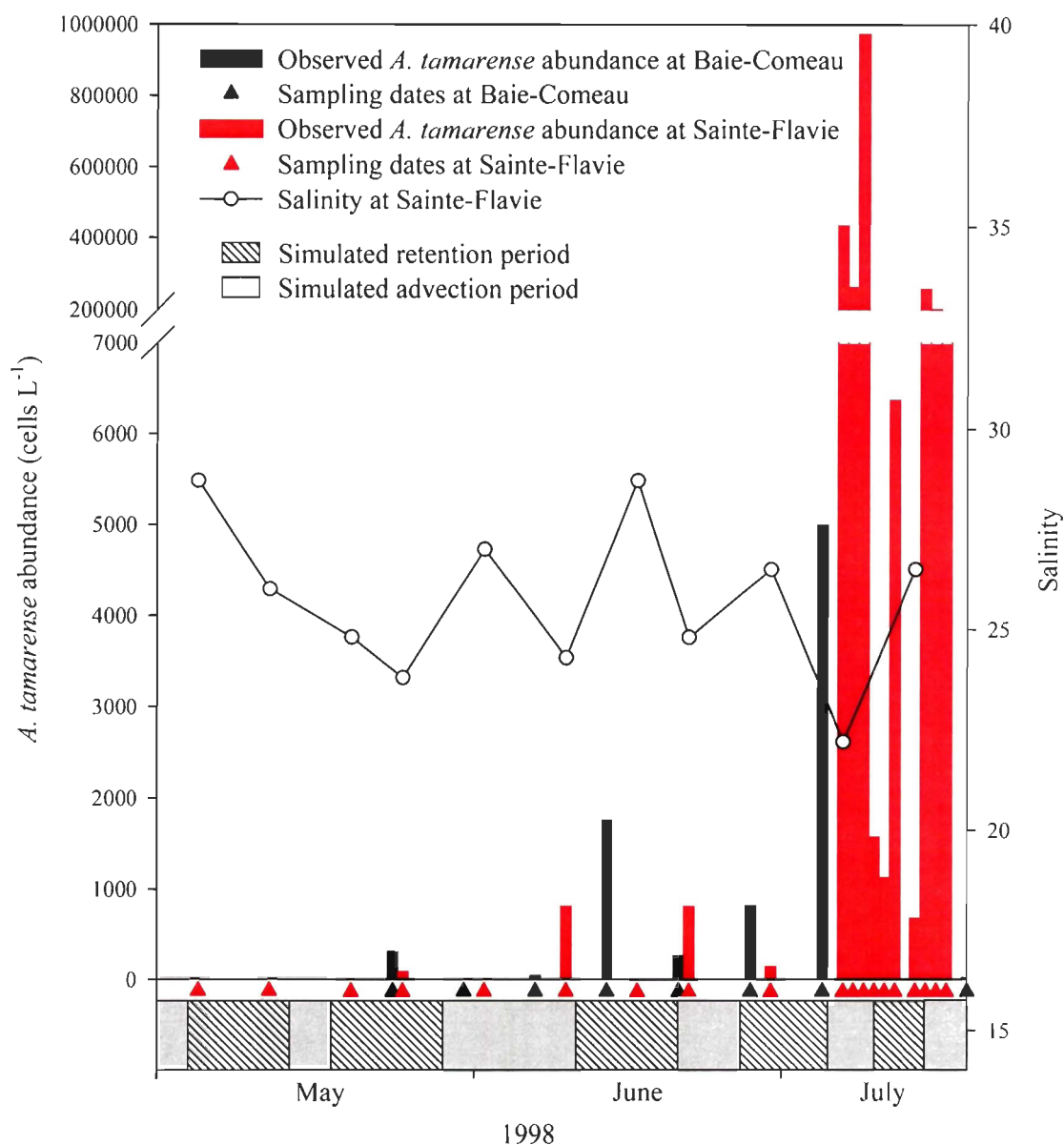


Figure 4-6. Temporal evolution, from 1st May to 20 July 1998, of observed *A. tamarensis* abundance at the monitoring stations of Baie Comeau (north shore) and Sainte Flavie (south shore), observed salinity at Sainte-Flavie and periods of retention toward the north shore and advection toward the south shore of the M-O freshwater plume determined from the model simulation. The sampling dates at the Baie-Comeau and Sainte-Flavie monitoring stations are indicated by black and red triangles, respectively.

occurred during simulated periods of advection of the plume. In particular, the detection of the *A. tamarensis* red tide at the south shore station in 1998 (up to $9.7 \cdot 10^5$ cells·L⁻¹ on 9 July, see Fauchot et al., 2005a for more details) coincided with the simulated advection of the M-O plume toward the south shore after several days of retention on the north shore. Except during May when salinity at the Sainte-Flavie monitoring station is probably mostly influenced by the end of the spring freshet, simulated periods of retention of the M-O plume coincide with observed increase in salinity on the south shore, while simulated periods of advection coincide with the lowest salinities recorded at Sainte-Flavie. These observations show that the simulated retention-advection cycles of the M-O plume are representative of the conditions in the LSLE during the summer 1998.

The comparison of the temporal evolution of the bloom between the results of the simulation and the observations at the monitoring stations is presented in Figure 4-7. The simulations with and without the salinity limitation of *A. tamarensis* growth rate are presented (Figure 4-7 a, b, d and e). The results of the coupled model, with the salinity limitation of growth (Figure 4-7 b and e for Baie-Comeau and Sainte-Flavie, respectively), compare well with the observations at both monitoring stations (Figure 4-7 c and f). The modeled timing of the bloom is consistent with observations. The simulated bloom develops in May and June and peaks in July as observed at the monitoring stations, although a few days later. Simulated *A. tamarensis* cell concentrations at the Baie-Comeau station are consistent with the observations during the period of development of the bloom: the modeled concentrations reach 1000 cells·L⁻¹ on 19 June compared to mid-June in the observations and they are around 6000 cells·L⁻¹ at the beginning of July compared to a maximum of 5000 cells·L⁻¹ in the observations. However, at this station, the model generates higher *A. tamarensis* concentrations later on in July while observed concentrations decreased. At the Sainte-Flavie monitoring station, the simulated results never reach the very high concentrations observed at the beginning of July when the red tide was detected. In fact, the model does not capture the first peak in *A. tamarensis* concentrations at this station which occurred between 7 and 9 July (Figure 4-7 e and f). Still, the decline of the bloom in August is reproduced at both stations. The comparison between simulations with and without

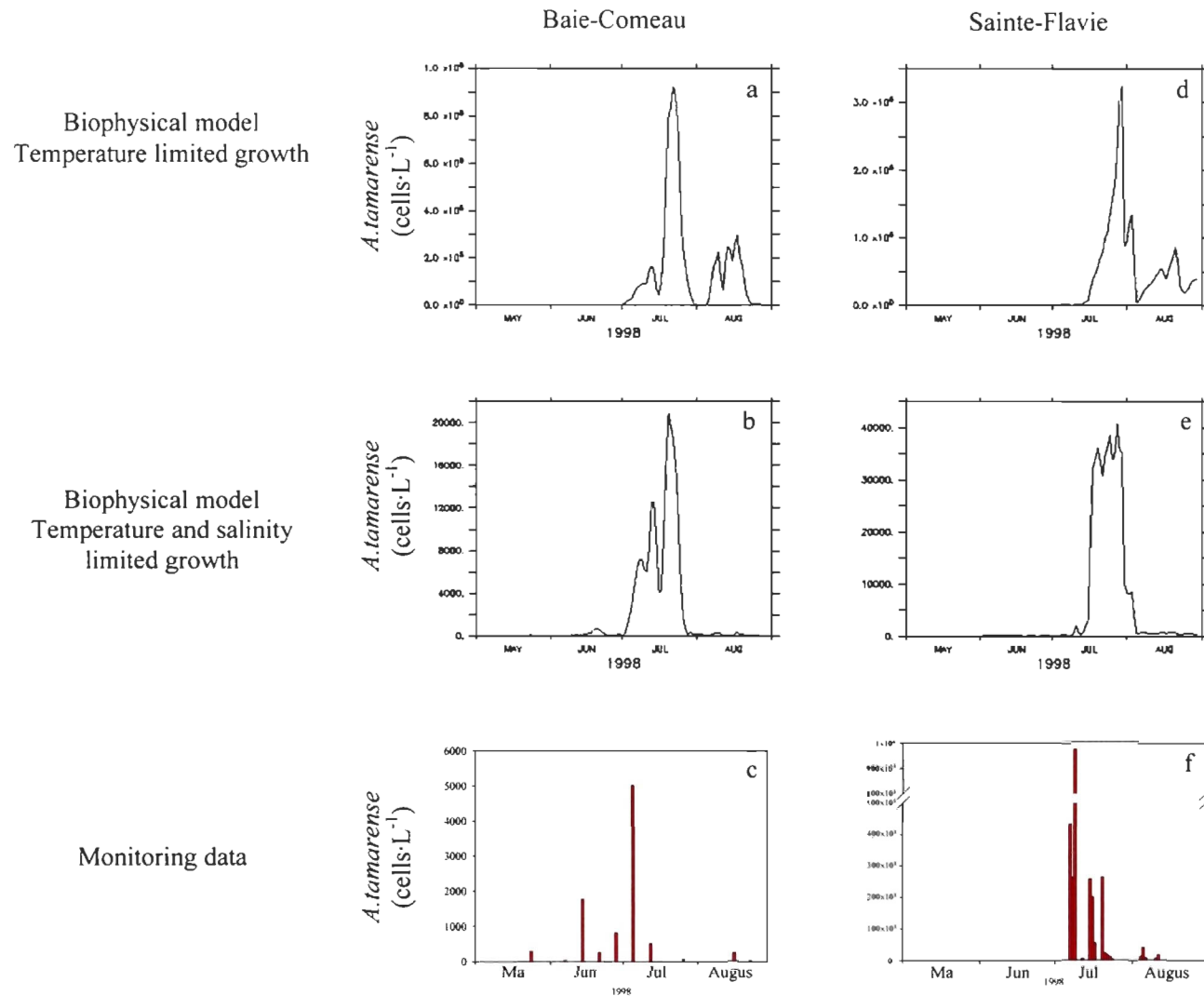


Figure 4-7. Temporal evolution of simulated and observed *A. tamarensis* concentrations at the monitoring stations of Baie-Comeau on the north shore (a to c) and Sainte-Flavie on the south shore (d to f).

the salinity limitation of growth shows that high salinity-limited growth is responsible for the simulated absence of bloom in August. Therefore, our results suggest that the salinity limitation of *A. tamarensis* growth affects the temporal evolution of the simulated bloom (Figure 4-7) more than its spatial distribution (Figure 4-5).

