

CENTRE D'ÉTUDE
& DE VALORISATION
DES ALGUES



ALGAE TECHNOLOGY
& INNOVATION
CENTRE

AAP 2017 Eutrophisation en baies algues vertes : produire des connaissances opérationnelles pour décider et agir en Bretagne

Caractérisation des proliférations de macroalgues opportunistes autres que les ulves dans les baies à Algues Vertes bretonnes (CARMA)

Marine LASBLEIZ (Chef de projet Ecophysiologie et Qualité de l'Eau)
Pierre-Emmanuel OMS (Ingénieur de projet océanographie et modélisation)
Sylvain Ballu (Chef de projet Surveillance Marée verte)
Sophie Richier (Responsable de Pôle Ecologie et Environnement)



CEVA

SOMMAIRE

FIGURES	3
TABLEAUX	5
CONTEXTE ET OBJECTIFS	6
PARTIE 1 – ANALYSE ET SYNTHESE DES DONNEES RELATIVES AUX MACROALGUES OPPORTUNISTES AUTRES QUE LES ULVES DANS LES TROIS BAIES ETUDIEES.	8
1. PRESENTATION DES DONNEES UTILISEES	8
2. CARACTERISATION DES TROIS BAIES BRETONNES A MAREES VERTES ETUDIEES	10
2.1. <i>Caractéristiques générales</i>	10
2.2. <i>Caractéristiques particulières de la baie de La Fresnaye</i>	10
2.3. <i>Caractéristiques particulières de la baie de Saint-Brieuc</i>	11
2.4. <i>Caractéristiques particulières de la baie de Douarnenez</i>	13
3. SEQUENCES D'APPARITION DES ALGUES OPPORTUNISTES AUTRES QUE LES ULVES	14
3.1. <i>Baie de La Fresnaye</i>	14
3.1.1. Année 2006	14
3.1.2. Année 2007 à 2009	15
3.1.3. Années 2010 à 2014	16
3.1.4. Années 2015 à 2019	17
3.2. <i>Baie de Saint-Brieuc</i>	19
3.2.1. Le fond de baie de Saint-Brieuc (Morieux et Yffiniac)	19
3.2.2. Le site de Binic	20
3.3. <i>Baie de Douarnenez</i>	22
4. CONCLUSION	25
PARTIE 2 – CARACTERISATION DES TRAITS ECOPHYSIOLOGIQUES DES MACROALGUES	26
1. OBJECTIFS	26
2. MATERIEL ET METHODE	26
2.1. <i>Prélèvement et acclimatation des algues</i>	26
2.2. <i>Identification morphologique et moléculaire des espèces</i>	28
2.3. <i>Expérimentation d'écophysiologie</i>	28
2.3.1. Expérimentation 1 – Mesure des taux de croissance	28
2.3.2. Expérimentation 2 – Mesure des paramètres d'absorption en nutriments	30
3. RESULTATS	34
3.1. <i>Identification morphologique et moléculaire</i>	34
3.1.1. Ectocarpus sp.	34
3.1.2. Cladophora sp.	34
3.1.3. Polysiphonia sp.	35
3.1.4. Ulvaria sp.	35
3.1.5. Ulva sp.	36
3.2. <i>Expérimentation d'écophysiologie 1</i>	36
3.2.1. Ectocarpus sp. – Année 1	37
3.2.2. Cladophora sp. – Année 1	39
3.2.3. Polysiphonia sp. – Année 1	41
3.2.4. Ulvaria sp. – Année 2	43
3.2.5. Ulva sp. – Année 2	45
3.2.6. Evolution morphologique	47
3.2.7. Comparaison des cinq espèces algales	47
3.3. <i>Expérimentation d'écophysiologie 2</i>	55
3.3.1. Suivi des concentrations en nutriments	55

3.3.2.	Cinétiques d'absorption en nutriments.....	59
3.3.3.	Comparaison interspécifique des cinétiques d'absorption.....	64
4.	DISCUSSION.....	68
4.1.	<i>Ectocarpus sp.</i>	68
4.2.	<i>Cladophora sp.</i>	68
4.3.	<i>Ulvaria sp.</i>	69
4.4.	<i>Polysiphonia sp.</i>	69
5.	CONCLUSION	70
PARTIE 3 – OPERATIONNALISATION DU MODELE ECOLOGIQUE MARS3D-ULVES		72
1.	MATERIELS ET METHODES	72
2.	RESULTATS & DISCUSSION	73
2.1.	<i>Biomasses et quota simulés à partir des paramètres physiologiques issus de la littérature et des expériences menées au CEVA.....</i>	<i>74</i>
2.2.	<i>Biomasses et quota simulés à partir des paramètres physiologiques issus du modèle MARS3D-Ulves</i>	<i>78</i>
2.3.	<i>Couplage du module Pylaiella au modèle MARS3D-Ulves et application en baie de Saint Brieuc</i>	<i>82</i>
3.	CONCLUSION	83
ANNEXES.....		86

Figures

FIGURE 1. SITES ET MASSES D'EAU ASSOCIES AUX TROIS BAIES ETUDIEES. LES EXUTOIRES DES PRINCIPAUX COURS D'EAU SONT SIGNALÉS PAR UN CARRE BLEU.	9
FIGURE 2. EVOLUTION SAISONNIERE DES FLUX D'AZOTE INORGANQUES (EN KG/J) APPORTES PAR LE FREMUR DE 2002 A 2019	11
FIGURE 3. EVOLUTION SAISONNIERE DES FLUX D'AZOTE INORGANQUES (EN KG/J) APPORTES PAR LE GOUET, L'URNE ET LE GOUSSANT DE 2002 A 2019.....	12
FIGURE 4. EVOLUTION SAISONNIERE DES FLUX D'AZOTE INORGANQUES (EN KG/J) APPORTES PAR L'IC DE 2002 A 2019.....	13
FIGURE 5. EVOLUTION SAISONNIERE DES FLUX D'AZOTE INORGANQUES (EN KG/J) APPORTES PAR LE KEHARO, LE STALAS, LE RIS ET LE LAPIC DE 2002 A 2019.	14
FIGURE 6. SCHEMA DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL POUR L'ETUDE A MOYEN TERME	29
FIGURE 7. SCHEMA DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL POUR L'ETUDE A COURT TERME.....	31
FIGURE 8. REPRESENTATION GRAPHIQUE TYPE DES VITESSES D'ABSORPTION D'UN NUTRIMENT (V) EN FONCTION DE LA CONCENTRATION INITIALE DE CE NUTRIMENT (C), SUIVANT L'EQUATION DE MICHAELIS-MENTEN.	32
FIGURE 9 : PHOTOGRAPHIE D' <i>ECTOCARPUS</i> SP. (A DROITE) ET VUE MICROSCOPIQUE DU THALLE (A GAUCHE)	34
FIGURE 10 : PHOTOGRAPHIE DE <i>CLADOPHORA</i> SP. (A DROITE) ET VUE MICROSCOPIQUE DU THALLE (A GAUCHE)	34
FIGURE 11. PHOTOGRAPHIE DE <i>POLYSIPHONIA</i> SP. (A DROITE) ET VUE MICROSCOPIQUE DU THALLE (A GAUCHE)	35
FIGURE 12 : PHOTOGRAPHIE D' <i>ULVARIA</i> SP. (A DROITE) ET VUE MICROSCOPIQUE DU THALLE (A GAUCHE)	35
FIGURE 13 : PHOTOGRAPHIE D' <i>ULVA</i> SP. (A DROITE) ET VUE MICROSCOPIQUE DU THALLE (A GAUCHE)	36
FIGURE 14. BIOMASSES ET TAUX DE CROISSANCE EXPRIMES EN MATIERE SECHE (MS) D' <i>ECTOCARPUS</i> SP., QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES INTERNES DES TISSUS ET QUANTITES D'AZOTE ET DE PHOSPHORE FIXEES A L'ISSUE DES 12 JOURS D'INCUBATION ET SELON LES 5 MODALITES DE CONCENTRATIONS TESTEES ($\pm$ ECART TYPE ; N=4). LES LETTRES EN ITALIQUES CORRESPONDENT AUX RESULTATS DE L'ANALYSE STATISTIQUE DES ETENDUES MULTIPLES; CHAQUE LETTRE CORRESPONDANT A UN GROUPE DE DONNEES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	38
FIGURE 15. BIOMASSES ET TAUX DE CROISSANCE EXPRIMES EN MATIERE SECHE (MS) DE <i>CLADOPHORA</i> SP., QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES INTERNES DES TISSUS ET QUANTITES D'AZOTE ET DE PHOSPHORE FIXEES A L'ISSUE DES 12 JOURS D'INCUBATION ET SELON LES 5 MODALITES DE CONCENTRATIONS TESTEES ($\pm$ ECART TYPE ; N=4). LES LETTRES EN ITALIQUES CORRESPONDENT AUX RESULTATS DE L'ANALYSE STATISTIQUE DES ETENDUES MULTIPLES; CHAQUE LETTRE CORRESPONDANT A UN GROUPE DE DONNEES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	40
FIGURE 16. BIOMASSES ET TAUX DE CROISSANCE EXPRIMES EN MATIERE SECHE (MS) DE <i>POLYSIPHONIA</i> SP., QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES INTERNES DES TISSUS ET QUANTITES D'AZOTE ET DE PHOSPHORE FIXEES A L'ISSUE DES 12 JOURS D'INCUBATION ET SELON LES 5 MODALITES DE CONCENTRATIONS TESTEES ($\pm$ ECART TYPE ; N=4). LES LETTRES EN ITALIQUES CORRESPONDENT AUX RESULTATS DE L'ANALYSE STATISTIQUE DES ETENDUES MULTIPLES; CHAQUE LETTRE CORRESPONDANT A UN GROUPE DE DONNEES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	42
FIGURE 17. BIOMASSES ET TAUX DE CROISSANCE EXPRIMES EN MATIERE SECHE (MS) D' <i>UVARIA</i> SP., QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES INTERNES DES TISSUS ET QUANTITES D'AZOTE ET DE PHOSPHORE FIXEES A L'ISSUE DES 12 JOURS D'INCUBATION ET SELON LES 5 MODALITES DE CONCENTRATIONS TESTEES ($\pm$ ECART TYPE ; N=4). LES LETTRES EN ITALIQUES CORRESPONDENT AUX RESULTATS DE L'ANALYSE STATISTIQUE DES ETENDUES MULTIPLES; CHAQUE LETTRE CORRESPONDANT A UN GROUPE DE DONNEES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	44
FIGURE 18. BIOMASSES ET TAUX DE CROISSANCE EXPRIMES EN MATIERE SECHE (MS) D' <i>UVA</i> SP., QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES INTERNES DES TISSUS ET QUANTITES D'AZOTE ET DE PHOSPHORE FIXEES A L'ISSUE DES 12 JOURS D'INCUBATION ET SELON LES 5 MODALITES DE CONCENTRATIONS TESTEES ($\pm$ ECART TYPE ; N=4). LES LETTRES EN ITALIQUES CORRESPONDENT AUX RESULTATS DE L'ANALYSE STATISTIQUE DES ETENDUES MULTIPLES; CHAQUE LETTRE CORRESPONDANT A UN GROUPE DE DONNEES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	46
FIGURE 19. COMPARAISON INTERSPECIFIQUE DES TAUX DE CROISSANCE (A), DES QUOTAS AZOTES (B) ET PHOSPHORES (C), AINSI QUE DES QUANTITES D'AZOTE (D) ET DE PHOSPHORES FIXEES (E) ENTRE LES CINQ ESPECES D'ALGUES ETUDIEES ET POUR CHAQUE MODALITE DE CONCENTRATION TESTEE ($\pm$ ECART TYPE ; N=4).	48
FIGURE 20. EVOLUTION TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS EN NITRATES DANS LES DIFFERENTS MILIEUX D'INCUBATION ENRICHIS EN NITRATES (C1-C7) POUR LES CINQ ESPECES ETUDIEES	56
FIGURE 21. EVOLUTION TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS EN AMMONIUM DANS LES DIFFERENTS MILIEUX D'INCUBATION ENRICHIS EN AMMONIUM (C1-C7) POUR LES CINQ ESPECES ETUDIEES.....	57

FIGURE 22. EVOLUTION TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS EN PHOSPHATES DANS LES DIFFERENTS MILIEUX D'INCUBATION ENRICHIS EN PHOSPHATES (C1-C6) POUR LES CINQ ESPECES ETUDIEES	58
FIGURE 23. VITESSES D'ABSORPTION EN NITRATES EN FONCTION DES CONCENTRATIONS EN NITRATES DANS LE MILIEU D'INCUBATION POUR CHACUNE DES CINQ ESPECES D'ALGUES ET A CHAQUE PAS DE TEMPS ETUDIE.	60
FIGURE 24. VITESSES D'ABSORPTION EN AMMONIUM EN FONCTION DES CONCENTRATIONS EN AMMONIUM DANS LE MILIEU D'INCUBATION POUR CHACUNE DES CINQ ESPECES ALGALES ET A CHAQUE PAS DE TEMPS ETUDIE.	61
FIGURE 25. VITESSES D'ABSORPTION EN PHOSPHATES EN FONCTION DES CONCENTRATIONS EN PHOSPHATES DANS LE MILIEU D'INCUBATION POUR CHACUNE DES CINQ ESPECES ALGALES ET A CHAQUE PAS DE TEMPS ETUDIE.	62
FIGURE 26. CINETIQUES D'ABSORPTION EN NITRATES ET PARAMETRES CINETIQUES ASSOCIES (VMAX ET PENTE A) DES CINQ ESPECES ALGALES AU COURS DES 180 MINUTES D'INCUBATION.	64
FIGURE 27. CINETIQUES D'ABSORPTION EN AMMONIUM ET PARAMETRES CINETIQUES ASSOCIES (VMAX ET PENTE A) DES CINQ ESPECES ALGALES AU COURS DES TROIS PREMIERS PAS DE TEMPS DE L'EXPERIMENTATION (T0-T15, T15-T30, T30-T45).	66
FIGURE 28. CINETIQUES D'ABSORPTION EN PHOSPHATES ET PARAMETRES CINETIQUES ASSOCIES (VMAX ET PENTE A) DES CINQ ESPECES ALGALES SUR LA DUREE TOTALE D'EXPERIMENTATION (4H).	67
FIGURE 29 : BIOMASSES ET QUOTAS SIMULES POUR <i>CLADOPHORA</i> ET <i>ULVA</i> A PARTIR DES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES EXPERIMENTAUX ET BIBLIOGRAPHIQUES.	75
FIGURE 30: BIOMASSES ET QUOTAS SIMULES POUR <i>ECTOCARPAECAE</i> ET <i>POLYSIPHONIA</i> A PARTIR DES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES EXPERIMENTAUX ET BIBLIOGRAPHIQUES.	76
FIGURE 31: BIOMASSES ET QUOTAS SIMULES POUR <i>ULVARIA</i> ET <i>ULVA</i> A PARTIR DES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES EXPERIMENTAUX ET BIBLIOGRAPHIQUES.	77
FIGURE 32: BIOMASSES ET QUOTAS SIMULES POUR <i>CLADOPHORA</i> ET <i>ULVA</i> A PARTIR DES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES DU MODELE MARS3D-ULVE.	79
FIGURE 33: BIOMASSES ET QUOTAS SIMULES POUR <i>ECTOCARPAECAE</i> ET <i>POLYSIPHONIA</i> A PARTIR DES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES DU MODELE MARS3D-ULVE.	80
FIGURE 34: BIOMASSES ET QUOTAS SIMULES POUR <i>ULVARIA</i> ET <i>ULVA</i> A PARTIR DES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES DU MODELE MARS3D-ULVE.	81

Tableaux

TABLEAU 1. IDENTIFICATION DES MACRO-ALGUES PROLIFERANTES ECHOUÉES RELEVÉE LORS DES SUIVIS MENSUELS EN BAIE DE LA FRESNAYE DE 2002 A 2019. LA CONTRIBUTION DE CHAQUE ALGUE EST FONCTION DE LA SURFACE REMPLIE PAR CASE. L'ASTERISQUE (*) IDENTIFIE LES OBSERVATIONS RÉALISÉES SUR LANCIEUX LORSQU'ELLES ÉTAIENT DIFFÉRENTES DE CELLES RELEVÉES DANS LA BAIE.	18
TABLEAU 2. IDENTIFICATION DES MACRO-ALGUES PROLIFERANTES ECHOUÉES RELEVÉE LORS DES SUIVIS MENSUELS EN BAIE DE SAINT-BRIEUC DE 2002 A 2019. LA CONTRIBUTION DE CHAQUE ALGUE EST FONCTION DE LA SURFACE REMPLIE PAR CASE. L'ASTERISQUE (*) IDENTIFIE LES OBSERVATIONS RÉALISÉES SUR BINIC LORSQU'ELLES ÉTAIENT DIFFÉRENTES DE CELLES RELEVÉES DANS LA BAIE.	21
TABLEAU 3. IDENTIFICATION DES MACRO-ALGUES PROLIFERANTES ECHOUÉES RELEVÉE LORS DES SUIVIS MENSUELS EN BAIE DE DOUARNENEZ DE 2002 A 2019. LA CONTRIBUTION DE CHAQUE ALGUE EST FONCTION DE LA SURFACE REMPLIE PAR CASE. L'ASTERISQUE (*) IDENTIFIE LES OBSERVATIONS RÉALISÉES SUR LIEUE-DE-GREVE LORSQU'ELLES ÉTAIENT DIFFÉRENTES DE CELLES RELEVÉES DANS LA BAIE.	24
TABLEAU 4. INFORMATIONS RELATIVES AU PRÉLEVEMENT DES CINQ ALGUES ÉTUDIÉES (DATE/LOCALISATION) ET AUX CONDITIONS D'ACCLIMATATION ET D'INCUBATION APPLIQUÉES POUR CHACUNE D'ENTRE-ELLES	26
TABLEAU 5. TEMPS DE PRÉLEVEMENT DES ÉCHANTILLONS D'EAU DE MER POUR CHAQUE TYPE D'ENRICHISSEMENT EN NUTRIMENTS AU COURS DES 240 MIN D'INCUBATION.....	31
TABLEAU 6. COMPARAISON STATISTIQUE DES TAUX DE CROISSANCE MOYENS DES CINQ ESPÈCES D'ALGUES ÉTUDIÉES POUR CHAQUE CONDITION D'INCUBATION (TEST STATISTIQUE DES ÉTENDUES MULTIPLES). CHAQUE LETTRE CORRESPOND A UN GROUPE DE DONNÉES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	50
TABLEAU 7. COMPARAISON STATISTIQUE DES QUOTAS AZOTES MOYENS DES CINQ ESPÈCES D'ALGUES ÉTUDIÉES A T0 ET A T12 POUR CHAQUE CONDITION D'INCUBATION (TEST STATISTIQUE DES ÉTENDUES MULTIPLES). CHAQUE LETTRE CORRESPOND A UN GROUPE DE DONNÉES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	51
TABLEAU 8. COMPARAISON STATISTIQUE DES QUOTAS PHOSPHORES MOYENS DES CINQ ESPÈCES D'ALGUES ÉTUDIÉES A T0 ET A T12 POUR CHAQUE CONDITION D'INCUBATION (TEST STATISTIQUE DES ÉTENDUES MULTIPLES). CHAQUE LETTRE CORRESPOND A UN GROUPE DE DONNÉES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	52
TABLEAU 9. COMPARAISON INTERSPECIFIQUE DES QUANTITÉS D'AZOTE FIXE MOYENNES POUR CHAQUE CONDITION D'INCUBATION (TEST STATISTIQUE DES ÉTENDUES MULTIPLES). CHAQUE LETTRE CORRESPOND A UN GROUPE DE DONNÉES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	53
TABLEAU 10. COMPARAISON INTERSPECIFIQUE DES QUANTITÉS DE PHOSPHORE FIXE MOYENNES POUR CHAQUE CONDITION D'INCUBATION (TEST STATISTIQUE DES ÉTENDUES MULTIPLES). CHAQUE LETTRE CORRESPOND A UN GROUPE DE DONNÉES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	54
TABLEAU 11. PARAMÈTRES CINÉTIQUES D'ABSORPTION EN AMMONIUM, NITRATES ET PHOSPHATES POUR LES CINQ ESPÈCES ALGALES ÉTUDIÉES	63
TABLEAU 12: PARAMÈTRES PHYSIOLOGIQUES SPÉCIFIQUES APPLIQUÉS AU MODÈLE OD	73

Contexte et objectifs

Depuis les années 90, le CEVA effectue, pour les collectivités bretonnes et l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, un suivi des « marées vertes » sur le littoral breton. En 2002 ce suivi a été intensifié (suivi surfacique mensuel d'avril à octobre) afin d'évaluer de manière précise la dynamique saisonnière et interannuelle des proliférations algales en relation avec la sensibilité géomorphologique de chaque site, les caractéristiques climatiques et de flux annuels. Depuis 2007, le CEVA est chargé du contrôle de surveillance (RCS) des blooms de macroalgues dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) sur une zone géographique qui s'étend du Mont-Saint-Michel à l'Île de Ré, suivi qui est renforcé sur les baies bretonnes les plus touchées par les proliférations (mesure mensuelle d'avril à octobre en cumulant les réseaux « RCS » et « RCO »).

Des actions sont également menées par le CEVA pour consolider, par méthode expérimentale les connaissances sur le fonctionnement écologique des blooms macro-algaux, les conditions de développement et les moyens de limitation des marées vertes. Les données acquises permettent notamment d'améliorer la précision de l'outil de modélisation écologique (Mars3D-Ulves) qui simule l'impact de réduction de nitrates sur l'évolution de la prolifération d'ulves selon différents scénarios. Ces données prédictives permettent notamment d'éclairer les gestionnaires de l'eau (SAGEs en particulier) quant à la fixation des objectifs de limitation des concentrations et flux de nutriments.

Bien que les suivis des « marées vertes » soient centrés sur les proliférations d'ulves (*Ulva* spp.), depuis 2006 le CEVA a pu constater et enregistrer (photos, fiches de suivi terrain) la prolifération d'autres algues coexistant avec les ulves ou se substituant à celles-ci. Ces nouvelles proliférations, massives, ont tout d'abord été observées sur les baies de l'est des Côtes d'Armor (Baie de la Fresnaye, de Lancieux dès 2006), puis sur la baie de Saint-Brieuc (à partir de 2011) et enfin en baie de Douarnenez (2016 puis 2017; épisodes plus ponctuels les années antérieures). Les proliférations rencontrées dans ces baies sont composées d'algues brunes filamenteuses (appartenant à l'ordre des *Ectocarpales* et à la famille des *Ectocarpaceae*, dont *Pylaiella littoralis* sur les baies de l'est des Côtes d'Armor, la baie de Saint-Brieuc et la baie de Douarnenez en 2016 et 2017), d'algues rouges filamenteuses (*Polysiphonia* spp. sur les baies de l'est des Côtes d'Armor et sur la baie de Saint-Brieuc certaines années ; *Asparagopsis/Falkenbergia* pour la baie de Douarnenez en 2017 et l'anse de Dinan depuis plusieurs années), des algues vertes filamenteuses (*Cladophora* spp. ponctuellement sur la baie de Lancieux, de Binic ou de Douarnenez) ou des algues vertes en lame (*Ulvaria obscura* sur la baie de la Fresnaye de 2007 à 2009 puis de 2015 à 2017). Ces proliférations sont apparues dans un contexte de diminution globale, mais variables selon les débits annuels des flux azotés parvenant aux baies et plus particulièrement, selon les premières analyses, les années de flux les plus bas. Les études écophysiologiques préliminaires (CIMAV P3 et données de la littérature) couplées à l'apparition de ces successions d'espèces dans les baies où la croissance des ulves étaient fortement limitées par l'azote, suggèrent un lien entre l'apparition de ces nouvelles espèces de macroalgues et la diminution des niveaux trophiques des baies. Les caractéristiques écophysiologiques des différentes macroalgues potentiellement impliquées dans des proliférations méritent d'être approfondies afin de pouvoir prédire l'évolution des macroalgues opportunistes vertes, brunes ou rouges dans chaque baie. Entre 2012 et 2014, des suivis de la dynamique des populations ainsi que des études écophysiologiques sur les macroalgues brunes *Pylaiella littoralis* ou encore l'algue rouge *Solieria chordalis* ont été initiées par le CEVA (CIMAV P3) dans le but de comprendre l'origine de l'apparition de ces phénomènes.

Cette étude fait suite à différents projets achevés (Convention ONEMA/Ifremer 2012 ; CIMAV P3 2012-2014 ; Convention AFB 2017-2018) dont l'objectif principal est d'établir un inventaire

bibliographique des algues opportunistes autres que l'ulve impliquées dans les phénomènes de proliférations et, plus spécifiquement, sur les systèmes de vasières avec l'algue rouge proliférante *Gracilaria vermiculophylla*. Les opérateurs locaux des baies à « algues vertes » ont orienté cette étude vers trois baies spécifiques : les baies de La Fresnaye, de Saint-Brieuc et de Douarnenez.

Les objectifs de cette étude étaient d'une part de compiler les données relatives aux proliférations d'algues autres que l'ulve observées depuis 2006 dans les trois baies bretonnes ciblées (espèces en présence, années de prolifération, dynamique annuelle, conditions environnementales d'apparition de ces algues), d'en préciser les espèces (analyse morphologique et moléculaire) et d'autre part de caractériser les traits écophysiologiques de chaque espèce afin de comprendre et d'expliquer l'apparition récente de ces proliférations et la dynamique de ces populations d'algues vis-à-vis de l'ulve dans un contexte d'eutrophisation en régression dans les eaux côtières. L'ensemble de ces résultats a ainsi permis de consolider les connaissances sur l'origine de l'apparition de ces espèces jusqu'à l'opérationnalisation du modèle écologique Mars3D-Ulves (incluant la succession d'espèces). La finalité étant de mieux appréhender la qualité écologique d'une masse d'eau dans laquelle survient un changement d'espèce algale responsable de prolifération non prise en compte dans l'évaluation écologique de la masse d'eau. En cohérence avec les trois grands objectifs de l'étude, ce rapport se compose de trois grandes parties :

- (1) Une première partie synthétisant les données d'observation du CEVA concernant l'apparition des macroalgues proliférantes autres que les ulves sur trois baies bretonnes.
- (2) Une seconde partie visant à caractériser les macroalgues au niveau génétique et écophysiologique.
- (3) Une dernière partie axée sur l'opérationnalisation du modèle écologique Mars3D-Ulves.

PARTIE 1 – Analyse et synthèse des données relatives aux macroalgues opportunistes autres que les ulves dans les trois baies étudiées.

1. Présentation des données utilisées

Le CEVA a réalisé une compilation de ses données d'observations historiques, concernant l'apparition des proliférations d'algues opportunistes autres que l'ulve sur les baies à « algues vertes » bretonnes de La Fresnaye, de Saint-Brieuc et de Douarnenez. Ces données sont principalement issues des suivis renforcés menés sur les sites à « marées vertes » dans le cadre du programme Prolittoral (2002-2006) et des réseaux RCS et RCO (2007-2019). Dans le cadre de cette synthèse, les séquences d'apparition des différentes algues opportunistes et leur dynamique annuelle ont été décrites à partir des échelles de temps et d'espace imposées par les protocoles de suivi mis en place (i.e. observations aériennes globales combinées à des observations locales ponctuelles sur le terrain, et relevées une à deux fois par mois, d'avril à octobre).

La finalité de cette description est de caractériser les éléments climatiques, et en particulier les niveaux d'apports azotés, qui pourraient expliquer ces séquences d'apparition. Pour ce faire, une compilation des éléments climatiques d'intérêt a également été réalisée de manière à couvrir la période de suivi de 2002 à 2019. Les données compilées incluent la température de l'eau, l'ensoleillement mensuel, la fréquence et l'intensité de la houle hivernale précédant chaque saison ainsi que les flux d'azote journaliers apportés par les cours d'eau majeurs se desservant dans les trois baies étudiées. Les données de température des eaux de surface proviennent des mesures réalisées régulièrement à 60 mètres de profondeur à la station Somlit Astan située à Roscoff. Les données d'ensoleillement sont issues du suivi réalisé par Météo France au niveau des stations de Saint-Brieuc, de Dinard et de Quimper. Les valeurs moyennes mensuelles d'ensoleillement ont été collectées de 2013 à 2019 (les données antérieures à 2013 n'étant pas accessibles). Les fréquences de houle hivernale (novembre-mars) ont été recueillies sur la base de données GFS-Windguru¹ disponible pour le site de Lannion de 2003 à 2019. Enfin, les données de flux terrigènes d'azote inorganique sont issues des suivis réalisés par les réseaux de contrôle de surveillance départementaux, dont les données sont centralisées par les SAGE de chaque baie (Arguenon-Baie de la Fresnaye, Pays de Saint-Brieuc et Baie de Douarnenez). Les moyennes journalières ont été collectées pour les principaux cours d'eau alimentant les trois baies étudiées ; à savoir le Gouët, l'Urne, le Gouessant et l'Ic pour la baie de Saint-Brieuc, le Frémur pour la baie de La Fresnaye, et le Laptic et le Ris pour la baie de Douarnenez. L'ensemble des données utilisées dans cette synthèse est fourni en annexes 1-3.

Au sein des trois baies identifiées dans la présente étude, le CEVA a référencé, depuis 2002, les sites où les proliférations d'algues vertes avaient été significatives. Seuls les principaux sites régulièrement touchés par des proliférations conséquentes d'algues vertes (et notamment intégrées au Plan de Lutte contre les Algues Vertes ; PLAV2 2017-2021) ont été ciblés dans cette étude. Ainsi, l'analyse s'est essentiellement basée sur les sites de Morieux, d'Yffiniac et de Binic en baie de Saint-Brieuc, sur les sites de La Fresnaye et de Lancieux en baie de La Fresnaye, et enfin sur les sites de fond de baie de Douarnenez (i.e. Kervel/Trezmalaouen, Kervijen/Ty An Quer, Lieue-De-Grève, Port-Rhu/Treboul, Ry, Sainte-Anne-La-Palud). Pour chacune des trois baies, une carte localisant les différents sites de surveillance et la zone exutoire des principaux cours d'eau est fournie en Figure 1.

¹ <https://www.windguru.cz/archive.php>



Figure 1. Sites et masses d'eau associés aux trois baies étudiées. Les exutoires des principaux cours d'eau sont signalés par un carré bleu.

2. Caractérisation des trois baies bretonnes à marées vertes étudiées

2.1. Caractéristiques générales

Dans le cadre de l'évaluation de la qualité écologique des masses d'eau (DCE), deux grilles différentes ont été établies pour décrire deux grands types de marées vertes se développant au niveau du bassin Loire-Bretagne, à savoir : les marées vertes à ulves dérivantes et celles dites d'arrachage. Les masses d'eau associées aux trois baies étudiées (Figure 1) sont concernées par les « marées vertes à ulves dérivantes » (Rapport ONEMA/Ifremer/CEVA, 2011). Ces marées, dites de type 1, sont les plus couramment observées en Bretagne et, se développent au niveau de baies sableuses en eaux côtières. Elles se caractérisent par de fortes productions de biomasses qui se développent sous forme dérivante, et causent des échouages constitués quasi-exclusivement d'un seul type d'algue verte (i.e. échouages monospécifiques). Elles possèdent un cycle annuel de développement qui dépend des conditions météorologiques (e.g. luminosité, houle hivernale), des propriétés physico-chimiques de l'eau (e.g. sels nutritifs, température) et de l'existence de stocks algaux en début de saison, issus de la reconduction de la prolifération précédente ou du transfert d'algues de sites voisins.

Malgré ces caractéristiques communes, plusieurs éléments influencent la sensibilité d'un site aux proliférations:

- Le **confinement hydrodynamique**, déterminant la disponibilité des sels nutritifs et le confinement des algues produites.
- Les **conditions météorologiques locales**, telles que l'ensoleillement printanier et estival, la température de l'eau ou la houle hivernale brassant les masses d'eau.
- Les **flux azotés terrigènes et leurs saisonnalités**. L'importance des flux dépend de la superficie des bassins versants, des activités implantées (agricoles en particulier) sur ces bassins, ainsi que du drainage des sols au cours de la saison. Le transfert des nitrates des parcelles fluctue en fonction de la pluviométrie (générant des lames drainantes plus ou moins importantes) quand les températures automnales et hivernales des sols conditionnent la minéralisation des matières organiques des sols. La géologie du bassin versant conditionne également la saisonnalité des flux qui sera plus ou moins favorables aux proliférations (les bassins versants granitiques induisant des étiages de flux plus élevés que les bassins versants schisteux aux étiages plus précoces et plus soutenus).
- L'état d'eutrophisation de la masse d'eau dont le niveau plus ou moins élevé conditionnera l'impact de la réduction des flux d'azote sur l'évolution des proliférations. Ainsi, sur un site fortement eutrophisé, les baisses d'apports devront être significatives avant que ne diminuent les proliférations. À l'inverse, sur un site faiblement eutrophisé la diminution des proliférations sera directement corrélée à une baisse d'apports en azote.

L'évolution des proliférations algales au sein des trois baies étudiées, est donc dépendante de leurs caractéristiques intrinsèques (e.g. niveau d'eutrophisation, hydrodynamiques de la baie, géologie du bassin versant d'alimentation, activités anthropiques sur les bassins versants) mais aussi de la variation des conditions climatiques interannuelles.