The comparison of the spatial distribution of the simulated bloom with observations is presented in Figure 4-8, for the days in July when measured *A. tamarensis* concentrations were available in the estuary. The model generates a strip of higher concentrations along the south shore on 9 July, with decreasing concentrations toward the north as observed, although the simulated bloom is located more downstream in the estuary compared with the observations (Figure 4-8 a and c). The simulated M-O plume and the associated bloom do not reach the Sainte-Flavie monitoring station on 9 July. This is in contradiction with observations at the Sainte-Flavie monitoring station which show a sharp decrease in salinity associated with an increase in *A. tamarensis* concentration between 7 and 9 July (Figure 4-6). It appears here that the spatial distribution of the plume and the associated bloom along the south shore is not precisely reproduced. This is the reason why the model does not capture the first *A. tamarensis* peak concentration at the Sainte-Flavie monitoring station (Figure 4-7 e). However, the reproduction of the bloom general distribution is rather satisfactory since, three days later, the model generates higher concentrations in the northern part of the estuary in agreement with the observations (Figure 4-8 b and d). As noted before, the absolute values of cell abundance and the decrease in cell abundance between 9 and 12 July are not well reproduced by the model.

4- DISCUSSION

4.1- Ability of the coupled model to reproduce the *A. tamarensis* bloom during the summer 1998

The coupled model generates a realistic timing of the *A. tamarensis* bloom, with a development in May and June, a peak in July and a decrease in August. These results are

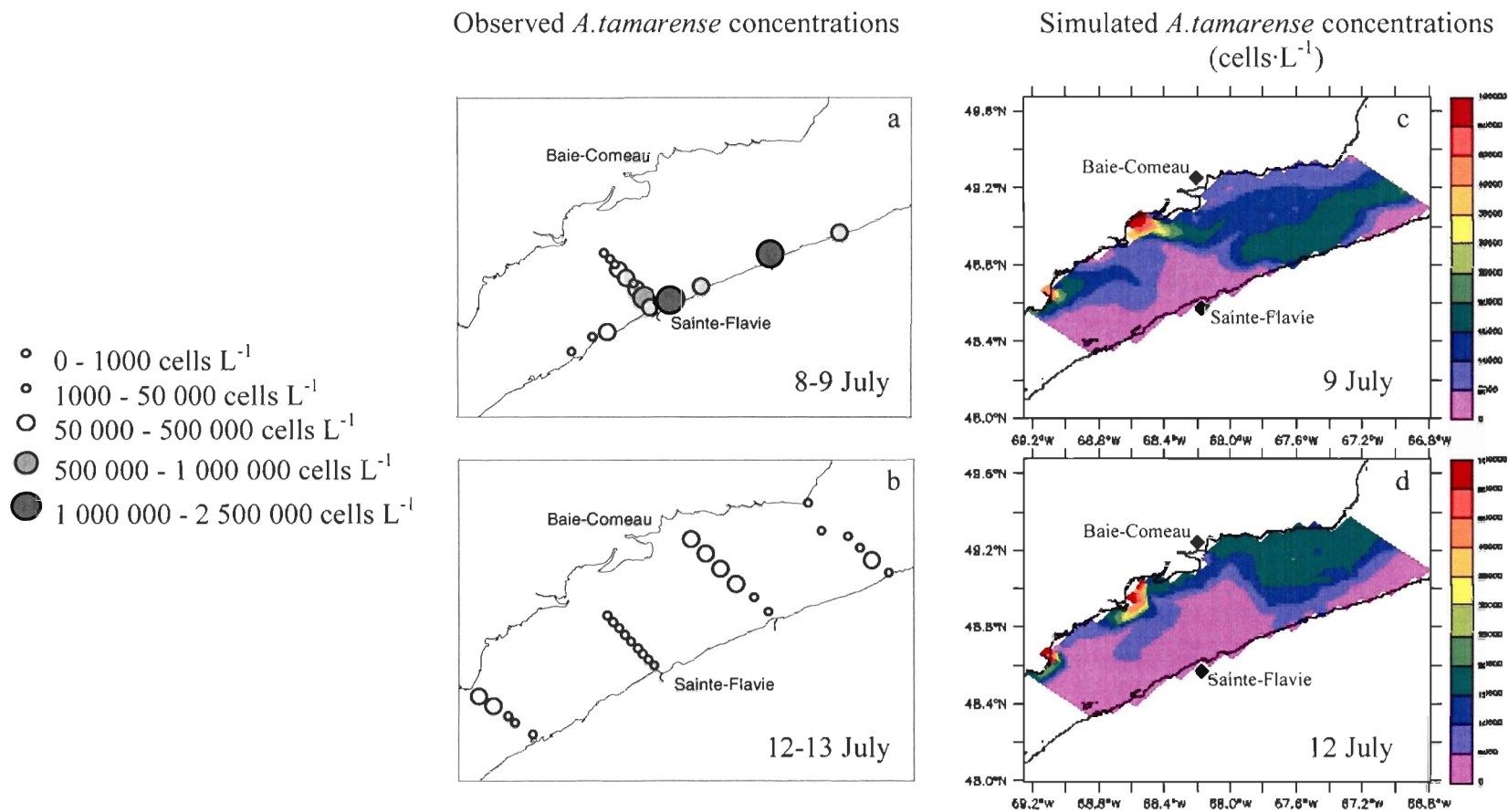


Figure 4-8. Observed (a and b) and simulated (c and d) spatial distribution of the *A. tamarensis* bloom in the surface layer in the LSLE on two days during the peak of the bloom, 9 and 12 July.

consistent with typical timings of *A. tamarensis* blooms in the LSLE (Blasco et al., 2003) and also with the observations made at two monitoring stations in the estuary during the 1998 summer. The ability to reproduce the timing of the bloom results from the temperature and salinity limitations of the growth rate in the biological model which define the temporal window in which the bloom can develop. During their modeling study, Yamamoto and Seike (2003) also found that temperature and salinity influence the timing of *A. tamarensis* blooms in Hiroshima Bay (Japan). As for the spatial distribution of the *A. tamarensis* bloom, the model simulates the coincidence of the bloom with the M-O freshwater plume, a well-known characteristic of *A. tamarensis* blooms in the LSLE (Therriault et al., 1985; Therriault and Levasseur, 1986; Cembella and Therriault 1989). In addition, the coupled model reproduces the variations in the north-south gradients in *A. tamarensis* concentrations as a result of the wind-driven retention-advection cycles of the M-O plume. However, the model is less efficient in reproducing the west-east gradients linked to the spatial extent of the plume. Consequently, for the simulation period, the model can predict when the bloom develops on the north shore and when it reaches the south shore, but it fails to precisely indicate where the bloom will be delivered on the south shore. This problem might result from the 5-km resolution of the circulation model which may not allow a precise reproduction of the extent of the M-O plume.

The concentrations of *A. tamarensis* are not accurately simulated by the coupled model. This probably reflects the empirical and rather simple formulation of the biological model. This first version of the model takes into account a limited number of parameters for which we had information (especially cyst germination dynamics, and salinity and temperature limitation of cellular growth), neglecting other potentially important biological processes. However, the ability of the model to generate accurate cell concentrations at the Baie-Comeau station during the development of the bloom supports the basic principles of the biological model. The excessive cell concentrations generated in July at this station highlight the need to regulate *A. tamarensis* growth by nutrient availability (e.g. phosphate as suggested by Fauchot et al., 2005a; Fauchot et al., 2005b) and to include a loss term (e.g. grazing, encystment). In contrast, the inability of the model to reproduce the very high concentrations observed during the red tide event of 1998 on the south shore indicates first that physical accumulation alone was apparently not responsible for

these red tide concentrations and, second, that the model is missing an important biological process leading to the accumulation of vegetative cells. The variability of the observed growth rates during the red tide ($0.20 - 0.55 \text{ d}^{-1}$, Fauchot et al., 2005a) stresses the importance of developing in the model a parameterization of the growth function with a variable growth rate. The ability of *A. tamarensis* to perform vertical migration, a behavior not considered in the model, could also explain the mismatch between the observed and the simulated concentrations. During their study in the LSLE, Fauchot et al. (2005b) reported rapid cell aggregations close to the surface in the morning and during the night leading to fast population growth rates. Therefore, we can hypothesize that the very high concentrations observed during the red tide resulted also partly from active cell aggregation close to the surface. This hypothesis is supported by two observations: 1) the appearance of these high abundances was preceded by several days of calm winds, conditions favoring aggregation; 2) a sudden decrease in concentrations was recorded a few days later (on 12 July) after two days of high winds (Fauchot et al., 2005a). Therefore, vertical migrations of *A. tamarensis* cells should be incorporated in the biological model. In conclusion, the timing and spatial distribution of *A. tamarensis* bloom generated by the model are in general agreement with observations during the summer 1998 and with previous observations of *A. tamarensis* blooms in the LSLE (Therriault et al., 1985; Therriault and Levasseur, 1986; Cembella and Therriault, 1989; Turgeon et al., 1990; Blasco et al., 2003). However, a dynamical parameterization of the growth function, the addition of vertical migrations and loss processes in the biological model, along with an increased resolution of the circulation model would probably improve the ability of the model to reproduce more accurately *A. tamarensis* concentrations and spatial distribution during blooms in the LSLE.

4.2- Preferential inoculation of north shore waters in the M-O plume region

The results of the model show a higher inoculation of the waters along the north shore, especially in the region influenced by the M-O freshwater plume. A closer look at the simulation results suggests that this reflects the interaction between simulated *A. tamarensis* cyst dynamics and water circulation in the different layers of the LSLE. Along the south shore, many newly germinated cells are advected out of the studied area before reaching the surface layer. They are

either advected upstream within the Laurentian channel (layers ≥ 100 m) or advected downstream along the Gaspé Peninsula (especially at depths above 50 m). In contrast, the newly germinated cells along the north shore seem to be less affected by advection in deep layers and, therefore, inoculate more efficiently the surface layer of the LSLE. These findings support the hypothesis proposed by Cembella et al. (1988 b) and Turgeon et al. (1990) on the role of this region as a local benthic cyst reservoir for the initiation of *A. tamarensis* blooms in the LSLE. During the simulation period, once inoculated in the surface waters of the M-O plume, the *A. tamarensis* cells tend to remain and develop in the plume, as it has already been suggested for *Alexandrium fundyense* blooms in the Gulf of Maine (McGillicuddy et al., 2003). Furthermore, our results show that the simulated association between the *A. tamarensis* bloom and the M-O plume does not result from the salinity limitation of growth in the biological model. Therefore, although previous studies proposed that the higher *A. tamarensis* abundance observed in freshwater plumes could result from a stimulation of cellular growth inside these plumes (Fauchot et al., 2005a; Gagnon et al., 2005), the preferential inoculation of the M-O plume close to the north shore could also be an important factor for the coincidence of *A. tamarensis* blooms with that plume.

4.3- Importance of the M-O plume dynamics for the spatio-temporal distribution of the bloom

The model generates an *A. tamarensis* bloom within the M-O freshwater plume, along the north shore. The simulation results reveal that the spatio-temporal evolution of the bloom is dominated by alternating periods of retention and advection of the M-O plume: east or north-east winds and west or north-west winds result in the retention close to the north shore and the advection toward the south shore of the plume, respectively. The response of the simulated freshwater plume to fluctuating wind forcing controls the delivery of the *A. tamarensis* bloom from the northern part of the estuary to the south shore. The observations (*A. tamarensis* abundance and salinity) support the existence of such periods of retention and advection of the M-O plume in the estuary during the summer 1998. Previous studies already showed that, during the summer months, the M-O plume gains considerably in importance in the LSLE and that it has a strong influence on the spatial distribution of phytoplankton, and especially dinoflagellates

(Therriault and Levasseur, 1985; Therriault and Levasseur, 1986). The results of the present model confirm that *A. tamarensis* blooms developing close to the north shore are transported across the estuary by the M-O plume and delivered to the south shore as previously suggested by Larocque & Cembella (1990) and Turgeon et al. (1990). Such a relationship between wind-driven freshwater plume dynamics and the delivery of *Alexandrium* populations to the shore has also been observed in the Gulf of Maine for *A. fundyense* blooms. In the western part of the Gulf of Maine, *A. fundyense* populations are associated with a buoyant plume derived from river outflows in western Gulf of Maine. The blooms are delivered to the coast, along with the freshwater plume, during downwelling-favorable wind events (Anderson et al., 2005). Furthermore, a modeling study also suggests that the initiation of coastal blooms of *A. fundyense* from cysts located in offshore sediments in the Gulf of Maine could be the result of the transport of newly germinated *A. fundyense* cells within the freshwater plume, under favorable wind conditions (McGillicuddy et al., 2003).

In the LSLE, the retention-advection cycles simulated with the coupled model are in agreement with circulation patterns previously reported. The surface circulation pattern in this estuary can be strongly affected by wind fluctuations (Koutitonsky and Bugden, 1991; El-Sabh, 1979; Mertz et al., 1988). Two configurations of the summer circulation in the LSLE have been identified (Mertz et al., 1989; Koutitonsky et al., 1990). The first one, called the “high runoff basic state” by Koutitonsky et al. (1990), is characterized by strong outflow along the north shore of the estuary with a transverse front at the mouth and an anti-cyclonic eddy near the mouth of the estuary. The other configuration is characterized by inflow along the north shore, outflow along the south shore and a cyclonic eddy near the mouth of the estuary. This reversed circulation can result from high-frequency events as strong winds blowing from the Gulf toward the estuary (Koutitonsky et al., 1990). Therefore, according to Koutitonsky et al. (1990), simulated retention periods of the M-O plume would represent a perturbation of the “classic” circulation resulting from east or north-east wind events.

Previous studies have shown that growth rates of *A. tamarensis* cells from the LSLE are rather low compared to other phytoplankton species as diatoms ($0.2-0.55 \text{ day}^{-1}$, Levasseur et al.,

1995; Parkhill and Cembella, 1999; Fauchot et al., 2005a). Therefore, the retention of the plume along the north shore during several days may be a key factor of the bloom dynamics allowing the build-up of important biomass. According to the simulation results, retention periods were probably important during the summer 1998: in total, there were more days of simulated retention than days of advection of the M-O plume during the development of the bloom (1st May to 20 July). These results suggest that the residence time of the M-O plume and associated *A. tamarensis* population in the LSLE was important during the summer 1998 and that it might have contributed to the development of the red tide. Further investigations with simulations of bloom and non-bloom years are required to confirm if variations in wind-driven retention-advection cycles result in variations in the residence time of the plume and associated bloom and if it influences the success of the bloom in the estuary. *A. tamarensis* bloom development is also probably affected by the wind regime because it influences the water column stability in the region of the M-O plume which, in turn, determines whether or not *A. tamarensis* cells can perform vertical migrations and aggregate at the depth of their optimal light intensity during the day or access the deep nitrate pool at night (Fauchot et al., 2005b). Therefore, we hypothesize that the wind-driven dynamics of the M-O plume could partly determine the success of *A. tamarensis* blooms in the LSLE by influencing the residence time of the blooms and the stability of the water column. This hypothesis is in agreement with that of Therriault et al. (1985) who stated that variations in the wind regime could explain the interannual variations in shellfish toxicity in the St. Lawrence estuary. On the other hand, Eilertsen and Wyatt (1998) concluded from a long-term (20 years) modeling study of *Alexandrium* bloom dynamics on the northeast coast of England that variations in hydrological and meteorological conditions were less important regulators of bloom success than cyst bed dynamics. The dynamic of cyst reservoirs should, thus, not be neglected in future studies on the interannual variability of *A. tamarensis* blooms in the LSLE.

5- CONCLUSION

The timing of the *A. tamarensis* bloom, its coincidence with the M-O freshwater plume and the temporal variations in the north-south gradients in cell concentrations generated by the

coupled model are in general agreement with the observations. Some improvements are needed to better reproduce the west-east gradients in cell distribution and the maximum concentrations reached during the bloom. The simulation results reveal that a preferential inoculation of the surface waters of the M-O river plume along the north shore partly explain the coincidence of blooms with the freshwater plume. Furthermore, our results suggest that the spatio-temporal evolution of the bloom is dominated by the retention-advection cycles of the M-O plume which control the delivery of the *A. tamarensis* populations from the northern part of the estuary to the south shore. These wind-driven dynamics of the M-O plume could influence the success of the blooms, by affecting the stability of water column, and thus *A. tamarensis* growth, and the residence time of the blooms. Further investigations are required to determine if variations in the wind regime, and the associated M-O plume dynamics, can account for the important interannual variability of *A. tamarensis* blooms in the LSLE.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank G. Cantin, R. Desmarais, R. Gagnon, D. Laroche, S. Michaud, R. Pigeon and S. O. Roy for field and laboratory assistance; E. Bonneau, L. Bérard-Therriault and S. Lessard for *A. tamarensis* enumeration; Alain d'Astous, James Caveen, Marina Chifflet, François Roy and Simon Senneville who assisted in the development of the coupled model and associated numerical and graphical tools. The authors also wish to acknowledge use of the Ferret program (www.ferret.noaa.gov) for analysis and graphics in this paper. J.F. received a postgraduate fellowship from the Institut des Sciences de la Mer (Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada). This study was conducted within the CLIVHAB project (Climate Variability and Harmful Algal Blooms) supported by the Science Strategic Fund of Fisheries and Oceans Canada and the Government of Canada's Climate Change Action Fund. The project also benefited from NSERC grants to M.L. and S.R.

CHAPITRE 5

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Au cours de cette étude, nous avons effectué des campagnes d'observations sur le terrain et des expériences d'incubations afin d'évaluer les différents facteurs qui contrôlent l'initiation et le développement des efflorescences du dinoflagellé toxique *Alexandrium tamarense* dans l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent (EMSL). Par la suite, les résultats de ces travaux ont été mis à profit pour développer un premier modèle couplé physique-biologie des efflorescences d'*A. tamarense*. Ce modèle, spécifique à l'EMSL, a permis de tester certaines hypothèses issues de nos observations. Dans ce dernier chapitre, nous ferons une synthèse des principaux résultats obtenus. Puis, à la lumière de ces nouvelles connaissances, nous suggérerons quelques pistes de recherches additionnelles qui permettraient d'approfondir notre compréhension de ces efflorescences. Enfin, nous concluons sur les implications plus globales de nos travaux concernant la dynamique des efflorescences de dinoflagellés toxiques.

La première partie de cette étude avait pour objectif de mesurer le taux de croissance d'*A. tamarense* durant la marée rouge de l'été 1998 et d'évaluer les facteurs qui influencent les variations de croissance. Nos résultats représentent les premières estimations de taux de croissance de populations naturelles d'*A. tamarense* lors d'une efflorescence dans l'EMSL. Les taux de croissance variaient entre 0 et 0.55 jour^{-1} , démontrant qu'*A. tamarense* peut atteindre *in situ* des taux de croissance importants, semblables à ceux mesurés précédemment en cultures. Bien que l'on ait retrouvé des cellules d'*A. tamarense* dans des eaux de salinités très différentes (20.8 à 29.5), les plus fortes concentrations et surtout les taux de croissance positifs n'ont été mesurés que dans les eaux de plus faible salinité (inférieure à 24.5). Dans l'EMSL, ces eaux sont caractéristiques du panache des rivières Manicouagan et aux-Outardes (M-O) sur la côte nord. Les efflorescences d'*A. tamarense* avaient déjà été associées aux panaches d'eau douce dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, mais c'est la première fois que l'on observe que la

croissance des cellules d'*A. tamarense* semble restreinte à ces panaches. Nos résultats suggèrent deux explications possibles pour cette relation entre la salinité et la croissance. D'une part, l'absence de croissance dans les eaux de plus forte salinité pourrait être le résultat d'une carence en certaines substances stimulant la croissance d'*A. tamarense* dans les eaux douces, par exemple les substances humiques. D'autre part, selon les observations faites lors de la marée rouge, il semble que les augmentations de salinité observées soient le résultat d'un récent mélange vertical de la colonne d'eau par le vent. L'absence de croissance dans les eaux de salinité plus élevée pourrait donc résulter d'une inhibition de la croissance des cellules d'*A. tamarense* par la turbulence. Toutefois, nos résultats montrent que, même en l'absence de turbulence pendant plusieurs jours d'incubation, l'inhibition de la croissance perdurait. La première partie de cette étude ne permet donc pas d'expliquer clairement l'absence de croissance dans les eaux plus salées. En revanche, dans les eaux de plus faible salinité où une croissance était observée, les variations du taux de croissance semblaient contrôlées par la disponibilité en phosphates, bien que les rapports nitrates : phosphates aient toujours été inférieurs au rapport de Redfield. Nous avons également démontré que les concentrations en azote disponibles durant les incubations ainsi que les taux de régénération de l'ammonium ne pouvaient pas expliquer les augmentations de biomasse d'*A. tamarense* observées lors de ces expériences. Ces résultats nous conduisent donc à avancer l'hypothèse que l'azote « manquant » dans les incubations provenait de réserves intra-cellulaires accumulées par les cellules d'*A. tamarense* avant l'échantillonnage lors de migrations verticales nocturnes vers les couches profondes riches en nitrates de l'EMSL. Les résultats de cette première étude suggèrent, par ailleurs, que la capacité des cellules d'*A. tamarense* à effectuer des migrations verticales nocturnes vers les couches profondes riches en nitrates entraîne potentiellement une limitation en phosphates de leur croissance dans la couche de surface.