2.2. Caractéristiques particulières de la baie de La Fresnaye

La baie de La Fresnaye est peu eutrophisée et les quotas azotés (g d'azote dans 100 g de matière sèche) atteignent rapidement des valeurs inférieures au seuil de 2 %, indicateur d'une limitation de la croissance par l'azote. Du fait de la nature géologique du bassin versant (majoritairement de type

schisteux) et d'une pluviosité saisonnière relativement faible, les étiages de flux sont très prononcés et très précoces, sauf année exceptionnellement pluvieuse au printemps et en été. Par contre, les flux d'azote sont importants sur la période hiver-début printemps et s'effondrent rapidement, ce qui limite les apports d'azote sur la période « propice » de référence (mai – août). La part du flux annuel qui arrive au littoral sur cette période sensible, prise en référence, représente 10 % du flux annuels apportés dans la baie sur la moyenne des années 1993 à 2019 (et moins de 5 % sur les années les plus sèches). Néanmoins, lors d'années climatiques particulières, telle que 2008, les flux apportés par le Frémur ont atteint la valeur de 46 tonnes d'azote, soit 3 fois plus que le flux moyen 1993-2019 et 10 fois plus que le flux moyen le plus bas relevé de mai à août en 2011.

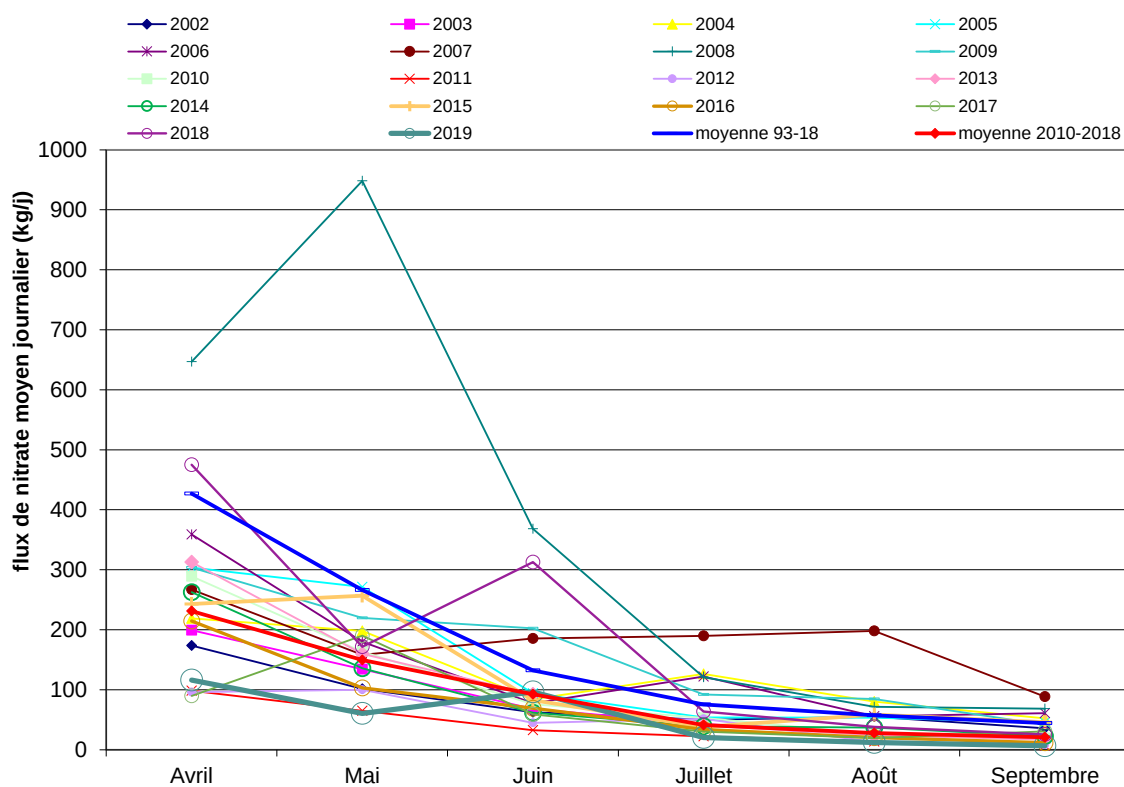


Figure 2. Evolution saisonnière des flux d'azote inorganiques (en kg/j) apportés par le Frémur de 2002 à 2019

Les caractéristiques de la baie induisent, en saison de prolifération, un faible stockage des algues en infralittoral. La reconduction des stocks est pour autant un facteur primordial sur la baie de La Fresnaye : les stocks de reconduction permettent une montée en puissance précoce de la prolifération au printemps, période pendant laquelle les flux sont encore importants.

2.3. Caractéristiques particulières de la baie de Saint-Brieuc

Les flux d'azote vers la baie de Saint-Brieuc proviennent essentiellement de deux cours d'eau : le Gouessant et le Gouët (Figure 1). Le Gouessant, dont le bassin versant est majoritairement de type schisteux, présente des étiages de flux précoces alors que le Gouët, caractérisé par un bassin versant de type granitique, possède des soutiens d'étiage plus forts, parfois renforcés par les débits réservés du barrage de Saint-Barthélemy et des flux sur la période sensible (mai-août) qui dominent les autres apports : sur la période mai-août des années 2002-2019, la part du Gouët sur les apports totaux à la baie est de 49 % contre 36 % pour le Gouessant et sur la période juillet-septembre, la part du Gouët atteint 64 % contre 23 % pour le Gouessant.

Les flux d'azote à la baie, sur la période « propice » de référence (mai-août) varient fortement d'une année à l'autre (48 tonnes en 2011 contre 526 tonnes en 2008). Entre 2002 et 2019, quatre années (2004, 2007, 2008, 2018) ont montré des flux très importants (> 300 tonnes) en comparaison des autres années, pour lesquelles les flux étaient généralement compris entre 100 et 150 tonnes, avec exceptionnellement des flux inférieurs en 2011 et 2017 (48 et 89 tonnes respectivement). La mise en place d'une filière tertiaire de traitement de l'azote issue de la station d'épuration des eaux usées de Saint-Brieuc en 2006, a permis l'élimination d'un flux moyen de 80 tonnes sur la période « propice » de référence (soit environ 540 kg d'azote par jour).

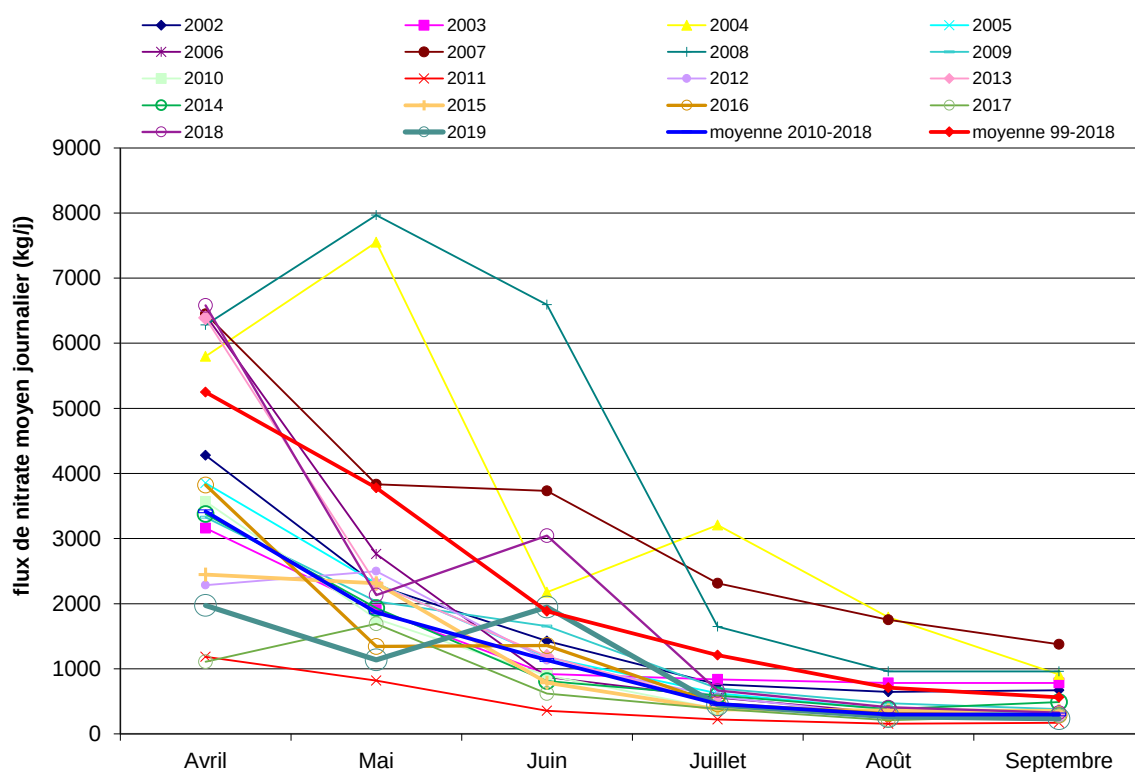


Figure 3. Evolution saisonnière des flux d'azote inorganiques (en kg/j) apportés par le Gouet, l'Urne et le Gouessant de 2002 à 2019

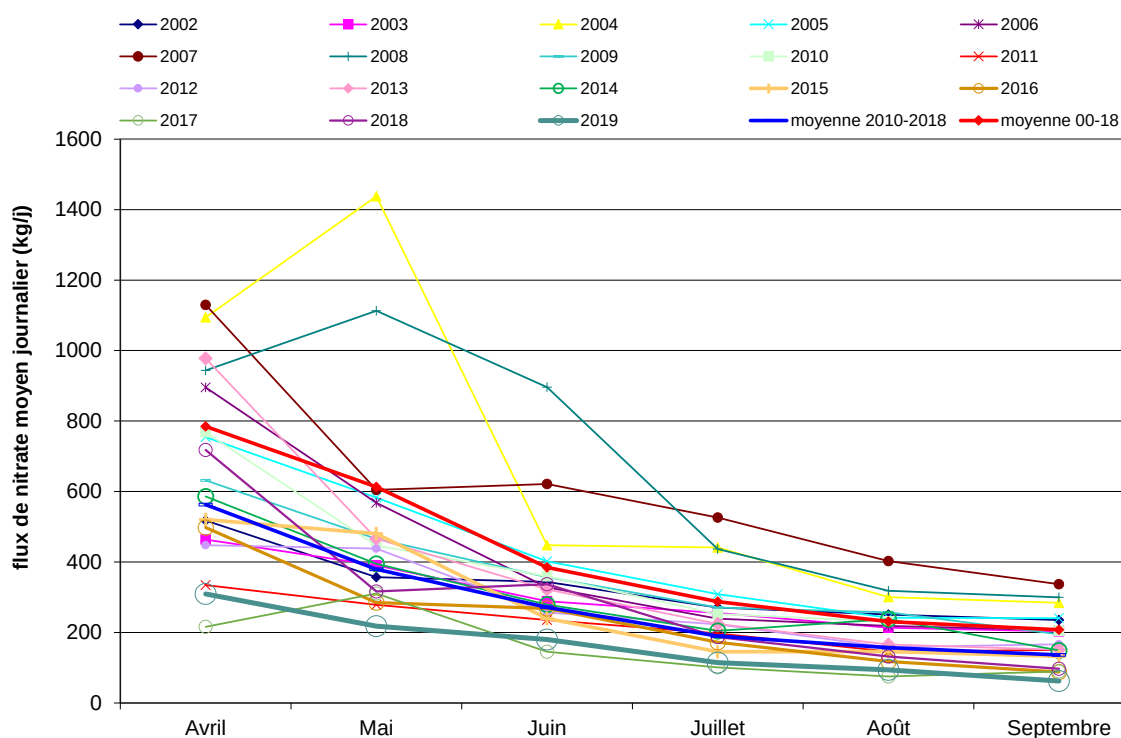


Figure 4. Evolution saisonnière des flux d'azote inorganiques (en kg/j) apportés par l'Ic de 2002 à 2019

De manière générale, la baie de Saint-Brieuc est faiblement soumise à la dispersion hivernale par la houle. Par ailleurs, les algues sont, sur la saison de prolifération, peu stockées en infralittoral (autour de 5 % du stock total lors des mesures sur le maximum annuel en biomasse).

2.4. Caractéristiques particulières de la baie de Douarnenez

Quelques disparités spatiales de situation nutritionnelle sont observables au sein de la baie de Douarnenez: les plages du nord de la baie sont caractérisées par des teneurs en azote dans les tissus des algues plus faibles que celles du sud. Ces différences pourraient être liées à un confinement plus important des masses d'eau du sud de la baie, ainsi qu'à un soutien d'étiage (débit et flux) accru sur les cours d'eau du sud (i.e. Ris, Stalas) du fait de leur géologie (le bassin versant étant majoritairement de type granitique, contrairement au centre et nord de la baie qui se caractérisent par des sous-sols de type schisteux).

La part du flux annuel qui arrive au littoral sur la période sensible prise en référence (mai-août) est particulièrement faible : en moyenne sur 2002-2017, il contribue à 13 % du flux annuel qui arrive au littoral par les principaux cours d'eau (à savoir le Ris, le Stalas ; le Kerharo et le Laptic). La part du flux qui parvient au littoral sur la période sensible est plus restreinte pour les cours d'eau du centre et nord de la baie (en moyenne 9 % sur les années 2002-2017 pour le Laptic et le Kerharo). La baie de Douarnenez présente des variations de flux très importantes entre les années sèches et pluvieuses (deux années à plus de 100 tonnes et deux années à moins de 35 tonnes sur 2002-2017).

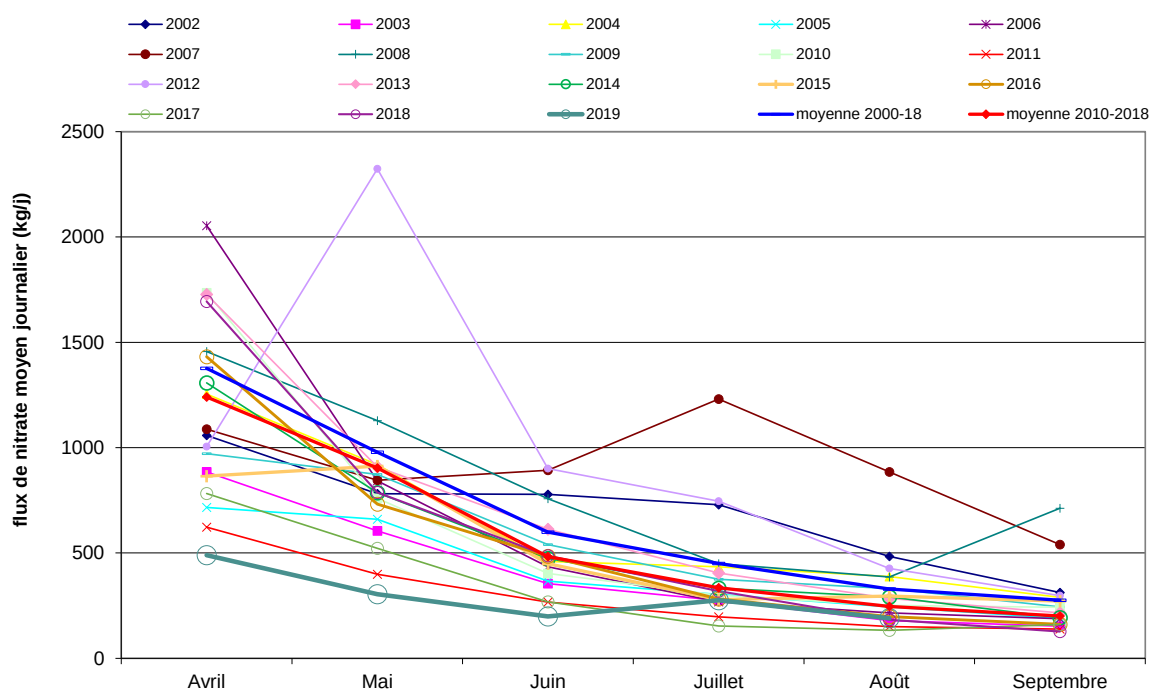


Figure 55. Evolution saisonnière des flux d'azote inorganiques (en kg/j) apportés par le Keharo, le Stalas, le Ris et le Lapic de 2002 à 2019.

La baie de Douarnenez est très exposée aux houles du large ce qui engendre, même en saison de prolifération, le retrait des algues présentes en dépôt sur les estrans vers le rideau ou le domaine infralittoral. Par ailleurs, le CEVA a pu estimer à plusieurs reprises la biomasse infralittoral qui représentait de 20 à 40 % du total de la baie.

3. Séquences d'apparition des algues opportunistes autres que les ulves

3.1. Baie de La Fresnaye

Les données historiques d'apparition des algues opportunistes autres que les ulves ont été collectées pour les sites de La Fresnaye et de Lancieux, tous deux associés à la même baie (Figure 1). De manière générale, ces deux sites ont montré des évolutions saisonnières et interannuelles similaires. Néanmoins, certaines différences ont été ponctuellement relevées et ont été signalées dans cette synthèse. En baie de La Fresnaye, les proliférations d'algues opportunistes autres que les ulves ont été reportées pour la première fois en 1990 dans le rapport Ifremer/DEL (Piriou, 1991) puis en juillet 1997 dans le rapport du CEVA sur l'étude d'inventaire des sites de prolifération d'algues vertes sur le littoral breton (CEVA, 1997). Ces algues opportunistes correspondaient à l'algue brune filamenteuse *Pylaiella littoralis* et aux algues vertes filamenteuses du genre *Cladophora*. Après un développement modéré observé en juillet 2004, les algues brunes de l'ordre des Ectocarpales ont ensuite été régulièrement repérées en baie de La Fresnaye à partir de 2006.

3.1.1. Année 2006

Pour la première fois, exempt d'ulves échouées durant toute la saison 2006, le littoral de la baie de la Fresnaye s'est caractérisé par le développement remarquable d'algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales* dès la fin du mois de mars. Cette prolifération d'algues brunes s'est maintenue jusqu'en octobre, couvrant de grandes surfaces d'échouage particulièrement concentrées sur le bas de

l'estran (i.e. rideau et dépôts en bas d'estran). En parallèle de la prolifération de ces algues brunes, les algues vertes filamenteuses du genre *Cladophora* se sont également développées (1) en faible proportion sur le site de La Fresnaye en juin-juillet, et (2) de manière conséquente sur le site de Lancieux en juillet et août.

L'absence d'ulves en 2006 pourrait s'expliquer par la combinaison de plusieurs facteurs :

(1) une reconduction très faible du stock d'algues de l'année précédente (2015) ainsi qu'une dispersion particulièrement efficace en début de saison (nombreux jours de forte houle (> 4,5 m) et vents d'est relativement fort de novembre à mars). En 2005, la baie de La Fresnaye avait aussi fait l'objet d'un chantier de ramassage expérimental (porté par la communauté de commune du pays de Matignon), qui a également pu contribuer à diminuer les stocks d'ulves présents en fin d'été.

(2) un réchauffement printanier de l'eau de mer relativement tardif, retardant la prolifération des ulves. En 2006, les eaux de surface ont en effet été caractérisées par des températures en dessous des moyennes saisonnières (< 15°C).

(3) un phénomène de compétition avec les algues brunes de l'ordre des *Ectocarpales* pour l'accès aux nutriments et à la lumière.

Au cours de l'année 1991, où un développement massif d'algues brunes avait été observé (au détriment des ulves), la température de l'eau relevée au niveau de St Cast avait été, comme en 2006, d'1 à 2 °C en dessous des normales saisonnières sur la période février-mai (soit environ 1 mois de retard sur le réchauffement moyen annuel des eaux). Cette observation conforte l'hypothèse que la température de l'eau en début de saison serait un facteur déterminant pour la croissance des ulves. Par ailleurs, les études d'écophysiologie menées par le CEVA ont mis en évidence que *Pylaiella littoralis*, était plus compétitive qu'*Ulva* spp. à de faibles températures (15°C) et concentrations en nutriments (Programme CIMAV P3, 2012-2014). Cette observation expliquerait sa dominance en 2006 sur l'ulve : les températures étant plus basses que les normales de saison, des quantités très importantes d'algues brunes filamenteuses se sont développées occupant l'espace habituellement colonisé par les ulves. Il est probable qu'au moment où la température de l'eau est devenue plus favorable à la croissance des ulves, les conditions d'éclairement (affaiblies par la présence des algues brunes) et les concentrations en sels nutritifs (diminuées par les faibles apports plus tard dans la saison et la consommation des communautés algales) n'étaient quant à elles plus optimales. La « fenêtre » favorable à la prolifération des ulves étant réduite au début de saison sur ce site (sauf les étés pluvieux où elle se prolonge sur l'été), les conditions climatiques, et notamment la température de l'eau, n'ont pas permis aux ulves de s'imposer sur la baie en 2006. Le développement de *Cladophora* sp. sur les deux sites de la baie a eu lieu à une période de la saison (juin-juillet) où les concentrations en nutriments étaient très faibles, où l'ensoleillement était de forte intensité et où la température de l'eau était proche des valeurs saisonnières (environ 17,5°C). En effet, malgré un début de saison caractérisé par des températures d'eau relativement faibles, le milieu s'est rapidement réchauffé à partir de juin. On suggère une croissance de *Cladophora* sp. amorcée par la combinaison de ces trois paramètres, mais le manque de données sur les propriétés écophysiologiques de ce genre algal, ne permet pas, à ce stade, d'identifier avec certitude le(s) facteur(s) déterminant(s).

3.1.2. Année 2007 à 2009

De 2007 à 2009, aucune prolifération d'ulves n'a été observée. En revanche, des proliférations massives d'algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales*, d'algues vertes *Ulvaria obscurum*, et d'algues rouges du genre *Polysiphonia* ont été reportées.

Les algues brunes filamenteuses ont toujours dominé les assemblages en début et/ou fin de saison, très probablement dû à leur reconduction de la saison précédente et à leur avantage compétitif à croître à de faibles températures et à de faibles concentrations en nutriments. Les algues vertes *Ulvaria obscurum* ont, quant à elle, dominé exclusivement les communautés algales à partir d'avril-juin jusqu'en août. À cette période, les températures de l'eau étaient proches des moyennes saisonnières et les apports en nutriments ont été soutenus par les cours d'eau (contrairement à l'année 2006). Ces conditions auraient sans doute été favorables à la croissance des ulves si une reconduction des stocks avait eu lieu ; les algues vertes de l'année précédente étant quasi-absentes et l'hiver ayant été fortement dispersif (marqué par de fortes houles ($> 4,5$ m)). En comparaison avec les années 2007 et 2008, le déclin d'*Ulvaria obscurum* au profit de la croissance des algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales* a été plus précoce en 2009. Cette observation pourrait être mise en relation avec l'installation de faibles niveaux en sels nutritifs plus tôt dans la saison, induite par un affaiblissement plus précoce des apports en azote par les cours d'eau (en juillet au lieu d'août pour les deux années précédentes).

En parallèle de la croissance d'*Ulvaria obscurum* et des *Ectocarpales*, l'algue rouge *Polysiphonia* sp. s'est développée massivement de juillet à août 2007, et de manière significative mais minoritaire de septembre à octobre 2007 et d'avril à mai 2008. Avec les données environnementales à disposition, il est difficile d'identifier les facteurs qui favorisent les proliférations de *Polysiphonia* sp. au cours de la saison.

3.1.3. Années 2010 à 2014

De 2010 à 2014, les communautés algales de la baie de La Fresnaye ont été globalement dominées par les *Ectocarpales* d'avril à octobre. Ces cinq années ont été également marquées par le développement significatif de *Polysiphonia* sp. à différentes périodes de la saison, et, plus ponctuellement, par des proliférations de l'algue verte filamenteuse *Cladophora* sp.

La dominance des *Ectocarpales* de 2010 à 2014 pourrait s'expliquer, comme précédemment, par un phénomène de reconduction des stocks d'une année à l'autre (leur permettant d'amorcer leur croissance dès que les conditions de lumières deviennent optimales), mais aussi par leur capacité à se développer tout au long de la saison même en condition de faibles concentrations en nutriments. Ces cinq années ont, en effet, été toutes caractérisées par des flux d'azote très bas dès les mois de mai-juin.

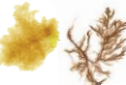
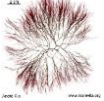
Les proliférations de *Cladophora* sp. ont été uniquement observées sur le site de Lancieux, et en juillet 2010 et juin 2014. Comme relevé précédemment en 2006, l'apparition de *Cladophora* sp. correspond à des périodes caractérisées par un fort ensoleillement, des températures de l'eau relativement élevées (16,5-17,5°C), et des niveaux en nutriments très bas.

Les algues rouges *Polysiphonia* sp. ont été repérées à plusieurs périodes de la saison de prolifération de 2011 à 2014. En 2011 et 2012, elles se sont développées de manière significative en fin de saison (septembre-octobre), mais étaient toujours minoritaires en comparaison des *Ectocarpales*. En 2013, leur prolifération a débuté plus précocement (en juin-juillet) et s'est maintenue jusqu'à octobre en parallèle du développement massif d'*Ectocarpales*. L'année suivante, un assemblage algal identique à celui de la fin de saison 2013 (i.e. composé essentiellement d'*Ectocarpales* et minoritairement de *Polysiphonia* sp.) a été observé d'avril à octobre. La prolifération saisonnière de *Polysiphonia* sp. est donc relativement variable d'une année à l'autre, complexifiant l'identification des paramètres clés conditionnant son développement. Néanmoins, son apparition régulière pendant ces cinq années consécutives met en évidence des phénomènes de reconduction des stocks de la saison précédente.

3.1.4. Années 2015 à 2019

Les années 2015 à 2019 ont été marquées par le retour des proliférations de l'algue verte *Ulvaria obscurum* de mai à août en alternance avec les proliférations massives des *Ectocarpales*. Comme observé les années précédentes, le phénomène de reconduction interannuelle du stock algal a permis aux algues brunes, de se développer rapidement en début de saison, à des températures saisonnières encore basses. Puis, *Ulvaria obscurum* s'est développée au moment où les concentrations en nutriments, la luminosité et la température de l'eau étaient suffisamment élevées. Ces algues vertes ont ensuite décliné à partir du mois de juillet, probablement dû à la diminution des concentrations en nutriments dans le milieu au cours de la saison (les flux d'azote étant déjà faibles en juin). Sur cette période, le développement massif d'algues rouges du genre *Polysiphonia* sp. a également été observé, mais de manière plus ponctuelle : en juillet 2015.

De 2016 à 2019, les successions saisonnières des espèces proliférantes ont été différentes sur le site de Lancieux : les *Ectocarpales* ont essentiellement dominé les échouages algaux d'avril à octobre, avec le développement sur de plus courtes périodes de (1) *Cladophora* sp. en juin 2016 et juin-juillet 2017 (comme repéré en 2010 et 2014), (2) *Ulva* sp. en mai, juin et août 2018 et (3) *Polysiphonia* sp. en juillet 2019.

	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOÛT	SEPTEMBRE	OCTOBRE	
2002-2005								 <i>Cladophora</i> sp.
2006								 <i>Ulva</i> spp.
2007								 <i>Ectocarpales</i>
2008								 <i>Ulvaria obscura</i>
2009								 <i>Polysiphonia</i> sp.
2010								Absence d'algues proliférantes
2011								Autres algues rouges non-identifiées
2012								* Composition des proliférations sur Lancieux
2013								
2014								
2015								
2016								
2017								
2018								
2019								

3.2. Baie de Saint-Brieuc

Les évènements de proliférations d'algues opportunistes autres que les ulves en baie de Saint-Brieuc sont renseignés dans le Tableau 2. Le développement massif de ces autres algues a été régulièrement observé au fond de la baie de Saint-Brieuc (Morieux et Yffiniac), à partir de 2011, en parallèle des proliférations d'ulves. Sur le site de Binic, situé à l'ouest de la baie de Saint-Brieuc, l'apparition de ces autres algues opportunistes a été plus ponctuelle (évènement ciblé sur un mois particulier de la saison) et épisodique (évènements espacés sur plusieurs années). Au vu des différences relevées entre le site de Binic et les sites du fond de baie de Saint-Brieuc, les deux zones ont été traitées séparément.

3.2.1. Le fond de baie de Saint-Brieuc (Morieux et Yffiniac)

L'analyse des données relevées sur les sites de Morieux et d'Yffiniac a permis de mettre en évidence des similarités interannuelles en termes d'apparition des algues proliférantes autres que les ulves, mais aussi en termes de succession saisonnière des différentes espèces. Sur la base de ces similarités, deux groupes d'années ont été constitués à partir de la saison 2011 où les premiers changements relatifs aux proliférations typiques d'algues vertes ont été observés.

Groupe 1 : Années 2011, 2012, 2013, 2015 et 2017

L'année 2011 a été caractérisée par un déclin progressif des ulves dès le mois de juin, et un développement massif, d'août à octobre, de l'*Ectocarpale*, *Pylaiella littoralis* et, dans une moindre mesure, de l'algue rouge filamenteuse *Polysiphonia* sp. Cette situation atypique semble résulter des caractéristiques très particulières de l'année 2011, marquée par des flux azotés remarquablement bas (concentrations en forte baisse et faibles débits). Le déclin des ulves a été amorcé par l'appauvrissement drastique des teneurs en nutriments dans le milieu, confirmé par la diminution des contenus internes azotés des algues. Ce déclin a permis le développement de *Pylaiella littoralis*, une espèce plus compétitive qu'*Ulva* à de faibles niveaux de concentration en nutriments (Programme CIMAV P3, 2012-2014). Bien qu'aucune étude écophysiological n'ait été réalisée sur *Polysiphonia* sp., sa présence témoigne de sa capacité à croître également dans de telles conditions.

L'année suivante (2012), la baie de Saint-Brieuc a été à nouveau touchée par des échouages significatifs de *Pylaiella littoralis* en début et fin de saison, représentant 50-60 % de la biomasse échouée en mai et 65-80% de cette biomasse en septembre-octobre. Le retour de ces algues brunes est très probablement à mettre en relation avec une bonne reconduction des stocks de la saison précédente (hiver peu dispersif) mais aussi avec le faible niveau des flux azotés encore observé en 2012. Avec le réchauffement progressif des eaux à la fin du printemps et l'augmentation de la luminosité, les ulves se sont progressivement développées en parallèle des algues brunes, et ont dominé la biomasse algale de juin à août. Cette dominance peut s'expliquer par une compétition à la ressource et à la lumière sur les algues brunes. Dès septembre, les stocks de nutriments ont atteint des niveaux très bas (quotas internes azotés des ulves limitants), ce qui a engendré le déclin des algues vertes, au profit des algues brunes.

Similairement à 2011 et 2012, les années 2013, 2015 et 2017 ont montré une dominance des algues brunes filamenteuses de type en fin de saison (septembre-octobre) dans les anses de Morieux et d'Yffiniac, à la suite de la prolifération saisonnière des ulves. Ces trois années ont également été caractérisées par un affaiblissement précoce des flux azotés en provenance des cours d'eau tout au long de la saison de prolifération. Cette observation conforte l'idée que les faibles niveaux d'azote atteints en fin de saison constituent un environnement favorable à la croissance des algues brunes filamenteuses avec le recul des ulves.