Ces deux hypothèses ont été testées lors d'une mission menée dans l'EMSL durant l'été 2000. Une population d'*A. tamarense* a été suivie pendant 48 h à l'aide d'une bouée dérivante afin d'étudier les capacités migratoires de cette espèce. Une série d'expériences d'incubations semblables à celles de la première partie de cette recherche, ainsi que des expériences d'enrichissement en nutriments, ont aussi permis d'évaluer la condition nutritionnelle de la

population d'*A. tamarensis* au début du suivi. Les résultats de cette étude apportent, pour la première fois *in situ*, la preuve que les cellules d'*A. tamarensis* peuvent effectuer des migrations verticales dans la colonne d'eau. Ils montrent que les cellules effectuent deux types de migrations ayant des buts différents: (1) des migrations nocturnes entre la couche euphotique et les couches profondes riches en nitrates permettant probablement aux cellules d'accumuler les réserves d'azote nécessaires à leur croissance, et (2) des migrations diurnes dans la couche euphotique leur permettant d'éviter les fortes intensités lumineuses potentiellement dommageables près de la surface. Nos résultats suggèrent que les cellules d'*A. tamarensis* sont capables de prise de nitrates en profondeur à l'obscurité. En effet, durant la nuit, les concentrations maximales d'*A. tamarensis* ont été observées à la profondeur de la nitracline. De plus, malgré un rapport nitrates : phosphates inférieur au rapport de Redfield dans les eaux de surface, le taux de croissance des cellules semblait limité par les phosphates, et non par les nitrates. Ces résultats supportent l'hypothèse issue de la première partie de notre étude selon laquelle la capacité des cellules à acquérir des nitrates en profondeur lors de migrations nocturnes entraîne une limitation de la croissance par les phosphates dans les eaux de surface. En effet, les prises de nitrates et de phosphates ne semblent pas synchronisées chez *A. tamarensis*, peut-être parce que les cellules ne migrent pas jusqu'à la phosphacline ou parce qu'elles ne sont pas capables de prise de phosphate à l'obscurité. Les résultats des expériences d'enrichissement indiquent aussi que les biomasses maximales atteintes lors d'une efflorescence dépendraient de la disponibilité en nitrates et donc, en partie, de la capacité des cellules à effectuer des migrations verticales.

Nos résultats apportent donc un éclairage nouveau sur l'importance de la stabilité de la colonne d'eau souvent évoquée pour les efflorescences de dinoflagellés. Ainsi, le mélange vertical dû au vent pourrait affecter les efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL en empêchant les cellules de se concentrer durant le jour à la profondeur correspondant à leur intensité lumineuse optimale et d'avoir accès aux couches profondes riches en nitrates la nuit. Si l'on considère que les plus fortes salinités observées lors de la marée rouge de 1998 étaient des indicateurs de mélange vertical récent dû au vent, l'absence de croissance d'*A. tamarensis* dans ces eaux pourrait s'expliquer par une inhibition des migrations verticales en conditions turbulentes. Les cellules n'étant pas capables de faire des réserves intracellulaires de nitrates en

profondeur, leur croissance serait inhibée par une carence en azote, et non directement par la turbulence. Cela expliquerait le maintien de l'inhibition de la croissance durant plusieurs jours, en absence de turbulence, durant nos expériences d'incubations. Les migrations verticales pourraient aussi influencer la distribution des efflorescences, ainsi que leur temps de rétention dans l'estuaire. Étant donné la circulation estuarienne caractéristique de l'EMSL, la capacité des cellules d'*A. tamarense* d'atteindre des profondeurs de 15 à 20 m durant la nuit pourrait leur permettre d'échapper en partie au lessivage des eaux de surface typique de l'estuaire. Ainsi, les migrations verticales des cellules d'*A. tamarense* pourraient modifier leur temps de résidence dans l'estuaire, ce qui aurait des répercussions sur le développement des efflorescences.

Dans la troisième partie de cette étude, nous avons développé un premier modèle biologique des efflorescences d'*A. tamarense* couplé à un modèle tridimensionnel de circulation développé pour l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. L'objectif de ce troisième volet était d'étudier les interactions entre la germination des kystes de dormance d'*A. tamarense*, la croissance cellulaire et la circulation dans l'EMSL, ainsi que d'identifier les effets des processus physiques sur l'accumulation et le transport des populations d'*A. tamarense* durant l'initiation et le développement de la marée rouge de 1998. En bref, le modèle biologique comprend la distribution des kystes de dormance d'*A. tamarense*, la germination de ces kystes et la croissance des cellules d'*A. tamarense* limitée par la température et la salinité. La relation entre le taux de croissance et la salinité observée dans la première partie de notre étude a servi à paramétrer la limitation de la croissance par la salinité dans le modèle. Par ailleurs, les résultats des simulations ont été comparés avec les observations récoltées lors de la marée rouge de 1998.

L'évolution temporelle de l'efflorescence d'*A. tamarense* générée par le modèle, la coïncidence de l'efflorescence avec le panache d'eau douce des rivières M-O, ainsi que les variations temporelles dans les gradients nord-sud de concentrations d'*A. tamarense* sont généralement en accord avec les observations. La reproduction de l'évolution temporelle de l'efflorescence est due aux limitations de la croissance par la température et la salinité qui définissent une fenêtre temporelle dans les conditions environnementales durant laquelle l'efflorescence peut se développer. Cependant, une paramétrisation plus dynamique de la

croissance (incluant une limitation par les phosphates, par exemple), l'ajout de migrations verticales et de taux de pertes (broutage et enkystement), ainsi qu'une résolution plus fine du modèle de circulation permettrait de mieux reproduire les concentrations maximales d'*A. tamarense* et les gradients de concentrations est-ouest observés. En effet, les fortes concentrations observées lors de la marée rouge de l'été 1998 n'ont pas été reproduites par le modèle. Ces résultats indiquent que ni la croissance cellulaire, ni l'accumulation physique n'était responsable de l'apparition de telles biomasses. Cela nous a conduit à suggérer que les capacités migratoires des cellules d'*A. tamarense*, non reproduites dans le modèle, pourraient avoir joué un rôle clef lors de la marée rouge en permettant aux cellules de s'agréger près de la surface après plusieurs jours de temps calme, provoquant ainsi une croissance très rapide de la population.

Les simulations ont aussi permis de mettre en évidence le rôle crucial joué, d'une part, par l'inoculation des eaux de surface par les cellules nouvellement germées et, d'autre part, par le panache d'eau douce des rivières M-O dans le contrôle de la répartition spatiale des efflorescences d'*A. tamarense*. En effet, les résultats des simulations révèlent que la coïncidence entre les efflorescences d'*A. tamarense* et le panache d'eau douce M-O pourrait être, en partie, le résultat d'une inoculation préférentielle des eaux de surface le long de la côte nord, en particulier dans la région influencée par ce panache. De plus, nos résultats suggèrent que l'évolution spatio-temporelle de l'efflorescence est dominée par les cycles de rétention-advection des eaux de surface du panache M-O. Ces cycles, influencés par le régime des vents, contrôlent le transport des populations d'*A. tamarense* de la partie nord de l'EMSL où ils se développent vers la côte sud. La dynamique du panache d'eau douce M-O, et donc les vents, pourraient aussi affecter le succès des efflorescences d'*A. tamarense* en influençant le temps de résidence de ces efflorescences. Par conséquent, il est possible que des variations du régime des vents puissent être en partie responsables de l'importante variabilité interannuelle des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL.

Cette étude a permis de mettre en évidence plusieurs facteurs cruciaux influençant la dynamique des efflorescences d'*A. tamarense* dans l'EMSL. Le premier et le plus important est un facteur biotique : il s'agit des capacités migratoires des cellules d'*A. tamarense*. Les travaux

présentés dans cette thèse démontrent clairement que l'habilité de ces cellules à effectuer des migrations verticales est un facteur clef pour la compréhension de la dynamique des efflorescences. Les capacités migratoires des cellules d'*A. tamarensis* pourraient leur assurer un avantage écologique dans la succession estivale des espèces phytoplanctoniques en leur permettant de combler leurs besoins en azote lorsque les nitrates sont épuisés dans la couche de surface. Comme nous l'avons vu, ce comportement pourrait influencer à la fois l'ampleur et la distribution des efflorescences. Nos résultats nous conduisent donc à formuler l'hypothèse suivante: le succès des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL repose sur la capacité de cette espèce à effectuer des migrations verticales, et donc sur les facteurs environnementaux qui affectent ces migrations. De ce point de vue, nos résultats ont permis d'identifier deux facteurs environnementaux déterminants pour le développement des efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL : le panache d'eau douce des rivières M-O et le vent. Ces deux facteurs affectent vraisemblablement les migrations verticales par l'intermédiaire de la stabilité de la colonne d'eau, condition indispensable pour que les cellules puissent migrer. Ainsi, le panache d'eau douce représenterait un environnement favorable aux migrations. A l'inverse, le vent, de par son action déstabilisatrice sur la colonne d'eau, inhiberait les migrations. Par ailleurs, panache d'eau douce et vent sont aussi des facteurs très importants car ils interagissent dans le contrôle de la distribution des efflorescences.

Ces nouvelles connaissances ouvrent de nombreuses perspectives pour la poursuite des travaux de recherche. Nous avons retenu les orientations suivantes. Tout d'abord, il paraît indispensable d'acquérir une meilleure connaissance des mécanismes de migration des cellules d'*A. tamarensis* ainsi que de leurs implications écologiques et physiologiques. L'aspect nutritionnel de ces migrations est en particulier mal connu, bien que la compréhension des relations entre les nutriments et le comportement migratoire des cellules soit essentielle afin d'intégrer des migrations verticales dans un modèle biologique. Cette étape nécessiterait de connaître différents paramètres physiologiques de la prise de nitrates en profondeur et de la prise de phosphates en surface (taux de prise maximal, constante de demie-saturation). Il serait également important de connaître le mécanisme de contrôle des migrations nocturnes, en particulier de savoir si elles sont déclenchées par une carence en nitrates dans la couche de

surface. La capacité des cellules d'*A. tamarensis* à former des couches minces dans la colonne d'eau serait aussi un aspect intéressant à élucider. D'une part, ce phénomène pourrait expliquer la capacité d'*A. tamarensis* à former des biomasses très élevées. D'autre part, il pourrait s'agir d'un élément important à prendre en compte dans les stratégies d'échantillonnage afin de ne pas sous-estimer les concentrations d'*A. tamarensis* dans la colonne d'eau. Tel que précédemment mentionné, l'impact des interactions entre les migrations verticales d'*A. tamarensis* et la circulation de l'EMSL sur la distribution et les temps de résidence des efflorescences reste encore à clarifier. Pour ce faire, la poursuite du développement du modèle couplé semble indispensable. L'utilisation de ce modèle associée à l'analyse des données historiques de monitoring des algues nuisibles dans l'EMSL permettrait aussi de tester notre hypothèse stipulant que les variations du régime des vents peuvent expliquer la variabilité interannuelle des efflorescences d'*A. tamarensis*. Enfin, l'amélioration du modèle biologique nécessiterait une meilleure connaissance des facteurs qui participent au déclin des efflorescences, en particulier le broutage et l'enkystement. A plus long terme, cet effort de recherche pourrait déboucher sur une nouvelle version du modèle couplé physique-biologie capable de prédire le développement des efflorescences d'*A. tamarensis* et donc les problèmes d'intoxication des mollusques. Ce modèle pourrait aussi être un outil utile afin d'évaluer l'impact de potentiels changements climatiques sur les efflorescences. En effet, les efflorescences d'*A. tamarensis* dans l'EMSL pourraient être particulièrement sensibles à certaines conséquences des changements climatiques tels que des modifications des apports d'eau douce ou du régime des vents. Il est aussi important de rappeler qu'une autre espèce d'*Alexandrium* potentiellement toxique est présente dans l'EMSL : *Alexandrium ostenfeldii*. Cette espèce a fait l'objet de peu d'études jusqu'à maintenant et la dynamique de ses efflorescences dans l'EMSL est méconnue. Il serait donc intéressant de vérifier lors de recherches futures dans quelle mesure les connaissances acquises pour *A. tamarensis* (contrôle du taux de croissance, migrations, importance des panaches d'eau douce...) pourraient s'appliquer aux efflorescences d'*A. ostenfeldii*.