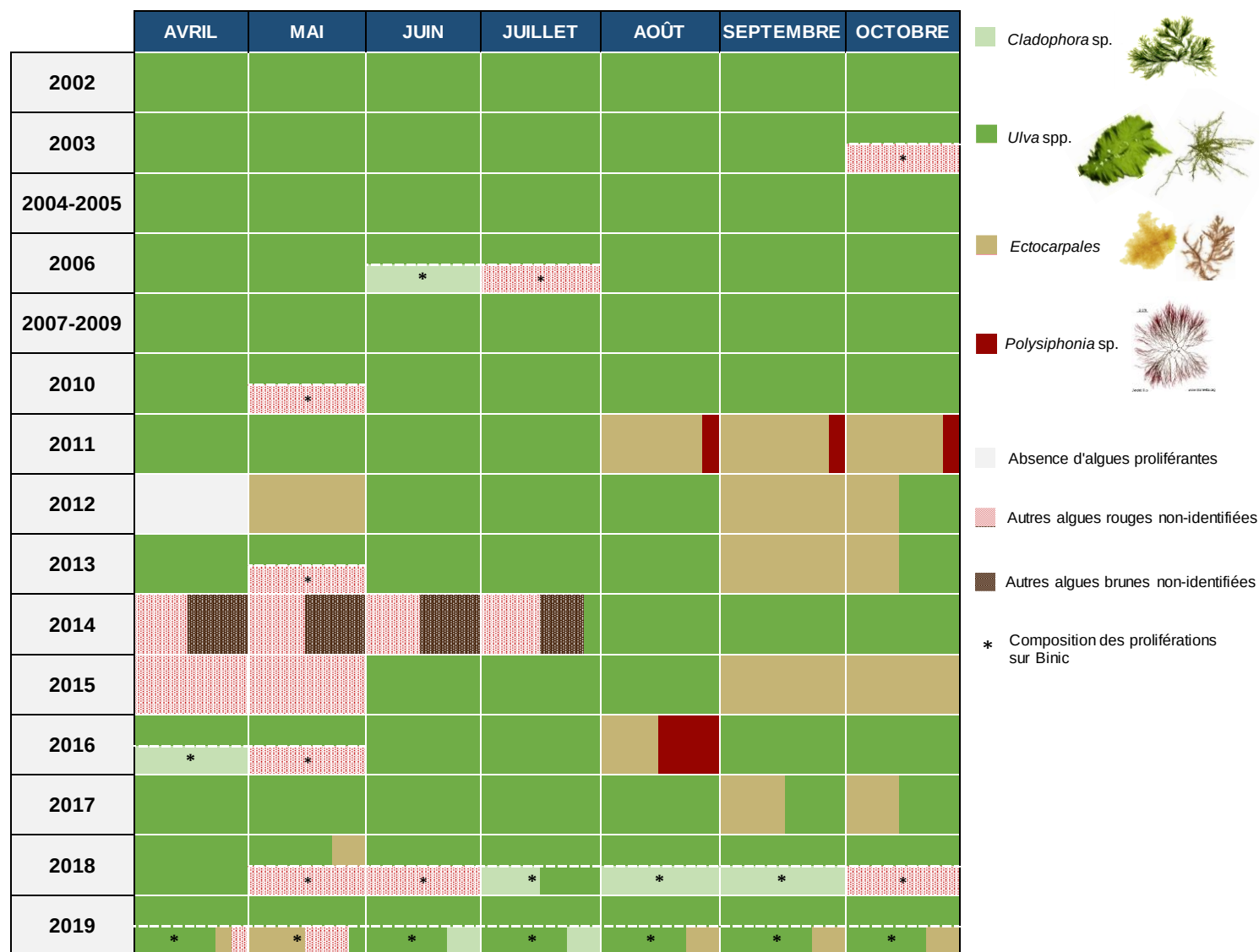
Groupe 2 : Années 2014, 2016, 2018 et 2019

En 2014, 2016, 2018 et 2019, le fond de la baie de Saint-Brieuc n'a pas été concerné par des échouages massifs d'algues brunes filamenteuses en fin de saison, contrairement aux années qui les précédaient. En 2014, le début de saison (avril - juin) a été dominé par un mélange d'algues rouges et brunes (espèces non-identifiées). Puis les proportions d'algues rouges et brunes ont diminué au profit de la croissance des ulves, qui ont dominé les proliférations d'août à octobre. En 2016, 2018 et 2019, les ulves sont restées globalement dominantes sur toute la saison, bien qu'une forte proportion d'algues rouges du genre *Polysiphonia* (40-55 %) ait été observée ponctuellement en août sur Morieux et Yffiniac. Ces trois années ont été marquées par des apports azotés supérieurs à la moyenne saisonnière par les cours d'eau ainsi que par un ensoleillement relativement important pendant la période « sensible » de la saison. Les proliférations saisonnières exclusivement dominées par les ulves en 2014, 2016, 2018 et 2019 pourraient donc être la conséquence de conditions nutritionnelles favorables en fin d'été (i.e. induite par des reprises de flux azotés en cours de saison), et la reconduction des stocks de la saison précédente.

3.2.2. Le site de Binic

À ce jour, trois types d'algues proliférantes autres que les ulves ont dominé les échouages sur le site de Binic, localisé à l'ouest de la baie de Saint-Brieuc: les algues vertes filamenteuses du genre *Cladophora* (repérées en octobre 2003, juin 2006, avril-mai 2016, juillet-septembre 2018 et juin-juillet 2019), les algues rouges du genre *Polysiphonia* (relevées en juillet 2006 et aux mois de mai des années 2010, 2013 et 2016) et les *Ectocarpales* (mai 2019). Il est difficile d'identifier clairement les facteurs qui ont déclenché le développement de ces algues opportunistes, en parallèle des proliférations d'ulves, sur une brève période de la saison. Les facteurs environnementaux pouvant entrer en jeu sur une échelle de temps aussi courte (i.e. celle du mois) sont en effet multiples.

Tableau 2. Identification des macro-algues proliférantes échouées relevée lors des suivis mensuels en baie de Saint-Brieuc de 2002 à 2019. La contribution de chaque algue est fonction de la surface remplie par case. L'astérisque (*) identifie les observations réalisées sur Binic lorsqu'elles étaient différentes de celles relevées dans la baie.



3.3. Baie de Douarnenez

Le plus ancien témoignage d'apparition d'algues opportunistes autres que les ulves dans la baie de Douarnenez date des années 30. La présence de l'algue verte filamenteuse, *Cladophora* sp. avait en effet été mentionnée par les acteurs du domaine maritime, sous le terme de « Glandour », signifiant « laine d'eau » en breton. Le développement significatif de cette algue n'a ensuite été relevée qu'en juin 1997, puis en juillet-août 2000, par le CEVA sur les sites au nord de la baie de Douarnenez. Son développement avait été associé au déclin précoce des ulves, qui avaient proliféré massivement et inhabituellement tôt dans la saison.

Cette synthèse concerne essentiellement le fond de la baie de Douarnenez, où sont communément observées les proliférations d'algues vertes (Tableau 3). La première apparition d'algues proliférantes autres que les ulves en fond de baie, a été relevée en août 2005, et était associée à *Cladophora* sp. Ce développement avait suivi l'effondrement des ulves, très probablement amorcé par une limitation en azote. Cette hypothèse repose sur l'observation de niveaux de flux d'azote particulièrement bas en 2005 et un appauvrissement avéré des teneurs en azote des tissus algaux en fin de saison. Les différents événements de prolifération de *Cladophora* sp. relevés ces dernières années par le CEVA, correspondent généralement à des périodes où la croissance des ulves commencent à être limitée en nutriments, où l'ensoleillement est fort et où les températures de l'eau sont relativement élevées (environ 17,5-19,0°C en baie de Douarnenez, sites de surveillance 040-P-017/019 du réseau REPHY d'Ifremer). Ces algues profitent généralement de cette fenêtre favorable à leur croissance avant de rapidement décliner.

Le sud de la baie de Douarnenez, s'est caractérisé l'année suivante, en avril 2006, par le développement d'algues rouges en pompons (de taille 1 – 3 cm) appartenant au genre *Falkenbergia* (correspondant au stade tetrasporophyte de l'algue appelé *Asparagopsis*), avant la prolifération saisonnière classique des algues vertes (de mai à octobre). En début de saison, la température de l'eau était 1-2°C inférieure à la moyenne saisonnière et les flux d'azote étaient particulièrement élevés. Il est probable que la fenêtre de développement favorable aux algues rouges, ait été associée à des conditions de luminosité et de température encore trop faibles pour amorcer le développement massif des ulves malgré les conditions nutritives optimales du début de saison. Ces algues rouges avaient été pour la première fois observées en juillet 1994 et 1995 dans la baie.

De 2007 à 2013, aucune prolifération d'algues opportunistes autres que les ulves n'a été observée en baie de Douarnenez. En 2014, plusieurs sites (e.g. Kervel/Trezmalaouen) ont été marqués en début de saison (mai-juin) par des échouages d'algues brunes et rouges (dont *Rhodophyllis* sp.). Il est probable que l'hiver très dispersif (marqué par le plus grands nombre de jours de fortes houles depuis 2002) ait été responsable d'un affaiblissement des stocks d'ulves en 2014, au profit des algues brunes et rouges. Les proliférations d'ulves ont été particulièrement tardives (à partir de juin) et de faible intensité, avec un maximum de surface couverte relevé en septembre. En juillet, les ulves ont dominé essentiellement les échouages, puis une communauté similaire à celle de juin a à nouveau été observée en août (composés à 65-90% d'*Ulva* sp. et à 10-35 % d'algues rouges et brunes). La fin de saison s'est caractérisée par la dominance d'ulves et une faible proportion d'algues rouges (5 %) et brunes (5 %). À cette période, l'algue verte *Cladophora* sp. était par ailleurs majoritairement présente dans le rideau de la plage de Lieue-de-Grève (représentant 90 % de la surface algale en septembre). En 2014, les flux d'azote ont été particulièrement forts en début de saison et ont atteint de faibles valeurs dès juillet. Les quotas azotés internes des ulves ont présenté une variabilité au cours de la saison, atteignant des valeurs limitantes aux périodes de co-dominance ulves *versus* autres algues. Cette observation suggère qu'en 2014, l'apparition des algues autres que les ulves a été fortement dépendante de l'évolution de

la croissance des ulves, elle-même contrôlée en arrière-saison par la disponibilité en azote, au sud de la baie de Douarnenez.

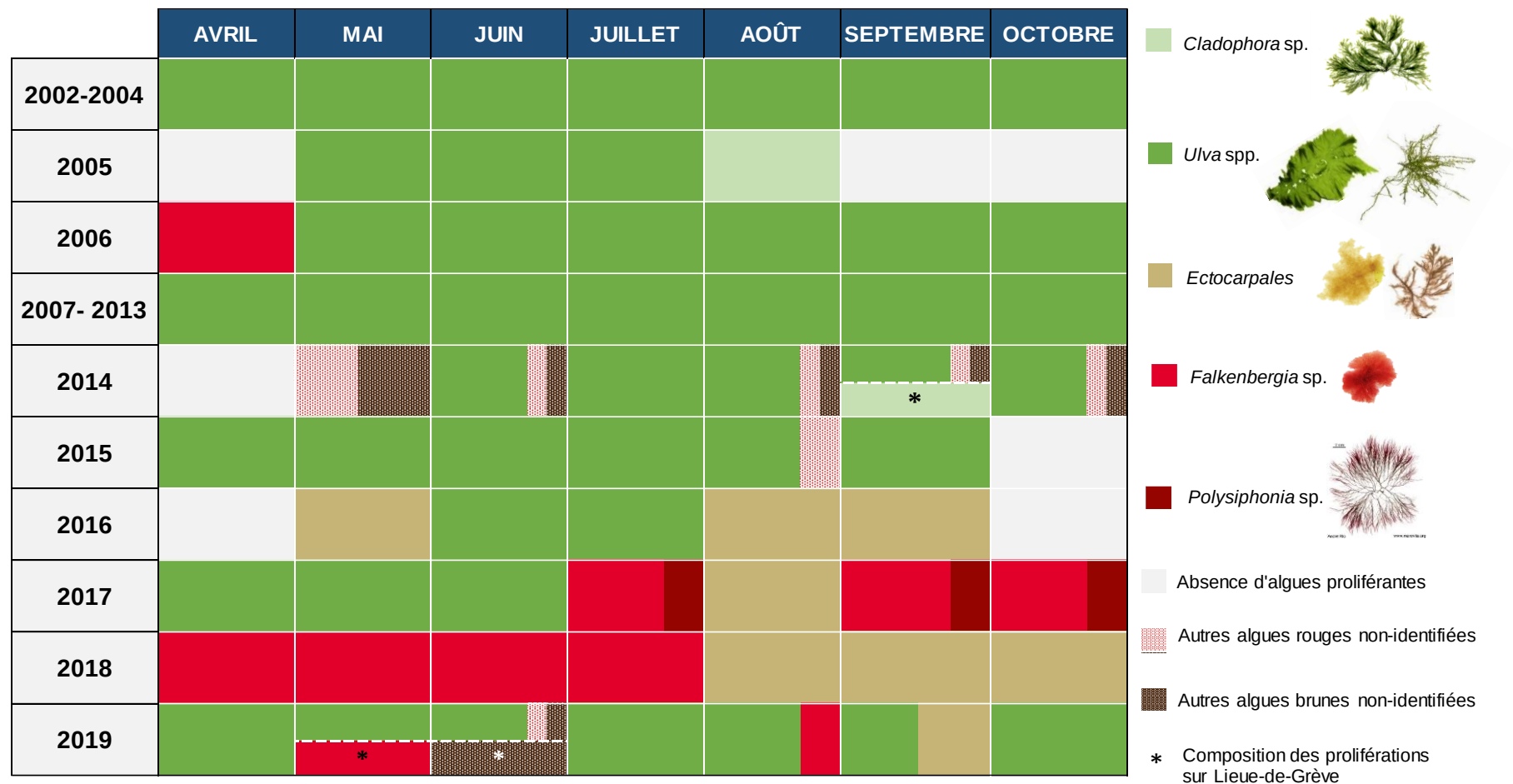
L'année 2016 a, quant à elle, été particulièrement favorable au développement des , qui ont proliféré massivement à un niveau encore jamais reporté en baie de Douarnenez. Ces algues brunes filamenteuses se sont, dans un premier temps, développées en début de saison (mai) au niveau de Lieue-de-Grève avant de laisser place à une communauté composée principalement d'*Ulva* spp. en juin-juillet. Puis, un deuxième épisode de développement d'*Ectocarpales* a été observé en fin de saison (août-septembre) sur les sites de Kervijen/Ty an quer, du Ry, de Saint-Anne-La-Palud, et de Lieue-De-Grève. L'absence d'ulves en avril-mai pourrait être due à la reconduction des stocks d'algues brunes de la saison précédente. La fin de saison précédente avait en effet été marquée par le développement d'algues brunes, qui représentaient 35% des échouages algaux sur le site de Lieue-de-Grève. Dans un contexte nutritionnel en azote relativement bas dès le mois de mai 2016, les ulves ont présenté des quotas azotés limitants à partir du mois de juillet, à l'origine de leur déclin. Compétitives à des niveaux de concentrations en nutriments relativement faibles, les *Ectocarpales* ont pu bénéficier des conditions de lumière et de température toujours optimales pour se développer en fin de saison.

Après un démarrage précoce des ulves (avril - juin) en 2017, la baie de Douarnenez a, pour la première fois depuis le début des suivis, présenté des échouages massifs et un rideau dominés par des algues rouges filamenteuses du genre *Asparagopsis* (*Falkenbergia*), et accessoirement du genre *Polysiphonia* de juillet à octobre. Lieue-De-Grève a par exemple été touché par des proliférations monospécifiques de *Falkenbergia rufolanosa* (présentes sous formes de pompons) en juillet, septembre et octobre. Ce phénomène de prolifération massive d'algues rouges filamenteuses avait déjà été repéré à plusieurs reprises sur le site de Crozon-Anse de Dinan, localisé plus à l'ouest de la baie. Les algues brunes filamenteuses de la famille des *Ectocarpales*, très présentes l'année précédente n'ont proliféré qu'en août au sud de la baie (représentant 60 % de la communauté algale à Saint-Anne-La-Palud, 85 % sur le site de Kervel / Tresmalaouen ou encore 45 % sur Ry). À la même période, une prolifération importante d'algues vertes (*Cladophora* sp.) a aussi été reportée sur les sites Lieue-De-Grève (100% des échouages) et Kervijen / Ty An Quer (64% des échouages). Ces proliférations massives d'algues opportunistes autres que les ulves sont apparues dans un contexte de limitation très précoce d'azote dans le milieu, affectant la croissance des ulves (i.e. flux d'azote très faibles dès le mois de juin, quotas azotés limitants dès le mois de mai). L'identification des paramètres (e.g. températures de l'eau, flux d'azote, luminosité) contrôlant les successions d'espèces est néanmoins difficile à ce stade. Cette prolifération massive d'algues rouges, déjà observée à plusieurs reprises sur le site de Crozon-Anse de Dinan, pourrait avoir amorcée une dissémination algale par la circulation des masses d'eau vers l'Est, en direction de la baie de Douarnenez.

En 2018, les algues rouges *Falkenbergia* sp. ont à nouveau proliféré de mai à juillet pour laisser place aux *Ectocarpales* d'août à octobre. La saison 2018 s'est caractérisée par des flux terrigènes azotés supérieurs à la moyenne saisonnière en avril, qui ont progressivement diminué au cours de la saison pour atteindre de faibles valeurs en août, correspondant à la période où les deux genres d'algues opportunistes se sont succédés. Le développement de *Falkenbergia* sp. en début de saison est à mettre en lien avec la présence d'un stock de reconduction issu de la saison précédente et des températures en dessous de la moyenne saisonnière jusqu'en août.

La saison 2019 a été marquée par le retour des proliférations d'ulves, qui ont dominé les échouages d'avril à octobre. En parallèle, on notera également développement massif d'*Ectocarpales* en septembre et la présence minoritaire de *Falkenbergia* sp. en août. Le retour des ulves peut s'expliquer par des températures au-dessus de la moyenne saisonnière en début de saison.

Tableau 3. Identification des macro-algues proliférantes échouées relevée lors des suivis mensuels en baie de Douarnenez de 2002 à 2019. La contribution de chaque algue est fonction de la surface remplie par case. L'astérisque (*) identifie les observations réalisées sur Lieue-de-Grève lorsqu'elles étaient différentes de celles relevées dans la baie.





4. Conclusion

Les baies de La Fresnaye, de Saint-Brieuc, et de Douarnenez ont donc été touchées à plusieurs reprises par le développement d'algues opportunistes autres que les ulves au cours des dernières années. Ces proliférations ont été particulièrement marquées à partir de l'année 2006 en baie de La Fresnaye, de l'année 2011 en baie de Saint-Brieuc et de l'année 2014 en baie de Douarnenez. Les algues les plus communément observées ont été les algues brunes de la famille des *Ectocarpales* (i.e. *Pylaiella littoralis* et *Ectocarpus* sp.), les algues vertes *Ulvaria obscurum* et *Cladophora* sp. et les algues rouges filamenteuses des genres *Polysiphonia* et *Falkenbergia* (souvent repérées sous forme de pompons).