A un niveau plus global, cette étude a contribué à améliorer notre compréhension de la physiologie et de l'écologie des espèces de dinoflagellés toxiques. En effet, assez peu d'études abordent la dynamique des efflorescences *in situ*, en intégrant des facteurs à la fois

physiologiques, écologiques et hydrodynamiques. Il serait intéressant d'évaluer si la dynamique de contrôle des efflorescences découverte ici pourrait s'appliquer à d'autres efflorescences de dinoflagellés dans le monde. En particulier, l'interaction entre la dynamique de germination des kystes et les panaches d'eau douce mise en évidence ici est probablement un mécanisme important pour comprendre la distribution des efflorescences se développant dans les eaux côtières d'autres écosystèmes. De plus, nos résultats montrent aussi qu'il ne faut pas négliger le rôle des phosphates lorsque l'on étudie le contrôle des efflorescences de dinoflagellés capables de migrations verticales. Enfin, cette étude doit surtout nous amener à aborder la problématique de la sensibilité des efflorescences de dinoflagellés au vent et à la turbulence sous un angle nouveau, celui des migrations verticales. Nos résultats permettent de réconcilier les études qui rapportent des effets néfastes du vent et de la turbulence sur le développement des efflorescences de dinoflagellés *in situ* (e.g., Weise et al. 2002, Yamamoto et al. 2002) et celles qui observent peu d'effet direct de la turbulence sur la croissance cellulaire des dinoflagellés lors d'expériences en laboratoire (e.g., Sullivan et Swift 2003). La susceptibilité des efflorescences de dinoflagellés à la turbulence pourrait, en fait, être en partie liée à un effet indirect de la turbulence via une inhibition des migrations verticales qui provoquerait une limitation en azote de la croissance, plutôt qu'à un effet direct sur la division cellulaire.

BIBLIOGRAPHIE

- Anderson, D.M. and D. Wall. 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. J. Phycol. 14: 224-234.
- Anderson, D.M. and F.M.M. Morel. 1979. The seeding of two red tide blooms by the germination of benthic *Gonyaulax tamarensis* hypnocysts. Estuar. Coast. Mar. Sci. 8: 279-293.
- Anderson, D.M. 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. J. Phycol. 16: 166-172.
- Anderson, M.A., F.M.M. Morel. 1982. The influence of aqueous iron chemistry on the uptake of iron by the coastal diatom *Thalassiosira weissflogii*. Limnol. Oceanogr. 27: 789-813.
- Anderson, D.M., D.M. Kulis, J.A. Orphanos, and A.R. Ceurvels. 1982. Distribution of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* in the southern New England region. Est. Coast. Shelf Sci. 14: 447-458.
- Anderson, D.M., S.W. Chisholm, and C.J. Watras. 1983. Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. Mar. Biol. 76: 179-189.
- Anderson, D.M. and K.D. Stolzenbach. 1985. Selective retention of two dinoflagellates in a well-mixed estuarine embayment: The importance of diel vertical migration and surface avoidance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 25: 39-50.
- Anderson, D.M. and B.A. Keafer. 1987. An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. Nature. 325: 616-617.
- Anderson, D.M., D.M. Kulis, G.J. Doucette, J.C. Gallagher, and E. Balech. 1994. Biogeography of toxic dinoflagellates in the genus *Alexandrium* from the northeastern United States and Canada. Mar. Biol. 120: 467-478.
- Anderson, D.M. 1995. Toxic red tides and harmful algal blooms: A practical challenge in coastal oceanography. Rev. Geophys. 33 suppl.
- Anderson, D.M. 1998. Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. Dans: Physiological ecology of harmful algal blooms

- (eds Anderson, D.M., A.D. Cembella, and G.M. Hallegraeff), NATO ASI Series, Vol G41. Springer-Verlag, New York, pp. 29-48.
- Anderson D.M., B.A. Keafer, W.R. Geyer, R.P. Signell, and T.C. Loder. 2005. Toxic *Alexandrium* blooms in the western Gulf of Maine: The plume advection hypothesis revisited. *Limnol. Oceanogr.* 50: 328-345.
- Arzul, G., M. Seguel, L. Guzman, and E. Erard-Le Denn. 1999. Comparison of allelopathic properties in three toxic *Alexandrium* species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 232: 285-295.
- Bates, S.S. 1997. Toxic phytoplankton on the Canadian east coast: Implications for aquaculture. *Bull. Aquacult. Assoc. Can.* 97: 9-18.
- Bérard-Therriault, L., M. Poulin, and L. Bossé. 1999. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires. *Publ. Spéc. Can. Sci. Halieut. Aquat.* 128: 387p.
- Berdalet, E. 1992. Effects of turbulence on the marine dinoflagellate *Gymnodinium nelsonii*. *J. Phycol.* 28: 267-272.
- Blanco, J., J. Marino, and M.J. Campos. 1985. The first toxic bloom of *Gonyaulax tamarensis* detected in Spain (1984). Dans: Toxic dinoflagellates (eds Anderson, D.M., A.W. White and D.G. Baden), pp. 79-84.
- Blasco, D. 1978. Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California Coast. *Mar. Biol.* 46: 41-47.
- Blasco, D., M. Levasseur, R. Gelinás, R. Larocque, A.D. Cembella, B. Huppertz, and E. Bonneau. 1998. Monitoring du phytoplancton toxique et des toxines de type IPM dans les mollusques du Saint-Laurent: 1989-1994. *Rapp. Stat. Can. Hydrogr. Sci. Océan.* 117 p.
- Blasco, D., M. Levasseur, E. Bonneau, R. Gelinás, and T.T. Packard. 2003. Patterns of paralytic shellfish toxicity in the St. Lawrence region in relationship with the abundance and distribution of *Alexandrium tamarensis*. *Scientia Marina* 67: 261-278.
- Bode, A., J.A. Botas, and E. Fernández. 1997. Nitrate storage by phytoplankton in a coastal upwelling environment. *Mar. Biol.* 129: 399-406.
- Bricelj, V.M. and D.J. Lonsdale. 1997. *Aureococcus anophagefferens*: Causes and ecological consequences of brown tides in U.S. mid-Atlantic coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1023-1038.

- Calbet, A., D. Vaqué, J. Felipe, M. Vila, M. Montserrat Sala, M. Alcaraz, and Estrada. 2003. Relative grazing impact of microzooplankton and mesozooplankton on a bloom of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 259: 303-309.
- Carlsson, P., E. Granéli. 1993. Availability of humic bound nitrogen for coastal phytoplankton. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 36: 433-447.
- Carlsson, P., E. Graneli, P. Tester, and L. Boni, L. 1995. Influences of riverine humic substances on bacteria, protozoa, phytoplankton, and copepods in a coastal plankton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127: 213-221.
- Carlsson, P. and E. Granéli. 1998. Utilization of dissolved organic matter (DOM) by phytoplankton, including harmful species. Dans: *Physiological ecology of harmful algal blooms* (eds Anderson, D.M., A.D. Cembella, and G.M. Hallegraeff), NATO ASI Series, Vol G41. Springer-Verlag, New York, pp. 509-524.
- Carlsson, P., H. Edling, and C. Bechemin. 1998. Interactions between a marine dinoflagellate (*Alexandrium catenella*) and a bacterial community utilizing riverine humic substances. *Aquat. Microb. Ecol.* 16: 65-80.
- Cembella, A.D., J.-C. Therriault, and P. Béland. 1988a. Toxicity of cultured isolates and natural populations of *Protogonyaulax tamarensis* from the St. Lawrence estuary. *J. Shellfish Res.* 7: 611-621.
- Cembella, A.D., J. Turgeon, J.-C. Therriault, and P. Béland. 1988b. Spatial distribution of *Protogonyaulax tamarensis* resting cysts in nearshore sediments along the north coast of the lower St. Lawrence estuary. *J. Shellfish Res.* 7: 597-609.
- Cembella, A.D. and J.C. Therriault. 1989. Population dynamics and toxin composition of *Protogonyaulax tamarensis* from the St. Lawrence Estuary. Dans: *Red tides: biology, environmental science and toxicology* (eds. Okaichi, T., D.M. Anderson, and T. Nemoto), Elsevier, New York, pp. 81-84.
- Cembella, A.D., A.G. Bauder, N.I. Lewis, and M.A. Quilliam. 2001. Association of the gonyaulacoid dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii* with spirolide toxins in size-fractionated plankton. *J. Plankton Res.* 23: 1413-1419.
- Chang, J. and E.J. Carpenter. 1985. Blooms of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in a Long Island estuary: Box model analysis of bloom maintenance. *Mar. Biol.* 89: 83-93.

- Chung, H.K. and I.J. Hodgkiss. 1993. Characteristics of red tides caused by *Alexandrium catenella* (Whedon and Kofoid) Balech in Hong Kong. Dans: Toxic phytoplankton blooms in the sea (eds Smayda, T.J. and Y. Shimizu) Elsevier, Amsterdam (Netherlands), pp. 263-268.
- Colin, S.P. and H.G. Dam. 2002. Latitudinal differentiation in the effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium* spp. on the feeding and reproduction of populations of the copepod *Acartia hudsonica*. Harmful Algae. 1: 113-125.
- Collos, Y., C. Gagne, M. Laabir, A. Vaquer, P. Cecchi, and P. Souchu. 2004. Nitrogenous nutrition of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in cultures and in Thau lagoon, Southern France. J. Phycol. 40: 96-103.
- Cullen, J.J. and S.G. Horrigan. 1981. Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. Mar. Biol. 62: 81-89.
- Cullen, J.J. and M.R. Lewis. 1988. The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. J. Plankton Res. 10: 1039-1063.
- Cullen, J.J. and J.G. MacIntyre. 1998. Behavior, physiology, and the niche of depth-regulating phytoplankton. Dans: Physiological ecology of harmful algal blooms (eds Anderson, D.M., D. Ca, and G.M. Hallegraeff), NATO ASI Series, Vol G41. Springer-Verlag, New York, p 559-579.
- Destombe, C. and A. Cembella. 1990. Mating-type determination, gametic recognition and reproductive success in *Alexandrium excavatum* (Gonyaulacales, Dinophyta), a toxic red-tide dinoflagellate. Phycologia 29: 316-325.
- Diaz, F. and P. Raimbault. 2000. Nitrogen regeneration and dissolved organic nitrogen release during spring in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions): Implications for the estimation of new production. Mar. Ecol. Prog. Ser. 197: 51-65.
- Doblin, M.A., S.I. Blackburn, and G.M. Hallegraeff. 1999. Growth and biomass stimulation of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Graham) by dissolved organic substances. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 236: 33-47.