En baie de Saint-Brieuc et de Douarnenez, les premières proliférations de nouvelles espèces opportunistes ont été observées lors d'années de faibles flux terrigènes en azote, probablement à l'origine du recul des ulves au cours de la saison. En effet, à ces faibles niveaux de concentration, des proliférations d'*Ectocarpales* et de *Cladophora* sp. ont généralement été observées, suggérant la capacité de ces nouvelles espèces à proliférer à des faibles concentrations en azote. La compilation des observations réalisées ces dernières années montre que *Cladophora* sp. tend à apparaître sur une brève fenêtre de temps, correspondant à une période où la croissance des ulves est limitée par les niveaux d'azote, et où l'ensoleillement et la température de l'eau sont encore élevés. En comparaison, les proliférations d'*Ectocarpales* peuvent être maintenues sur plusieurs mois après le déclin des ulves en cours de saison. L'apparition de ces nouvelles algues opportunistes semble ainsi traduire une baisse générale des niveaux d'azote dans le milieu, qui dans le cas d'une saison sèche, induit de faibles concentrations en nitrates au cours de la période sensible (juin-août), mettant en compétition les ulves avec des espèces aux dynamiques nutritionnelles plus avantageuses dans ces conditions.

Les observations montrent que le niveau de concentration en azote n'est pas le seul facteur conditionnant les proliférations de ces nouvelles algues opportunistes. D'autres facteurs ont pu être mis en évidence dans cette synthèse, à savoir : la reconduction pluriannuelle du stock algal et l'évolution saisonnière de la température de l'eau et de l'ensoleillement. Les *Ectocarpales* semblent avoir un avantage compétitif sur l'ulve au printemps, dans des conditions de faible ensoleillement et de basses températures. L'algue verte *Ulvaria obscurum* prolifère généralement en début de saison dès que les conditions printanières sont optimales en termes de nutriments, de luminosité et de température, et elle perdure tant que les niveaux nutritionnels en azote restent élevés (notamment grâce à l'apport des cours d'eau au cours de la saison).

Contrairement aux autres algues opportunistes, il est plus difficile d'associer les épisodes d'apparition des algues rouges (*Polysiphonia* sp. et *Falkenbergia* sp.) à des périodes saisonnières spécifiques ou des paramètres environnementaux particuliers. Leurs proliférations ont en effet été plus épisodiques, et ont eu lieu à des périodes variables au cours de la saison.

À partir des observations réalisées et des données écophysiologiques / météorologiques à disposition, plusieurs tendances entre des éléments climatiques saisonniers et l'apparition d'espèces algales opportunistes ont été mises en évidence. Toutefois, ces tendances nécessitent d'être confirmées, notamment par le biais d'études en conditions contrôlées permettant de suivre une ou plusieurs variables. Cette synthèse souligne l'intérêt d'acquérir de nouvelles données sur les traits physiologiques de ces algues opportunistes, pour une meilleure compréhension et une meilleure prédiction interannuelle des successions saisonnières, dans un contexte d'eutrophisation en régression des eaux côtières.



PARTIE 2 – Caractérisation des traits écophysologiques des macroalgues

1. Objectifs

L'objectif de cette deuxième partie est (1) d'étudier les traits écophysologiques des macroalgues opportunistes proliférant sur les baies à algues vertes et succédant aux ulves et (2) d'établir une identification complète de ces espèces afin d'approfondir nos connaissances relatives aux algues opportunistes présentes sur les baies bretonnes et de positionner les résultats par rapport à la littérature internationale (revues de rang A). Les expérimentations se sont déroulées sur deux années (2018 et 2019), dans le but de maximiser les chances d'obtenir des échantillons pour chacune des macroalgues observées sur site les années antérieures, celles-ci possédant des périodes de prolifération variables au cours de la saison.

2. Matériel et méthode

2.1. Prélèvement et acclimatation des algues

Les échantillons d'algues ont été prélevés sur les sites identifiés par les survols RCS ou RCO des blooms de macroalgues de l'année en cours (e.g. analyse d'images aériennes). L'échantillonnage a été effectué sur les algues « en prolifération » en trois points de chaque site identifié, afin de s'assurer de la représentativité de la prolifération.

La première année, en 2018, l'étude a ciblé les algues à développement tardif sur la saison estivale à savoir les algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales* (i.e. *Ectocarpus* sp., *Pylaiella littoralis*), l'algue rouge du genre *Polysiphonia* et l'algue verte *Cladophora* sp. Ces algues ont été prélevées le 13 août sur les sites de Lancieux, de La Fresnaye et de Binic respectivement (Tableau 4).

L'année suivante, en 2019, ce sont les algues à prolifération plus précoce qui ont été ciblées : l'algue verte en lame *Ulvaria* sp. et l'algue rouge *Asparagopsis* sp. (*Falkenbergia*). L'algue verte, *Ulva* sp., a également été prélevée afin de servir de référence. Les espèces *Ulvaria* sp. et *Ulva* sp. ont été échantillonnées les 21 et 22 mai sur les sites de La Fresnaye et de Saint-Brieuc respectivement (Tableau 4). Concernant l'algue rouge *Falkenbergia*, il a été impossible de la préserver en culture après prélèvement, comme expliqué plus en détail dans l'encart ci-dessous.

Tableau 4. Informations relatives au prélèvement des cinq algues étudiées (date/localisation) et aux conditions d'acclimatation et d'incubation appliquées pour chacune d'entre-elles

Prélèvement				Conditions d'acclimatation / d'incubation			
Date	Baie	Genre / Famille	Type d'algues	Luminosité ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Température (°C)	Cycle Jour/Nuit	Référence(s)
13/08/2018	La Fresnaye (Lancieux)	<i>Ectocarpaceae</i>	Algues brunes filamenteuses en pompons	100-150	16	16/8	Lotze and Skramm, 2000; Dusfresnes, 2011
13/08/2018	La Fresnaye	<i>Polysiphonia</i> sp.	Algues rouges filamenteuses	100-150	18	16/8	Peter Edwards, 1970
13/08/2018	Saint-Brieuc (Binic)	<i>Cladophora</i> sp.	Algues vertes filamenteuses	100-150	18	16/8	Cambridge et al., 1984
21/05/2019	Saint-Brieuc	<i>Ulva</i> sp.	Algues vertes en lame	100-150	16	16/8	CEVA, CIMAV P3 2009-2010-2011
22/05/2019	La Fresnaye	<i>Ulvaria</i> sp.	Algues vertes en lame	100-150	17	16/8	Nelson et al., 2003; CIMAV P3 2009



Après acheminement au laboratoire, le matériel algal a été nettoyé, trié puis réparti dans des bacs d'acclimatation de 46 L contenant de l'eau de mer enrichie en nutriments et soumis à des conditions de température et de lumière optimales de croissance pour chacune des espèces (Tableau 4). Ces conditions ont été identifiées dans des études antérieures du CEVA ou dans la littérature. Un système de bullage en continu a été installé et l'eau de mer a été renouvelée tous les deux jours en attendant le début des expérimentations.

PRÉLÈVEMENT DE *FALKENBERGIA*

Cette étude ciblait également l'algue rouge *Falkenbergia*, qui prolifère depuis plusieurs années dans l'anse de Dinan et, plus récemment en baie de Douarnenez. Des observations terrain régulières (tous les 15 jours) ont été réalisées dans ces zones dans le cadre des suivis RCS/RCO Loire-Bretagne menés par le CEVA. Ce suivi régulier a révélé la contribution minoritaire de *Falkenbergia* à la biomasse algale tout au long de la saison 2019, excepté mi-mai où une prolifération a été observée dans l'Anse de Dinan. *Falkenbergia* a donc pu être prélevée le 22 mai 2019 en quantité suffisante pour la réalisation des expérimentations d'écophysiologie. Malgré les précautions utilisées pour assurer le bon état physiologique des algues lors du transport et l'acclimatation, les thalles de *Falkenbergia* se sont rapidement dépigmentés. Au bout de deux jours, l'ensemble des individus prélevés était de couleur blanche, témoignant d'une mort cellulaire générale de la biomasse algale. Deux explications pourraient être avancées pour justifier cette dégradation rapide suivie de mortalité :

- (1) les algues étaient déjà en phase de déclin au moment du prélèvement.
- (2) les algues sont sensibles aux changements de conditions environnementales (e.g l'émersion des thalles, température, luminosité) ou encore aux manipulations liées au transport / aux procédures de laboratoire (e.g. tri, essorage).

Falkenbergia, premier stade cellulaire de l'algue *Asparagopsis*, fait partie de la famille des *Bonnemaisoniaceae*, qui forment des entités cellulaires contenant une diversité de composés halogénés (Genovese *et al.*, 2009 ; Neethu *et al.*, 2017). Lorsqu'elles sont soumises à un stress, elles peuvent relarguer le contenu de leur cellule, dont les composés halogénés, dans le milieu. Or la phytotoxicité de ces composés peut provoquer la mort cellulaire des espèces présentes, incluant *Falkenbergia*.

Dans l'optique de réaliser toutes analyses écophysiologiques sur cette espèce, une étude spécifique semble indispensable et serait à envisager afin de définir les précautions à mettre en œuvre pour éviter tout stress et garantir le bon état physiologique des algues.

Une deuxième tentative de prélèvement a été réalisée le 14 septembre dans l'Anse de Dinan. Des algues rouges filamenteuses en pompons ont été prélevées dans 5 L d'eau de mer et acheminées jusqu'au laboratoire en conditions d'immersion. Malgré les similarités morphologiques avec *Falkenbergia*, l'observation au microscope a permis de montrer qu'il s'agissait d'une autre espèce identifiée comme *Aglaothamnion pseudobyssoïdes* ou *Callithamnion corymbosum*. Ces algues n'ont pas montré de signes de dégradation à leur arrivée, ni à l'issue de 72h d'acclimatation.



2.2. Identification morphologique et moléculaire des espèces

L'identification morphologique s'est basée sur les caractéristiques macroscopiques (e.g. morphologie tubulaire ou laminaire, présence ou absence de denticulations sur les marges, densité de ramification) et cellulaires (e.g. la taille, la forme des cellules, le nombre de pyrénoides, la forme et la position des chloroplastes). Les observations microscopiques ont été réalisées à l'aide du microscope ZEISS Axio Lab.A1 et du logiciel ZEN 2.

La plasticité phénotypique de ces algues ne permettant pas toujours une identification morphologique fiable, l'analyse morphologique a été complétée par une analyse moléculaire pour atteindre une identification au rang de l'espèce. Pour chaque espèce d'algue, la préparation des échantillons a consisté à placer une masse de 5 g de matière algale essorée et issue du bac d'acclimatation dans un tube Falcon® de 50 mL contenant du silica-gel. Suite à l'observation d'interférences dans les analyses due à la dégradation du matériel algal, le protocole a été modifié. Les algues issues du bac d'acclimatation (200 g poids frais) ont été rincées à l'eau douce pendant 15 minutes et essorées à la centrifugeuse. Six lots de 30 g ont été préparés. Trois d'entre eux ont été congelés puis lyophilisés avant d'être insérés dans des flacons eppendorf®. Les trois lots restants ont été séchés à l'étuve (à 40-50°C) pendant 24 h, puis placés dans des flacons eppendorf®. L'analyse moléculaire de l'ensemble des échantillons a été réalisée par le prestataire DNA GENSEE (Laboratoire de biotechnologies). La méthode consiste à extraire l'ADN total et à réaliser une amplification de fragments d'ADN cibles spécifiques de la macro-algue d'intérêt par un séquençage Sanger au moyen d'un analyseur génétique (*Applied Biosystems 3130*). Les séquences obtenues ont été comparées et alignées aux séquences de référence existantes (base de données publiques et privées de DNA GENSEE) pour une attribution taxonomique.

2.3. Expérimentation d'écophysiologie

Les expérimentations d'écophysiologies ont suivi les deux approches décrites par Lotze et Schramm (2000), permettant d'étudier la dynamique nutritionnelle et de croissance des algues, en réponse à un apport de nutriments, à la fois à court (de la minute ou de l'heure) et plus long terme (12 jours). La première approche, menée sur 12 jours, permet d'évaluer les taux de croissance et la capacité d'absorption/assimilation en nutriments spécifique à chaque espèce algale étudiée (*Expérimentation 1*). La seconde approche, dite à « court-terme », permet d'accéder aux paramètres cinétiques spécifiques de l'assimilation en nutriments (vitesses maximum d'absorption, $V_{\max}$ et constante de demi-saturation, K_m ; *Expérimentation 2*). En amont de ces expérimentations écophysiologiques, une identification morphologique permettant une identification des algues au rang du genre au minimum a été réalisée, puis complétée par une analyse moléculaire pour atteindre le rang de l'espèce. Le matériel algal utilisé au cours de ces expérimentations est issu des bacs d'acclimatation (paragraphe 2.1) dans lesquels les ulves ont été incubées pendant plusieurs jours sous conditions contrôlées, de manière à homogénéiser leurs paramètres écophysiologiques (dont les quotas azotés et phosphorés).

2.3.1. Expérimentation 1 – Mesure des taux de croissance

Dispositif expérimental

L'expérimentation a consisté à cultiver chaque espèce d'algue sous conditions de lumière et de températures optimales pour leur croissance (Tableau 4) dans des béciers polypropylène de 5 L remplis d'eau de mer filtrée à 0,22 μm (pour enlever les biais liés à la présence de micro-organismes). Seules les conditions nutritives ont été modulées en cinq milieux distincts :

- Milieu contrôle (C) : eau de mer filtrée sans enrichissement
- Milieu enrichi en nitrates (N+) : eau de mer filtrée + nitrates (500 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ de NaNO_3)
- Milieu enrichi en phosphates (P+) : eau de mer filtrée + phosphates (30 $\mu\text{mol.L}^{-1}$ de KH_2PO_4)



- Milieu enrichi en nitrates et phosphates (N+P+) : eau de mer filtrée + nitrates ($500 \mu\text{mol.L}^{-1}$ de NaNO_3) + phosphates ($30 \mu\text{mol.L}^{-1}$ de KH_2PO_4)
- Milieu enrichi en ammonium (NH₄+P+) : eau de mer filtrée + ammonium ($50 \mu\text{mol.L}^{-1}$ (NH_4)₂SO₄) + phosphates ($30 \mu\text{mol.L}^{-1}$ de KH_2PO_4).

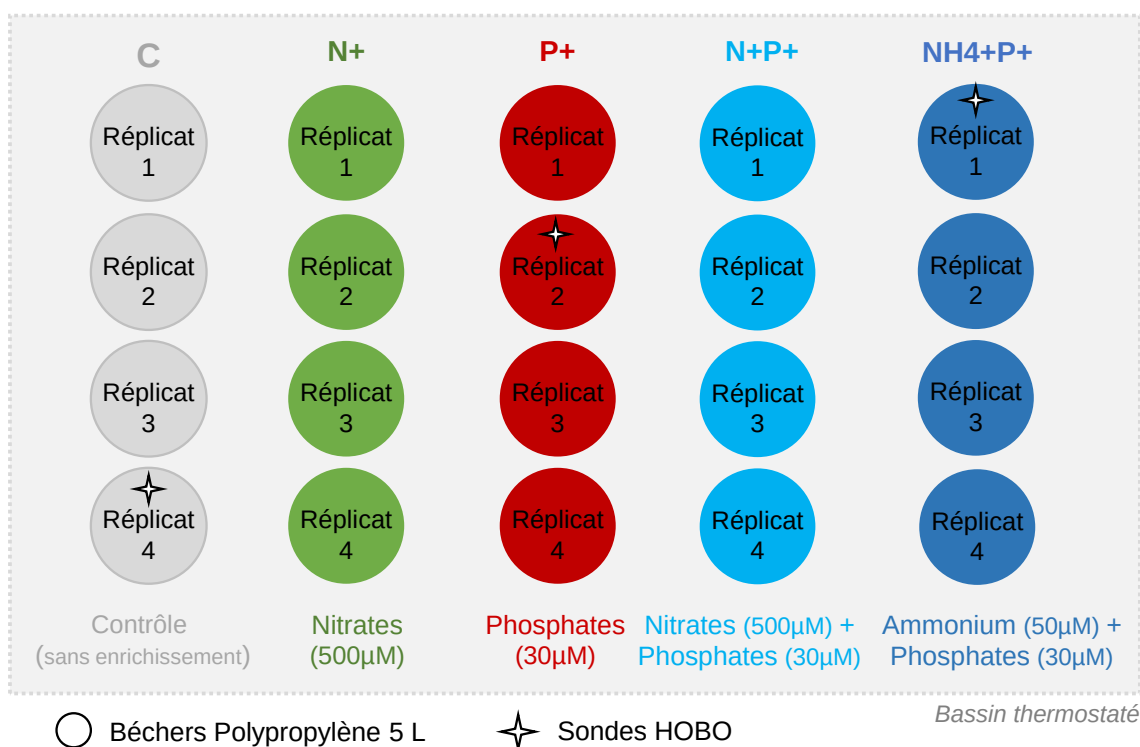


Figure 6. Schéma du dispositif expérimental pour l'étude à moyen terme

Pour les conditions d'enrichissement en nitrates et ammonium (N+P+ et NH₄+P+), un apport minimum en phosphates ($30 \mu\text{mol P.L}^{-1}$) a été ajouté afin d'éviter une carence. Chacune des conditions testées a été répliquée quatre fois ($n=4$) afin d'augmenter la significativité des résultats et d'analyser le jeu de données avec des outils statistiques (Statgraphics Centurion®). Le dispositif expérimental est schématisé sur la Figure 6.