- Doblin, M.A., S.I. Blackburn, and G.M. Hallegraeff. 2000. Intraspecific variation in the selenium requirement of different geographic strains of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. J. Plankton Res. 22: 421-432.
- Donaghay, P.L. and T.R. Osborn. 1997. Toward a theory of biological-physical control of harmful algal bloom dynamics and impacts. Limnol. Oceanogr. 42: 1283-1296.
- Dortch, Q. 1982. Effect of growth conditions on accumulation of internal nitrate, ammonium, amino acids and protein in three marine diatoms. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 61: 243-264.
- Dortch, Q., J.R. Clayton, S.S. Thoresen, and S.I. Ahmed. 1984. Species differences in accumulation of nitrogen pools in phytoplankton. Mar. Biol. 81: 237-250.
- Dortch, Q., J.R. Clayton, S.S. Thoresen, J.S. Cleveland, S.L. Bressler, and S.I. Ahmed. 1985. Nitrogen storage and use of biochemical indices to assess nitrogen deficiency and growth rate in natural plankton populations. J. Mar. Res. 43: 437-464.
- Doucette, G.J., A.D. Cembella, and G.L. Boyer. 1989. Cyst formation in the red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae): Effects of iron stress. J. Phycol. 25: 721-731.
- Doucette, G.J., M. Kodama, S. Franca, and S. Gallacher. 1998. Bacterial interactions with harmful algal bloom species: bloom ecology, toxigenesis, and cytology. Dans: Physiological ecology of harmful algal blooms (eds Anderson, D.M., A.D. Cembella, and G.M. Hallegraeff) Springer-Verlag, Berlin, pp. 619-647.
- Eilertsen, H.C. and T. Wyatt. 1998. A model of *Alexandrium* population dynamics. Dans: Harmful algae (eds Reguera, B., J. Blanco, M.L. Fernandez, and T. Wyatt), Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 1998, Vigo, pp. 196-199.
- Ellegaard, M., D.M. Kulis, D.M. Anderson. 1998. Cysts of Danish *Gymnodinium nolleri* Ellegaard et Moestrup sp. ined. (Dinophyceae): studies on encystment, excystment and toxicity. J. Plankton Res. 20: 1743-1755.
- El-Sabh, M. 1976. Surface circulation pattern in the Gulf of St. Lawrence. J. Fish. Res. Board Can. 33: 124-138.
- El-Sabh, M. 1979. The Lower St. Lawrence Estuary as a physical oceanographic system. Naturaliste can. 106: 55-73.

- El-Sabh, M.I. and N. Silverberg. 1990. The St. Lawrence Estuary: Introduction. Dans: Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence (eds El-Sabh, M.I. and N. Silverberg) Springer-Verlag, New-York, pp. 1-7.
- Fauchot, J., M. Levasseur, S. Roy, R. Gagnon, and A. Weise. 2005a. Environmental factors controlling *Alexandrium tamarens* (Dinophyceae) growth rate during a red tide event in the St. Lawrence estuary (Canada). *J. Phycol.* 31: 263-272.
- Fauchot J., M. Levasseur, and S. Roy. 2005b. Daytime and nighttime vertical migrations of *Alexandrium tamarens* in the St. Lawrence estuary (Canada). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296:241-250.
- Fistarol, G.O., C. Legrand, E. Selander, C. Hummert, W. Stolte, and E. Granéli. 2004. Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and on algal monocultures. *Aquat. Microb. Ecol.* 35: 45-56.
- Fraga, S., D.M. Anderson, I. Bravo, B. Reguera, K.A. Steidinger, and C.M. Yentsch. 1988. Influence of upwelling relation on dinoflagellates and shellfish toxicity in Ria de Vigo, Spain. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 27: 349-361.
- Frangópulos, M., C. Guisande, E. deBlas, and I. Maneiro. 2004. Toxin production and competitive abilities under phosphorus limitation of *Alexandrium* species. *Harmful algae* 3: 131-139.
- Franks, P.J.S. 1992. Sink or swim: Accumulation of biomass at fronts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82: 1-12.
- Franks, P.J.S. and D.M. Anderson. 1992. Alongshore transport of a toxic phytoplankton bloom in a buoyancy current: *Alexandrium tamarens* in the Gulf of Maine. *Mar. Biol.* 116: 153-164.
- Franks, P.J.S. 1997. Models of harmful algal blooms. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1273-1282.
- Gagnon, R., M. Levasseur, A.M. Weise, J. Fauchot, P.G.C. Campbell, B. Vigneault, B. Weissenboeck, A. Merzouk, and M. Gosselin. 2005. Growth stimulation of *Alexandrium tamarens* (Dinophyceae) by humic substances from the Manicouagan river (Eastern Canada). *J. Phycol.* 41: 489-497.
- Garcés, E., M. Delgado, M. Maso, and J. Camp. 1998. Life history and in situ growth rates of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae, Pyrrophyta). *J. Phycol.* 34: 880-887.

- Garcés, E., M. Delgado, M. Maso, and J. Camp. 1999. In situ growth rate and distribution of the ichthyotoxic dinoflagellate *Gyrodinium corsicum* Paulmier in an estuarine embayment (Alfacs Bay, NW Mediterranean Sea). *J. Plankton Res.* 21: 1977-1991.
- Garcés, E. and M. Maso. 2001. Phytoplankton potential growth rate versus increase in cell numbers: Estimation of cell lysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 212: 297-300.
- Garcés, E., M. Maso, and J. Camp. 2002. Role of temporary cysts in the population dynamics of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae). *J. Plankton Res.* 24: 681-686.
- Garcés, E., I. Bravo, M. Vila, R.I. Figueroa, M. Masó, and N. Sampedro. 2004. Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean). *J. Plankton Res.* 26: 637-645.
- Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan. (eds Glibert, P. and G. Pitcher) SCOR and IOC, Baltimore and Paris. 86 pp.
- Godhe, A., F. Noren, M. Kuylenskierna, C. Ekberg, and B. Karlson. 2001. Relationship between planktonic dinoflagellate abundance, cysts recovered in sediment traps and environmental factors in the Gullmar Fjord, Sweden. *J. Plankton Res.* 23: 923-938.
- Gosselin, S., L. Fortier, and J.A. Gagné. 1989. Vulnerability of marine fish larvae to the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 57: 1-10.
- Granéli, E. and M.O. Moreira. 1990. Effects of river water of different origin on the growth of marine dinoflagellates and diatoms in laboratory cultures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 136: 89-106.
- Granéli, E., E. Paasche, and S.Y. Maestrini. 1993. Three years after the *Chrysochromulina polylepis* bloom in scandinavian waters in 1988: somme conclusions of recent research and monitoring. Dans: Toxic phytoplankton blooms in the sea (eds Smayda, T.J. and Y. Shimizu) Elsevier, Amsterdam (Netherlands), pp. 23-32.
- Granéli, E., Anderson, D. M., Carlsson, P., Maestrini, S. Y. 1997. Light and dark carbon uptake by *Dinophysis* species in comparison to other photosynthetic and heterotrophic dinoflagellates. *Aquat. Microb. Ecol.* 13: 177-186.
- Granéli, E. and P. Carlsson. 1998. The ecological significance of phagotrophy in photosynthetic flagellates. Dans: Physiological ecology of harmful algal blooms (Anderson, D.M., A.D.

- Cembella, and G.M. Hallegraeff) NATO ASI Series, Vol G41. Springer-Verlag, New York, pp. 539-557.
- Granéli, E., P. Carlsson, and C. Legrand. 1999. The role of C, N and P in dissolved and particulate organic matter as a nutrient source for phytoplankton growth, including toxic species. *Aquat. Ecol.* 33: 17-27.
- Gratton, Y. and A.F. Vézina. 1994. Variabilité des phénomènes physiques et biologiques à la méso-échelle dans l'estuaire maritime du St-Laurent. *Océanis* 20: 45-57.
- Grzebyk, D., C. Béchemin, C.J. Ward, C. Vérité, G.A. Codd, and S.Y. Maestrini. 2003. Effects of salinity and two coastal waters on the growth and toxin content of the dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *J. Plankton Res.* 25: 1-15.
- Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32: 79-99.
- Hallegraeff, G.M., M.A. McCausland, and R.K. Brown. 1995. Early warning of toxic dinoflagellate blooms of *Gymnodinium catenatum* in southern Tasmanian waters. *J. Plankton Res.* 17: 1163-1176.
- Hansen, P.J. 1989. The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*: Effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: 105-116.
- Harrison, W.G. 1983. Uptake and recycling of soluble reactive phosphorus by marine microplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 127-135.
- Heaney, S.I. and R.W. Eppley. 1981. Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Res.* 3: 331-344.
- Hunke, E.C. and J.K. Dukowicz. 1997. An Elastic-Viscous-Plastic Model for Sea Ice Dynamics. *J. Phys. Oceanogr.* 27: 1849-1867.
- Huntley, M.E. 1982. Yellow water in La Jolla Bay, California, July 1980. II. Suppression of zooplankton grazing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63: 81-92.
- Huntley, M., P. Sykes, S. Rohan, and V. Marin. 1986. Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: Mechanism, occurrence and significance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: 105-120.

- Ichimi, K., M. Yamasaki, Y. Okumura, and T. Suzuki. 2001. The growth and cyst formation of a toxic dinoflagellate, *Alexandrium tamarense*, at low water temperatures in northeastern Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 261: 17-29.
- Imai, I. and S. Itakura. 1999. Importance of cysts in the population dynamics of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Mar. Biol.* 133: 755-762.
- Ingram, R.G. and M.I. El-Sabh. 1990. Fronts and mesoscale features in the St. Lawrence Estuary. Dans: *Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence* (eds El-Sabh, M.I. and N. Silverberg), Springer-Verlag, New York, pp. 71-93.
- Ishikawa A. and A. Taniguchi. 1996. Contribution of benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 140: 169-178.
- Janowitz, G.S. and D. Kamykowski. 1999. An expanded Eulerian model of phytoplankton environmental response. *Ecol. Model.* 118: 237-247.
- John, E.H. and K.J. Flynn. 1999. Amino acid uptake by the toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Mar. Biol.* 133: 11-19.
- Juhl, A.R., V.L. Trainer, and M.I. Latz. 2001. Effect of fluid shear and irradiance on population growth and cellular toxin content of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Limnol. Oceanogr.* 46: 758-764.
- Juhl, A.R. and M. Latz. 2002. Mechanisms of fluid shear-induced inhibition of population growth in a red-tide dinoflagellate. *J. Phycol.* 38: 683-694.
- Kamykowski, D. 1974. Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. *J. Mar. Res.* 32: 67-89.
- Kamykowski, D. 1981a. Laboratory experiments on the diurnal vertical migration of marine dinoflagellates through temperature gradients. *Mar. Biol.* 62: 57-64.
- Kamykowski, D. 1981b. The simulation of a southern California red tide using characteristics of a simultaneously-measured internal wave field. *Ecol. model.* 12: 253-265.
- Kamykowski, D. and H. Yamazaki. 1997. A study of metabolism-influenced orientation in the diel vertical migration of marine dinoflagellates. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1189-1202.