La température a été réglée par un bain thermostaté et l'intensité lumineuse a été fixée à $100\text{-}150 \mu\text{mol de photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ grâce à des néons. Un cycle J/N 16/8 a été mis en place et un système de bullage a été appliqué en continu. Les conditions de lumière et de température ont été suivies tout au long de l'incubation à partir de sondes HOBO, placées dans les bacs d'incubation et enregistrant les données toutes les heures (Annexes 4-8).

Protocole expérimental

Quatre échantillons d'eau de mer filtrée de 150 mL ont été prélevés pour l'estimation des concentrations en sels nutritifs (nitrates, ammonium, phosphore) en début d'expérimentation. Chaque échantillon a été empoisonné avec 750 μL de solution de chlorure mercurique à 6 g/L, avant d'être envoyé pour analyse au laboratoire extérieur agréé, Eurofins.

Afin de respecter la densité optimale d'incubation de 1 g/L pour les algues, une masse de 5 g de matériel biologique a été fixée pour cette expérience. Au total, 150 g d'algues ont été prélevés du bac d'acclimatation et essorés trois minutes dans une centrifugeuse. Le protocole d'essorage a été préalablement défini au CEVA afin d'affiner la répétabilité du procédé. Les algues essorées ont ensuite été réparties en 24 lots de 5 g (poids frais). Quatre d'entre eux ont été conditionnés pour l'estimation des contenus en phosphore et azote des algues en début d'expérience. Ce conditionnement a consisté



à rincer les algues avec de l'eau distillée puis à les lyophiliser, avant leur envoi pour analyse vers un laboratoire extérieur agréé (Upscience). Les 20 lots restants ont été répartis dans les 20 béchers de 5 L, initialisant dès lors le début de l'expérimentation.

Tous les deux jours, le milieu d'incubation a été renouvelé par de l'eau de mer fraîchement filtrée et a été à nouveau enrichi en nutriments dans les mêmes conditions qu'à T0. Les paramètres physico-chimiques des milieux d'incubation ont été régulièrement contrôlés (tous les deux jours) afin de s'assurer du maintien des conditions de lumière et de température fixées et de vérifier l'évolution des paramètres clés suivant : le pH, la salinité et la teneur en dioxygène dans l'eau de mer.

Au terme des 12 jours d'incubation, chaque lot d'algue a été essoré avant d'être pesé, pour l'estimation de la biomasse finale (T12). Les 20 lots ont été ensuite conditionnés (comme décrit précédemment) pour l'estimation des quotas en phosphore et azote des algues en fin d'expérience. À partir de ces données, les taux de croissance relatifs ont été calculés selon l'équation (Eq. 1) (Hoffmann et Poorter 2002) :

$$\mu = \frac{\ln \frac{W_t}{W_0}}{t} \quad \text{Eq. 1}$$

avec W_0 , la biomasse algale au temps initial T0 (en g, poids sec) ; W_t , la biomasse algale au temps T (en g, poids sec); et t, la durée de l'expérience (en jours).

À partir des données de quotas et de biomasses algales en début et fin d'expérimentation, la quantité d'azote et de phosphore assimilée (« N fixé » et « P fixé ») par les algues au bout de 12 jours, a été calculée pour chaque lot d'algues, en suivant les équations (Eq.2) et (Eq.3) respectivement :

$$N \text{ fixé} = \% \text{QN (Tf)} * m \text{ (Tf)} - \% \text{QN (T0)} * m \text{ (T0)} \quad \text{Eq. 2}$$

$$P \text{ fixé} = \% \text{QP (Tf)} * m \text{ (Tf)} - \% \text{QP (T0)} * m \text{ (T0)} \quad \text{Eq. 3}$$

avec % QN, pourcentage d'azote sur la matière sèche des algues, % QP, le pourcentage de phosphore sur la matière sèche des algues et m, le poids sec du lot d'algues en début (T0) et fin de campagne (Tf).

2.3.2. Expérimentation 2 – Mesure des paramètres d'absorption en nutriments

Dispositif expérimental

La deuxième expérimentation vise à mesurer l'absorption en nutriments de chaque espèce d'algue étudiée sur des incubations à court terme (de 0 à 240 min). Ces incubations ont été réalisées dans des béchers polypropylène de 5 L, qui ont été placés dans un grand bassin thermostaté, permettant de maintenir la température optimale au développement de chaque espèce d'algue. Les béchers ont été préalablement remplis de 5 L d'eau de mer de mer filtrée (0,22µm) en début d'expérimentation afin de laisser la température du milieu se stabiliser. Les milieux d'incubation ont été soumis à une intensité lumineuse de 150-200 µmol de photons m⁻².s⁻¹ et un système de bullage en continu a été appliqué.

Les macroalgues, issues des bacs d'acclimatation, ont été incubées dans de l'eau de mer filtrée à différentes gammes de concentrations en nitrates (de 0 à 200 µmol.L⁻¹), ammonium (de 0 à 200 µmol.L⁻¹) et phosphates (de 0 à 30 µmol.L⁻¹). La gamme de concentrations est détaillée pour chaque nutriment sur la Figure 7. Pour les conditions d'enrichissement en nitrates et ammonium, un apport minimum en phosphates (3 µmol.L⁻¹) a été ajouté afin d'éviter une carence. De la même manière, un apport en nitrate (50 µmol.L⁻¹) et en ammonium (50 µmol.L⁻¹) a été effectué dans les milieux enrichis en phosphates. En parallèle des incubations, trois béchers « contrôle » remplis d'eau de mer filtrée ont été placés dans les



mêmes conditions et enrichis à de faibles concentrations en nitrates ($0,41 \mu\text{mol.L}^{-1}$), phosphates ($0,56 \mu\text{mol.L}^{-1}$) et ammonium ($0,54 \mu\text{mol.L}^{-1}$) définies par Lotze et Schramm (2000).

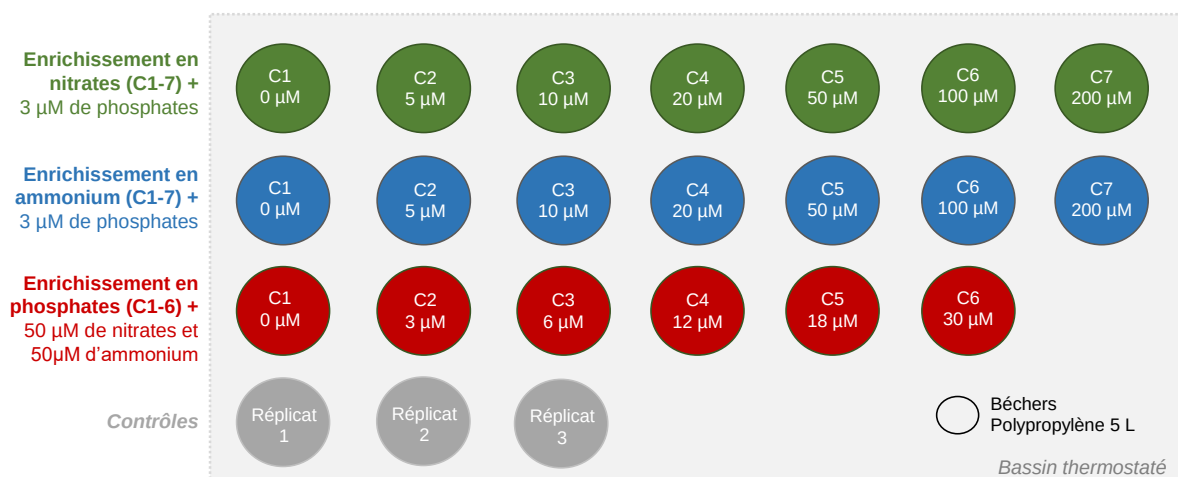


Figure 7. Schéma du dispositif expérimental pour l'étude à court terme

Protocole expérimental

La biomasse algale déposée dans les béciers de 5 L a été fixée à 12 g. Une masse d'algues de 240 g a alors été prélevée du bac d'acclimatation et essorée trois minutes dans une centrifugeuse. Vingt lots de 12 g (poids frais) ont été incubés dans chacun des béciers.

Après une période d'adaptation de deux heures, les 20 lots ont été prélevés avec précaution au moyen d'une épuisette. L'eau de mer filtrée contenue dans les béciers a ensuite été enrichie en nutriments comme décrit en Figure 7.

Un échantillon d'eau de mer (150 mL) a été prélevé dans chacun des 20 béciers pour l'estimation des concentrations en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) en début d'expérimentation (T_0). Les échantillons ont été empoisonnés avec une solution de chlorure mercurique à 6 g/L (volume d'ajout de 750 μL), conformément au protocole utilisé dans le programme national SOMLIT élaboré pour l'analyse des sels nutritifs (Garcia et Oriol 2015). Les échantillons traités ont ensuite été placés à l'obscurité dans l'attente de leur analyse par le laboratoire agréé Eurofins. Chaque lot d'algues a ensuite été redéposé dans son bécier d'origine, initiant alors l'expérimentation (T_0).

Sur la période d'incubation de 240 minutes, des échantillons d'eau de mer (150 mL) ont été prélevés dans chaque bécier à des temps différents selon les modalités d'enrichissement étudiées (Tableau 5). Chaque échantillon a été conditionné comme décrit précédemment (empoisonnement au chlorure mercurique) pour l'analyse des concentrations en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) dans l'eau de mer.

Tableau 5. Temps de prélèvement des échantillons d'eau de mer pour chaque type d'enrichissement en nutriments au cours des 240 min d'incubation.

Temps d'incubation (min)	0	15	30	45	60	120	180	240
Enrichissement en nitrates	X		X		X	X	X	
Enrichissement en phosphates	X				X	X		X
Enrichissement en ammonium	X	X	X	X	X	X		

Au terme des 240 minutes d'incubation, chaque lot d'algue a été retiré de son milieu puis conditionné pour l'analyse ultérieure des quotas azotés et phosphorés par le laboratoire agréé



Upscience. Les échantillons ont été brièvement rincés (pas plus de 15 secondes) avec de l'eau distillée puis essorés par pressage manuel avant d'être congelés et lyophilisés. Avant leur envoi, chaque échantillon lyophilisé a été pesé pour l'estimation des poids secs finaux.

Calculs et résultats obtenus

À partir des données de concentrations en sels nutritifs aux différents temps de prélèvement (Tableau 5), les cinétiques d'absorption des nitrates, des phosphates et de l'ammonium ont été estimées pour chaque intervalle de temps.

- Pour les nitrates : les trente première minutes (T0-T30), les trente minutes suivantes (T30-T60), les deuxième et troisième heures (T60-T120 et T120-T180).
- Pour les phosphates : les trente première minutes (T0-T30), les trente minutes suivantes (T30-T60), la deuxième heure (T60-T120) et les deux heures suivantes (T120-T240).
- Pour l'ammonium : tous les quinze minutes la première heure (T0-T15, T15-T30, T30-T45, T45-T60) puis la deuxième heure (T60-T120).

Les vitesses d'absorption (V en $\mu\text{mol.g MS}^{-1}.\text{h}^{-1}$) des nutriments par les macroalgues ont été calculées pour chaque intervalle de temps à partir des concentrations initiales et finales mesurées au début et à la fin de l'intervalle de temps, selon l'équation (Eq. 4) de Lotze et Schramm (2000) suivante :

$$V = \frac{(C_i - C_f) \times \text{Vol}}{t \times m} \quad \text{Eq. 4}$$

avec C_i , la concentration initiale en nutriments contenus dans l'eau en début d'intervalle de temps (en $\mu\text{mol.L}^{-1}$) ; C_f , la concentration en nutriments contenus dans l'eau à la fin de l'intervalle de temps (en $\mu\text{mol.L}^{-1}$) ; Vol, le volume d'eau durant l'intervalle de temps (en L) ; t la durée de l'intervalle de temps (en h) ; m , la matière sèche des algues incubées (en g).

Une sélection des données de vitesses d'absorption (V) a été effectuée lors des calculs afin d'éliminer les valeurs aberrantes (i.e. vitesses négatives liées à l'absence d'absorption). Les vitesses d'absorption en nitrates, phosphates et ammonium ont ensuite été représentées graphiquement en fonction des concentrations initiales mesurées (Figure 8).

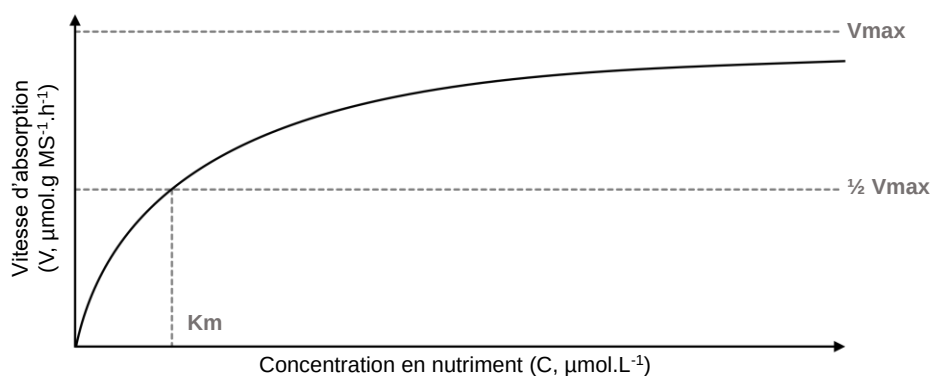


Figure 8. Représentation graphique type des vitesses d'absorption d'un nutriment (V) en fonction de la concentration initiale de ce nutriment (C), suivant l'équation de Michaelis-Menten.

La vitesse maximale d'absorption (V_{max}) et la constante de demi-saturation (K_m), paramètres écophysiologiques caractéristiques de l'absorption en nutriments d'un organisme tel que les macroalgues, ont ensuite été calculées en faisant passer, par les points correspondant aux vitesses d'absorption calculées, une courbe suivant l'équation (Eq. 5) de Michaelis-Menten :

$$V = \frac{(V_{\text{max}} \times C_i)}{(K_m + C_i)} \quad \text{Eq. 5}$$



Avec V (en $\mu\text{mol.g MS}^{-1}.\text{h}^{-1}$), la vitesse d'absorption pour une concentration donnée, V_{max} (en $\mu\text{mol.g MS}^{-1}.\text{h}^{-1}$), la vitesse maximale d'absorption en conditions saturantes pour le nutriment testé, C_i ($\mu\text{mol.L}^{-1}$), la concentration en nutriments dans l'eau au début de l'intervalle, et K_m ($\mu\text{mol.L}^{-1}$), la constante de demi-saturation qui est la concentration en nutriments pour laquelle la vitesse d'absorption est égale à $V_{\text{max}}/2$.

La relation entre la diminution en nutriments dans le milieu et sa vitesse d'absorption par l'algue peut être décrite par l'équation de Michaelis et Menten, par analogie avec la cinétique enzymatique (Dugdale 1967). Le profil de cette courbe de vitesse d'absorption en fonction de la concentration suit celui d'une croissance logarithmique jusqu'à un maximum (illustré par un plateau).