- Kamykowski, D., E.J. Milligan, and R.E. Reed. 1998a. Relationships between geotaxis/phototaxis and diel vertical migration in autotrophic dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 20: 1781-1796.
- Kamykowski, D., E.J. Milligan, and R.E. Reed. 1998b. Biochemical relationships with the orientation of the autotrophic dinoflagellate *Gymnodinium breve* under nutrient replete conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167: 105-117.
- Kim, Y.-O., M.-H. Park, and M.-S. Han. 2002. Role of cyst germination in the bloom initiation of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Masan Bay, Korea. *Aquat. Microb. Ecol.* 29: 279-286.
- Kishi, M.J. and S. Ikeda. 1986. Population dynamics of "red tide" organisms in eutrophicated coastal waters: Numerical experiment of phytoplankton bloom in the East Seto Inland Sea, Japan. *Ecol. model.* 31: 145-174.
- Kishi, M.J. and S. Ikeda. 1989. Numerical simulation of red tide and sensitivity analysis of biological parameters. Dans: *Red tides: biology, environmental science and toxicology* (eds Okaichi, T., D.M. Anderson, and T. Nemoto) Elsevier, New York, pp. 177-180.
- Koutitonsky, V.G., R.E. Wilson, and M.I. El-Sabh. 1990. On the seasonal response of the Lower St. Lawrence Estuary to buoyancy forcing by regulated river runoff. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 31: 359-379.
- Koutitonsky, V.G. and G.L. Bugden. 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion. Dans: *The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary?* (ed Therriault J.-C.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 113: 57-90.
- Kremp A. and A.-S. Heiskanen. 1999. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Mar. Biol.* 134: 771-777.
- Kremp A. and D.M. Anderson. 2000. Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea. *J. Plankton Res.* 22: 1311-1327.
- Larocque, R. and A.D. Cembella. 1990. Ecological parameters associated with the seasonal occurrence of *Alexandrium* spp. and consequent shellfish toxicity in the lower St.

- Lawrence estuary (eastern Canada). Dans: Toxic Marine Phytoplankton (eds Granéli, E., B. Sundström, L. Edler, and D.M. Anderson), Elsevier Science Publishing Co., Inc., New York, pp. 368-373.
- Levasseur, M., J.-C. Therriault, and L. Legendre. 1984. Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 211-222.
- Levasseur, M., T. Gamache, I. Saint-Pierre, and S. Michaud. 1995. Does the cost of NO₃⁻ reduction affect the production of harmful compounds by *Alexandrium excavatum*? Dans: Harmful Marine Algal Blooms (eds Lassus, P., G. Arzul, E. Erard, P. Gentien, and C. Marcaillou), Lavoisier, Intercept Ltd, Paris, pp. 463-468.
- Levasseur, M., L. Bérard-Therriault, E. Bonneau, and S. Roy. 1998. Distribution of the toxic dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii* in the gulf of St. Lawrence, Canada. Dans: Harmful algae. (eds Reguera, B., J. Blanco, M.L. Fernandez, and T. Wyatt) Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1998, Vigo, pp. 54-57.
- Lilly, E.L., D.M. Kulis, P. Gentien, and D.M. Anderson. 2002. Paralytic shellfish poisoning toxins in France linked to human-introduced strain of *Alexandrium catenella* from the western Pacific: evidence from DNA and toxin analysis. *J. Plankton Res.* 24: 443-452.
- Liu, G., G.S. Janowitz, and D. Kamykowski. 2001a. A biophysical model of population dynamics of the autotrophic dinoflagellate *Gymnodinium breve*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210: 101-124.
- Liu, G., G.S. Janowitz, and D. Kamykowski. 2001b. Influence of environmental nutrient conditions on *Gymnodinium breve* (Dinophyceae) population dynamics: a numerical study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213: 13-37.
- Lovejoy, C., J.P. Bowman, and G.M. Hallegraeff. 1998. Algicidal effects of a novel marine *Pseudoalteromonas* isolate (class Proteobacteria, Gamma subdivision) on harmful algal bloom species of the genera *Chattonella*, *Gymnodinium*, and *Heterosigma*. *Appl. Environ. Microbiol.* 64: 2806-2813.
- Lund, J.W.G., C. Kipling, and E.D. Le Cren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-178.

- MacIntyre, J.G., J.J. Cullen, and A.D. Cembella. 1997. Vertical migration, nutrition and toxicity in the dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 148: 201-216.
- Maguer, J.F., S. L'Helguen, C. Madec, and P. Le Corre. 1998. Uptake and regeneration of nitrogen in the well-mixed waters of the English Channel: new and regenerated productions. Oceanologica Acta 21: 861-870.
- Maguer, J.F., S. L'Helguen, and P. Le corre. 2000. Nitrogen uptake by phytoplankton in a shallow water tidal front. Estuar. Coast. Shelf Sci. 51: 349-357.
- Maranda, L., D.M. Anderson, and Y. Shimizu. 1985. Comparison of toxicity between populations of *Gonyaulax tamarensis* of eastern North American waters. Estuar. Coast. Shelf Sci. 21: 401-410.
- Margalef, R., M. Estrada, and D. Blasco. 1979. Functional morphology of oraganisms involved in red tide, as adapted to decaying turbulence. Dans: Toxic dinoflagellate blooms (eds Taylor, D.L. and H.H. Seliger), Elsevier, New York, pp. 89-94.
- Marsden, R.F. and Y. Gratton. 1998. Surface pulses in the lower St. Lawrence Estuary. Atmosphere-Ocean 36: 271-295.
- McGillicuddy, D.J., R.P. Signell, C.A. Stock, M.D. Keafer, M.D. Keller, R.D. Hetland, and D.M. Anderson. 2003. A mechanism for offshore initiation of harmful algal blooms in the coastal Gulf of Maine. J. Plankton Res. 25: 1131-1138.
- Medcof, J.C., N. Morin, A. Nadeau, and A. Lachance. 1966. Survey of incidence and risks of paralytic shellfish poisoning in the Province of Quebec.
- Mertz, G., M.I. El-Sabh, and V.G. Koutitonsky. 1988. Wind-driven motions at the mouth of the Lower St. Lawrence Estuary. Atmosphere-Ocean 26: 509-523.
- Mertz, G., M.I. El-Sabh, and V.G. Koutitonsky. 1989. Low frequency variability in the Lower St. Lawrence Estuary. J. Mar. Res. 47: 285-302.
- Montesor, M. and D. Marino. 1996. Modulating effect of cold-dark storage on excystment in *Alexandrium pseudogonyaulax* (Dinophyceae). Mar. Biol. 127: 55-60.
- Morton, S.L. and D.R. Norris. 1990. Role of temperature, salinity, and light on the seasonality of *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge. Dans: Toxic Marine Phytoplankton (eds Graneli, E., B. Sundstroem, L. Edler, and D.M. Anderson) Elsevier, New York, pp. 201-205.

- Nagasaki, K., M. Ando, I. Imai, S. Itakura, and Y. Ishida. 1994a. Virus-like particles in *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae): a possible red tide disintegration mechanism. *Mar. Biol.* 119: 307-312.
- Nagasaki, K., M. Ando, S. Itakura, I. Imai, and Y. Ishida. 1994b. Viral mortality in the final stage of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide. *J. Plankton Res.* 16: 1595-1599.
- Nagasaki, K., Y. Tomar, K. Tarutani, N. Katanozaka, S. Yamanaka, H. Tanabe, and M. Yamaguchi. 2003. Growth characteristics and intraspecies host specificity of a large virus infecting the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Appl. Environ. Microb.* 69: 2580-2586.
- Nagasaki, K., Y. Tomaru, K. Nakanishi, N. Hata, N. Katanozaka, and M. Yamaguchi. 2004. Dynamics of *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and its viruses in Ago Bay, Japan. *Aquat. Microb. Ecol.* 34: 219-226.
- Nishitani, L. and K.K. Chew. 1984. Recent developments in paralytic shellfish poisoning research. *Aquaculture* 39: 317-329.
- Nielsen, G., H. Kaas, and H. Ravn. 1993. Vertical migration of *Gyrodinium aureolum* in an artificial water column. Dans: Toxic phytoplankton blooms in the sea (eds Smayda, T.J. and Y. Shimizu) Elsevier, New York, pp. 789-794.
- Oh, S.J., T. Yamamoto, Y. Kataoka, O. Matsuda, Y. Matsuyama, and Y. Kotani. 2002. Utilization of dissolved organic phosphorus by two toxic dinoflagellates, *Alexandrium tamarensis* and *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Fish. Sci.* 68: 416-424.
- Olsson, P. and E. Granéli. 1991. Observations on diurnal vertical migration and phased cell division for three coexisting marine dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 13: 1313-1324.
- Parkhill, J.-P. and A.D. Cembella. 1999. Effects of salinity, light and inorganic nitrogen on growth and toxigenicity of the marine dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* from northeastern Canada. *J. Plankton Res.* 21: 939-955.
- Passow, U. 1991. Vertical migrations of *Gonyaulax catenata* and *Mesodinium rubrum*. *Mar. Biol.* 110: 455-463.
- Perez, C.C., S. Roy, M. Lavoie, and D.M. Anderson. 1998. Control of germination of *Alexandrium tamarensis* (Dinophyceae) cysts from the lower St. Lawrence Estuary (Canada). *J. Phycol.* 34: 242-249.

- Prakash, A. 1967. Growth and toxicity of a marine dinoflagellate, *Gonyaulax tamarensis*. J. Fish. Res. Bd. Canada. 24: 1589-1606.
- Prakash, A., M.A. Rashid, A. Jensen, and D.V. Subba Rao. 1973. Influence of humic substances on the growth of marine phytoplankton: diatoms. Limnol. Oceanogr. 18: 516-524.
- Richardson, K., J. Beardall, and J.A. Raven. 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. New Phytol. 93: 157-191.
- Robineau, B., L. Fortier, J.A. Gagné, and A.D. Cembella. 1991a. Comparison of the response of five larval fish species to the toxic dinoflagellate *Alexandrium excavatum* (Braarud) Balech. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 153: 225-242.
- Robineau, B., J.A. Gagne, L. Fortier, and A.D. Cembella. 1991b. Potential impact of a toxic dinoflagellate (*Alexandrium excavatum*) bloom on survival of fish and crustacean larvae. Mar. Biol. 108: 293-301.
- Roy, S., B. Long, M. Levasseur, Y. Theberge, E. Bonneau, and J.F. Cremer. 1999. Influence of sediment transport on remobilisation of sedimentary cysts of *Alexandrium tamarensis* from the lower St. Lawrence Estuary. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1893: 43.
- Runge J.A. and Y. Simard. 1990. Zooplankton of the St. Lawrence Estuary: the imprint of physical processes on its composition and distribution. Dans: Oceanography of a large-scale estuarine system, the St. Lawrence (eds El-Sabh, M.I. and N. Silverberg) Springer-Verlag, New-York., Coastal and estuarine studies, Vol. 39: 296-320.
- Saucier, F.J., F. Roy, D. Gilber, P. Pellerin, and H. Ritchie. 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. J. Geophys. Res. 108: 1-20.
- Saucier, F.J., S. Senneville, S. Prinsenberg, F. Roy, P. Gachon, D. Caya, and R. Laprise. 2004. Modeling the ice-ocean seasonal cycle in Hudson Bay, Foxe Basin and Hudson Strait, Canada. Clim. Dyn., 23: 303-326.
- Savenkoff, C., A.F. Vezina, and Y. Gratton. 1997. Effect of a freshwater pulse on mesoscale circulation and phytoplankton distribution in the lower St. Lawrence Estuary. J. Mar. Res. 55: 353-381.
- Semtner, A.J.Jr. 1976. A model for the thermodynamic growth of sea ice in numerical investigations of climate. J. Phys. Oceanogr. 6: 379-389.

- Smayda, T.J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. Dans: Toxic Marine Phytoplankton. (eds Graneli, E., B. Sundstroem, L. Edler, and D.M. Anderson) Elsevier Science Publishing Co., pp. 29-40.
- Smayda, T.J. 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1137-1153.
- Smayda, T.J. 2002. Turbulence, watermass stratification and harmful algal blooms: an alternate view and frontal zones as "pelagic seed banks". *Harmful Algae*. 1: 95-112.
- Sorokin, Y.I. 2002. Dynamics of inorganic phosphorus in pelagic communities of the Sea of Okhotsk. *J. Plankton Res.* 24: 1253-1263.
- Steidinger, K.A. and O. Moestrup. 1990. The taxonomy of *Gonyaulax*, *Pyrodinium*, *Alexandrium*, *Gessnerium*, *Protogonyaulax* and *Goniodoma* (workshop). Dans: Toxic marine phytoplankton (eds Granéli, E., B. Sundström, L. Edler, and D.M. Anderson) Elsevier, New York, pp. 522-523.
- Sullivan, J.M. and E. Swift. 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., E. Swift, P.L. Donaghay, and J.E.B. Rines. 2003. Small-scale turbulence affects the division rate and morphology of two red-tide dinoflagellates. *Harmful Algae*. 2: 183-199.
- Suttle C.A., A.M. Chan, and M.T. Cottrell. 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary production. *Nature*. 347: 467-469.
- Tarutani K., K. Nagasaki, and M. Yamaguchi. 2000. Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom-forming phytoplankton *Heterosigma akashiwo*. *Appl. Environ. Microb.* 66: 4916-4920.
- Tarutani, K., K. Nagasaki, S. Ikatura, and M. Yamaguchi. 2001. Isolation of a virus infecting the novel shellfish-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Aquat. Microb. Ecol.* 23: 103-111.
- Teegarden, G.J. and A.D. Cembella. 1996. Grazing of toxic dinoflagellates, *Alexandrium spp.*, by adult copepods of coastal Maine: Implications for the fate of paralytic shellfish toxins in marine food webs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 196: 145-176.

- Teegarden, G.J. 1999. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181: 163-176.
- Teegarden, G.J., A.D. Cembella, and E.G. Durbin. 1999. Copepod grazing of toxic *Alexandrium* spp.: Does the presence of toxin affect particle selection? *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2262: 85-86.
- Tester, P.A., R.P. Stumpf, F.M. Vukovich, P.K. Folwer, and J.T. Turner. 1991. An expatriate red tide bloom: Transport, distribution, and persistence. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1053-1061.
- Therriault, J.C. and M. Levasseur. 1985. Control of phytoplankton production in the Lower St. Lawrence Estuary: light and freshwater runoff. *Nat. Can.* 112: 77-96.
- Therriault, J.C., J. Painchaud, and M. Levasseur. 1985. Factors controlling the occurrence of *Protogonyaulax tamarensis* and shellfish toxicity in the St. Lawrence Estuary: freshwater runoff and the stability of the water column. Dans: *Toxic dinoflagellates* (Anderson, D.M., A.W. White, and D.G. Baden), Elsevier Science Publishing Co., New York, pp. 141-146.
- Therriault, J.C. and M. Levasseur. 1986. Freshwater runoff control of the spatio-temporal distribution of phytoplankton in the Lower St. Lawrence Estuary. Dans: *The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems* (ed Skreslet, S.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 251-260.
- Thomas, W.H. and C.H. Gibson. 1990. Quantified small-scale turbulence inhibits a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* Stein. *Deep-Sea Res.* 37: 1583-1593.
- Tillmann, U. and U. John. 2002. Toxic effects of *Alexandrium* spp. on heterotrophic dinoflagellates: an allelochemical defence mechanism independent of PSP-toxin content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230: 47-58.
- Truscott, J.E. 1995. Environmental forcing of simple plankton models. *J. Plankton Res.* 17: 2207-2232.
- Turgeon, J., A.D. Cembella, J.-C. Therriault, and P. Béland. 1990. Spatial distribution of resting cysts of *Alexandrium* spp. in sediments of the lower St. Lawrence Estuary and the Gaspé coast (eastern Canada). Dans: *Toxic Marine Phytoplankton* (eds Graneli, E., B. Sundstroem, L. Edler, and D.M. Anderson), Elsevier Science Publishing Co., Inc., pp 238-243.

- Turner, J.T. and D.M. Anderson. 1983. Zooplankton grazing during dinoflagellate blooms in a Cape Cod embayment, with observations of predation upon tintinnids by copepods. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 4: 359-374.
- Turner, J. T. and P.A. Tester. 1997. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1203-1214.
- Turner, J.T., P.A. Tester, and P.J. Hansen. 1998. Interactions between toxic marine phytoplankton and metazoan and protistan grazers. Dans: *Physiological ecology of harmful algal blooms* (eds Anderson, D.M., D. CA and G.M. Hallegraeff) NATO ASI Series, Vol G41. Springer-Verlag, New York, pp. 453-474.
- Turpin, D.H., P.E.R. Dobell, and F.J.R. Taylor. 1978. Sexuality and cyst formation in Pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Phycol.* 14: 235-238.
- Turriff, N., J.A. Runge, and A.D. Cembella. 1995. Toxin accumulation and feeding behaviour of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* exposed to the red-tide dinoflagellate *Alexandrium excavatum*. *Mar. Biol.* 123: 55-64.
- Tyler, M.A. and H.H. Seliger. 1981. Selection for a Red Tide Organism: Physiological Responses to the Physical Environment. *Limnol. Oceanogr.* 26: 310-324.
- Uchida T., M. Yamaguchi, Y. Matsuyama, and T. Honjo. 1995. The red-tide dinoflagellate *Heterocapsa* sp. kills *Gyrodinium instriatum* by cell contact. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 301-303.
- Uchida, T., S. Toda, Y. Matsuyama, M. Yamaguchi, Y. Kotani, and T. Honjo. 1999. Interactions between the red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241: 285-299.
- Uve, S. 1986. Impact of copepod grazing on the red-tide flagellate *Chattonella antiqua*. *Mar. Biol.* 92: 35-43.
- Vézina, A.F., Y. Gratton, and P. Vinet. 1995. Mesoscale physical-biological variability during a summer phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence Estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 41: 393-411.
- Watanabe, M., K. Kohata, and T. Kimura. 1991. Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification. *Limnol. Oceanogr.* 36: 593-602.

- Watras, C.J., S.W. Chisholm, and D.M. Anderson. 1982. Regulation of growth in an estuarine clone of *Gonyaulax tamarensis* Lebour: Salinity-dependent temperature responses. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 62: 25-37.
- Watras, C.J., V.C. Garcon, R.J. Olson, S.W. Chisholm, and D.M. Anderson. 1985. The effect of zooplankton grazing on estuarine blooms of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. J. Plankton Res. 7: 891-908.
- Weise, A.M., M. Levasseur, F.J. Saucier, S. Senneville, E. Bonneau, S. Roy, G. Sauvé, S. Michaud, and J. Fauchot. 2002. The link between precipitation, river runoff, and blooms of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* in the St. Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 464-473.
- White, A.W. 1976. Growth inhibition caused by turbulence in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax excavata*. J. Fish. Res. Board Can. 33: 2598-2602.
- Wyatt, T. and J. Horwood. 1973. Model which generates red tides. Nature. 244: 238-244.
- Wyatt, T. and F. Saborido-Rey. 1993. Biogeography and time-series analysis of British PSP records, 1968 to 1990. Dans: Toxic phytoplankton blooms in the sea (Smayda, T.J. and Y. Shimizu), Elsevier, Amsterdam (Netherlands), pp. 73-78.
- Wyatt, T. and I.R. Jenkinson. 1997. Notes on *Alexandrium* population dynamics. J. Plankton Res. 19: 551-575
- Yamamoto, T. and K. Tarutani. 1999. Growth and phosphate uptake kinetics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* from Hiroshima Bay in the Seto Inland Sea, Japan. Phycol. Res. 47: 27-32.
- Yamamoto, T., T. Hashimoto, K. Tarutani, and Y. Kotani. 2002. Effects of winds, tides and river runoff on the formation and disappearance of the *Alexandrium tamarensis* bloom in Hiroshima Bay, Japan. Harmful Algae, 1: 301-312.
- Yamamoto, T. and T. Seike. 2003. Modelling the population dynamics of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* in Hiroshima Bay, Japan. II. Sensitivity to physical and biological parameters. J. Plankton Res. 25: 63-81.
- Yamazaki, A.K. and D. Kamykowski. 2000. A dinoflagellate adaptive behavior model: response to internal biochemical cues. Ecol. Model. 134: 59-72.

- Yanagi, T., T. Yamamoto, Y. Koizumi, T. Ikeda, M. Kamizono, and H. Tamori. 1995. A numerical simulation of red tide formation. *J. Mar. Syst.* 6: 269-285.
- Zakardjian, B.A., Y. Gratton, and A.F. Vézina. 2000. Late spring phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence Estuary: the flushing hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192: 31-48.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.