L'équation de Michaelis-Menten a été déterminée par une régression non-linéaire de type : $f = ax / (b+x)$ avec itérations, à partir de l'outil *Solver* du logiciel *Excel*. Cet outil d'analyse permet de calculer les valeurs optimales cibles (V_{max} et K_m) en utilisant la méthode des moindres carrés (Eq. 6) :

$$\sum_{i=1}^n (V_{\text{prédite}} - V)^2 \quad \text{Eq. 6}$$

La pente initiale (α) a été calculée à partir des valeurs de V_{max} et K_m selon la formule suivante (Eq. 7) :

$$\alpha = \frac{V_{\text{max}}}{K_m} \quad \text{Eq. 7}$$

3. Résultats

3.1. Identification morphologique et moléculaire

3.1.1. *Ectocarpus sp.*

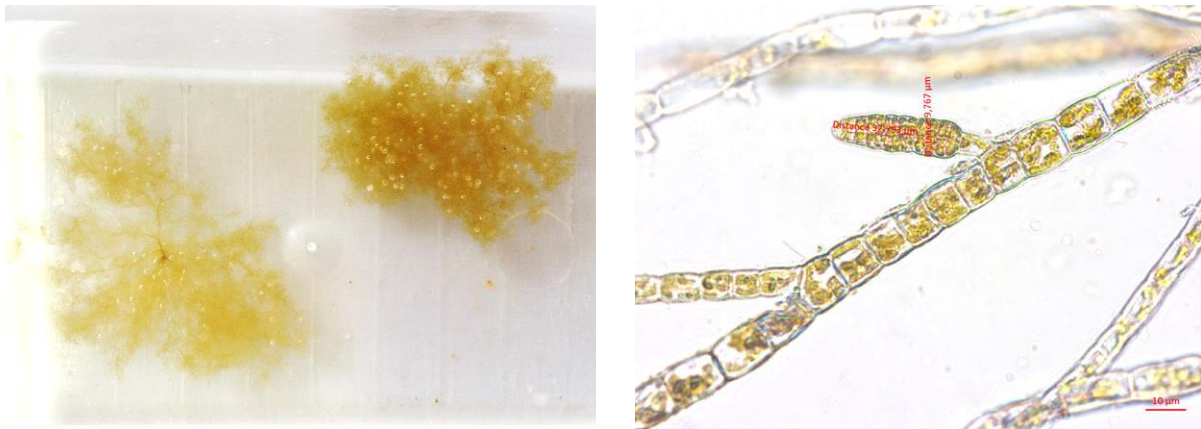


Figure 9 : Photographie d'*Ectocarpus sp.* (à droite) et vue microscopique du thalle (à gauche)

L'analyse morphologique indique que l'algue brune filamenteuse correspondrait à *Ectocarpus confervoïdes* (ou *crouani*) (Hamel 1985), qui se caractérise par des plastes visiblement rubanés, la présence de sporanges pluriloculaires allongés, et des terminaux de taille 33µm x 10µm ne se terminant pas par des poils (Figure 9).

L'analyse moléculaire indique que cette algue correspond à *Ectocarpus fasciculatus*. Il est important de noter que l'analyse génétique effectuée n'a pu mettre en évidence une homologie de séquence avec l'espèce *Ectocarpus confervoïdes* (ou *crouani*) identifiée morphologiquement. Une hypothèse proposée serait le manque de données concernant cette dernière espèce dans les banques de données moléculaires (ex : Genbank®, National Center for Biotechnology Information ; NCBI).

3.1.2. *Cladophora sp.*

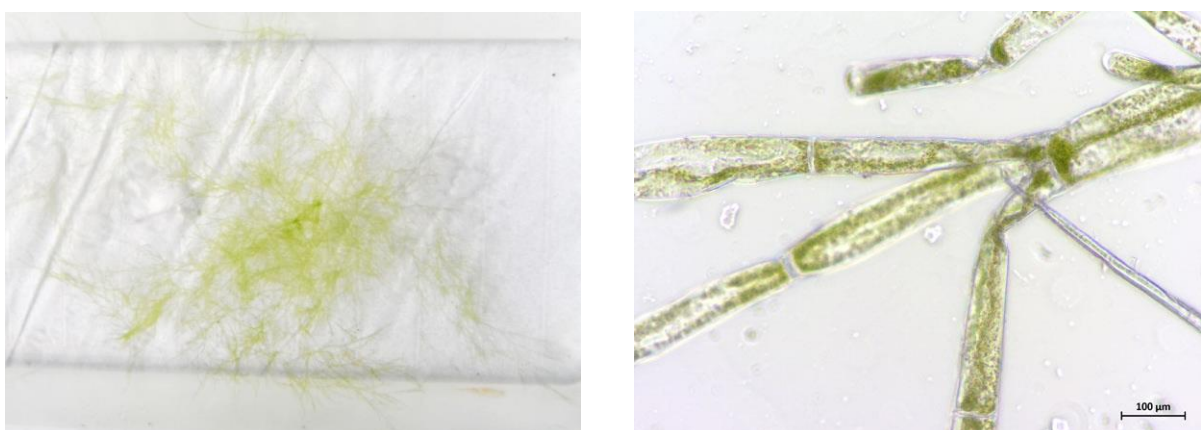


Figure 10 : Photographie de *Cladophora sp.* (à droite) et vue microscopique du thalle (à gauche)

L'analyse morphologique (Figure 10) confirme que l'algue verte filamenteuse prélevée correspond bien au genre *Cladophora* (Brodie, Maggs, John et Blomster 2007; Loiseaux-de Goër et Noailles 2008, 2008; Noailles 1995), qui se caractérise par des cellules apicales de 30 µm de diamètre, par un thalle très souple à ramifications acropètes parfois pennées (1 à 3 ramifications par cellule). Néanmoins l'analyse morphologique n'a pas permis d'identifier l'algue au rang de l'espèce.

L'analyse moléculaire a été réalisée sur un échantillon de ces algues filamenteuses et la comparaison des séquences d'ADN aux bases de données existantes indique qu'elles correspondent à deux espèces distinctes : *Cladophora vagabunda* et *Cladophora coelothrix*, sans pouvoir trancher à partir des données disponibles.

3.1.3. *Polysiphonia* sp.

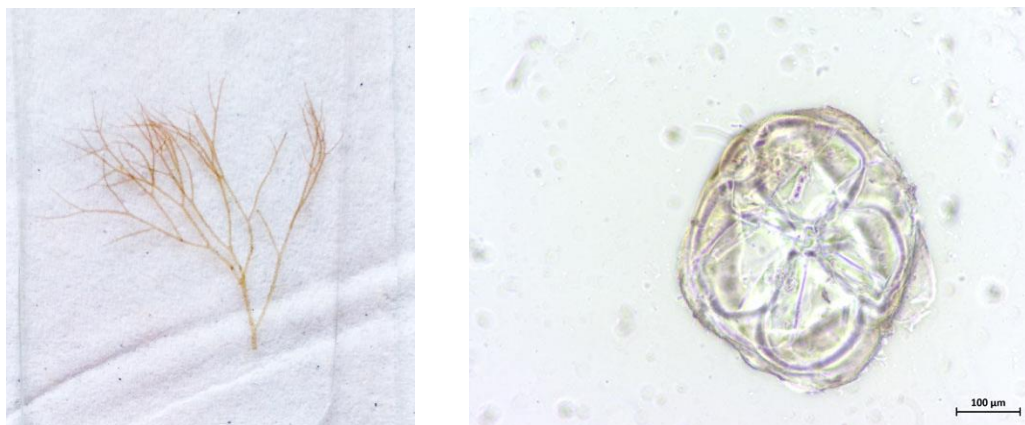


Figure 11. Photographie de *Polysiphonia* sp. (à droite) et vue microscopique du thalle (à gauche)

L'analyse morphologique a permis d'identifier l'algue rouge filamenteuse au rang du genre *Polysiphonia* (Maggs et Hommersand 2013), de par ses axes composés de quatre cellules péracentrales, une légère cortication à la base, l'absence de rhizoïdes visibles et la présence de trichoblastes dégradés aux extrémités uniquement (Figure 11).

La comparaison des séquences d'ADN aux bases de données existantes indique que l'algue prélevée correspond aux espèces *Polysiphonia harveyi* et *Polysiphonia japonica*, sans pouvoir trancher à partir des données disponibles.

3.1.4. *Ulvaria* sp.

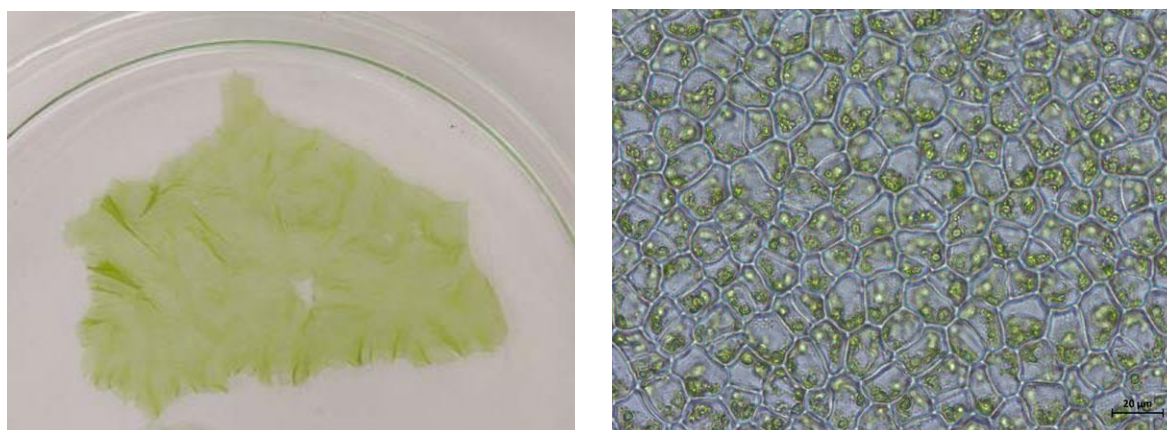


Figure 12 : Photographie d'*Ulvaria* sp. (à droite) et vue microscopique du thalle (à gauche)

L'analyse morphologique identifie l'algue verte en lame prélevée comme étant *Ulvaria obscura* (Brodie, Maggs, John et Blomster 2007). Elle se caractérise par une teinte vert-jaune avec des tâches de noircissement, une texture rêche, des cellules polygonales et anguleuses aux parois très fines, des cellules contenant à 2-4 pyrenoïdes et identiques sur toute la lame (Figure 12).

L'identification moléculaire indique que l'algue correspond à plusieurs espèces de la famille des *Ulvaceae* : *Ulvaria obscura*, *Ulvaria splendens*, *Ulva dangeardii*, et *Ulva lactuca*. L'assignation n'a pas pu être poussée plus loin car aucune séquence n'a été assignée à 100 % à une référence présente dans les bases de données existantes. L'une des hypothèses expliquant ce résultat est l'absence de références pour certaines espèces du genre, dans les bases de données. C'est le cas pour l'espèce *Ulvaria sherpherdii*, l'une des 3 espèces acceptées du genre *Ulvaria* qui n'est pas référencée dans les bases de données

3.1.5. *Ulva* sp.

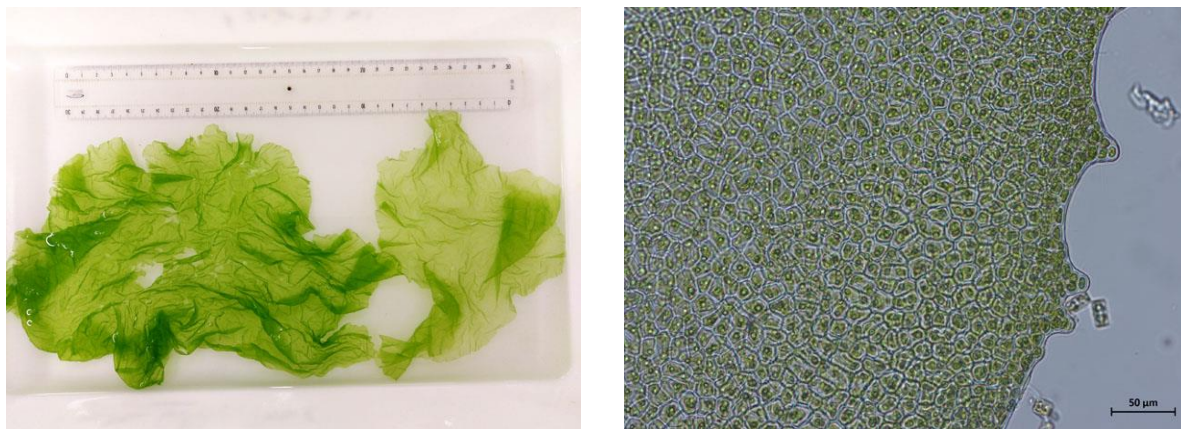


Figure 13 : Photographie d'*Ulva* sp. (à droite) et vue microscopique du thalle (à gauche)

L'analyse morphologique indique que l'ulve en lame prélevée correspond à *Ulva armoricana* (Brodie, Maggs, John, Blomster et al. 2007) qui se caractérise par une grande lame perforée, fripée, rêche au touché, aux reflets métalliques et d'aspect fine, de nombreuses denticulations marginales par endroit sur les marges de la lame et des cellules polygonales anguleuses à 1-2 pyrenoïdes (Figure 13).

L'analyse moléculaire indique que l'ulve en lame correspond à *Ulva rigida* à 99,8-100 % (pourcentage d'identité ; Genbank®) ou *Ulva lactuca* à 98,3-99,8 % (pourcentage d'identité ; Genbank®).

Il est important de noter que l'analyse génétique effectuée n'a pu mettre en évidence une homologie de séquence avec l'espèce *Ulva armoricana* identifiée morphologiquement. Une hypothèse proposée est le manque de données concernant cette dernière espèce dans les banques de données moléculaires. Néanmoins, une étude de Tan et al. 1999 avait démontré la proximité génétique de *Ulva rigida* à *U. armoricana*.

3.2. Expérimentation d'écophysiologie 1

Le premier type d'expérimentation d'écophysiologie a été mené sur une période de 12 jours pour les cinq espèces d'algues prélevées, et a permis d'estimer les taux de croissance, et les capacités de fixation d'azote et de phosphore spécifiques à chacune d'entre-elles. Afin de comparer l'effet des nutriments sur ces paramètres, les données ont été analysées par le test statistique des étendues multiples, permettant d'identifier, avec un risque d'erreur de 5 %, les différences significatives entre les moyennes des populations sur la base de la comparaison des intervalles de confiance associés à chaque moyenne (Intervalles LSD de Fisher ; Figure 14 à Figure 18). Le détail des résultats est fourni en Annexe 9.



3.2.1. *Ectocarpus* sp. – Année 1

La Figure 14 illustre l'ensemble des résultats obtenus pour *Ectocarpus* sp. en termes de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés des tissus algaux, et de quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation.

Les algues incubées dans les milieux à la fois enrichis en nitrates/ammonium et phosphates (N+P+ et NH₄+P+) ont présenté les meilleurs taux de croissance (en moyenne $9,9 \pm 0,2\%/j$ et $10,5 \pm 1,6\%/j$ respectivement), en comparaison des milieux N+ et P+, où les taux de croissance étaient du même ordre de grandeur que ceux relevés dans le milieu de référence sans enrichissement ($< 7,0\%$). Cette observation indique que l'azote et le phosphore étaient des éléments co-limitants pour le développement d'*Ectocarpus* sp.

Au terme des 12 jours d'incubation (T12), les tissus algaux des milieux N+, N+P+ et NH₄+P+ ont présenté des quotas azotés moyens de $2,93 \pm 0,11$ g/100g MS, $4,65 \pm 0,20$ g/100g MS et $2,60 \pm 0,42$ g/100g MS respectivement. Les quantités d'azote total fixées ont été plus importantes dans le milieu enrichi en phosphates (en moyenne $52,6 \pm 3,8$ mg et $27,7 \pm 1,7$ mg pour les milieux N+P+ et NH₄+P+ respectivement, contre $19,3 \pm 1,4$ mg pour le milieu N+). Dans les conditions contrôle (C) et enrichies en phosphates uniquement (P+), les quotas azotés ont diminué d'approximativement de 50 % au cours des 12 jours, et les quantités nulles d'azote fixées suggèrent que les algues de ces milieux ont puisé l'azote nécessaire à leur croissance dans leur stock intracellulaire.

De la même manière que pour l'azote, ce sont les algues incubées dans les milieux à la fois enrichis en nitrates/ammonium et phosphates qui ont fixé les plus grandes quantités de phosphore dans l'eau de mer ($8,79 \pm 0,54$ mg pour N+P+, et $6,31 \pm 0,64$ mg pour NH₄+P+), induisant une augmentation de leurs quotas phosphorés de près de 30-35 % au cours des 12 jours d'incubation en parallèle de leur croissance. En conditions enrichies en phosphates uniquement, les algues ont fixé de petites quantités de phosphore ($0,90 \pm 0,11$ mg) et ont maintenu leur quotas phosphorés au même niveau qu'en début d'expérimentation ($0,277 \pm 0,019$ g/100g MS), suggérant que l'azote est nécessaire à la fixation de phosphore. Les algues incubées dans les milieux non-enrichis en phosphates (N+ et C) ont présenté une diminution de leurs quotas phosphorés au cours des 12 jours (atteignant une valeur moyenne proche de $0,110$ g/100g MS) et n'ont pas fixé de phosphore, suggérant que leur croissance s'est basée sur leur ressource interne en phosphore.

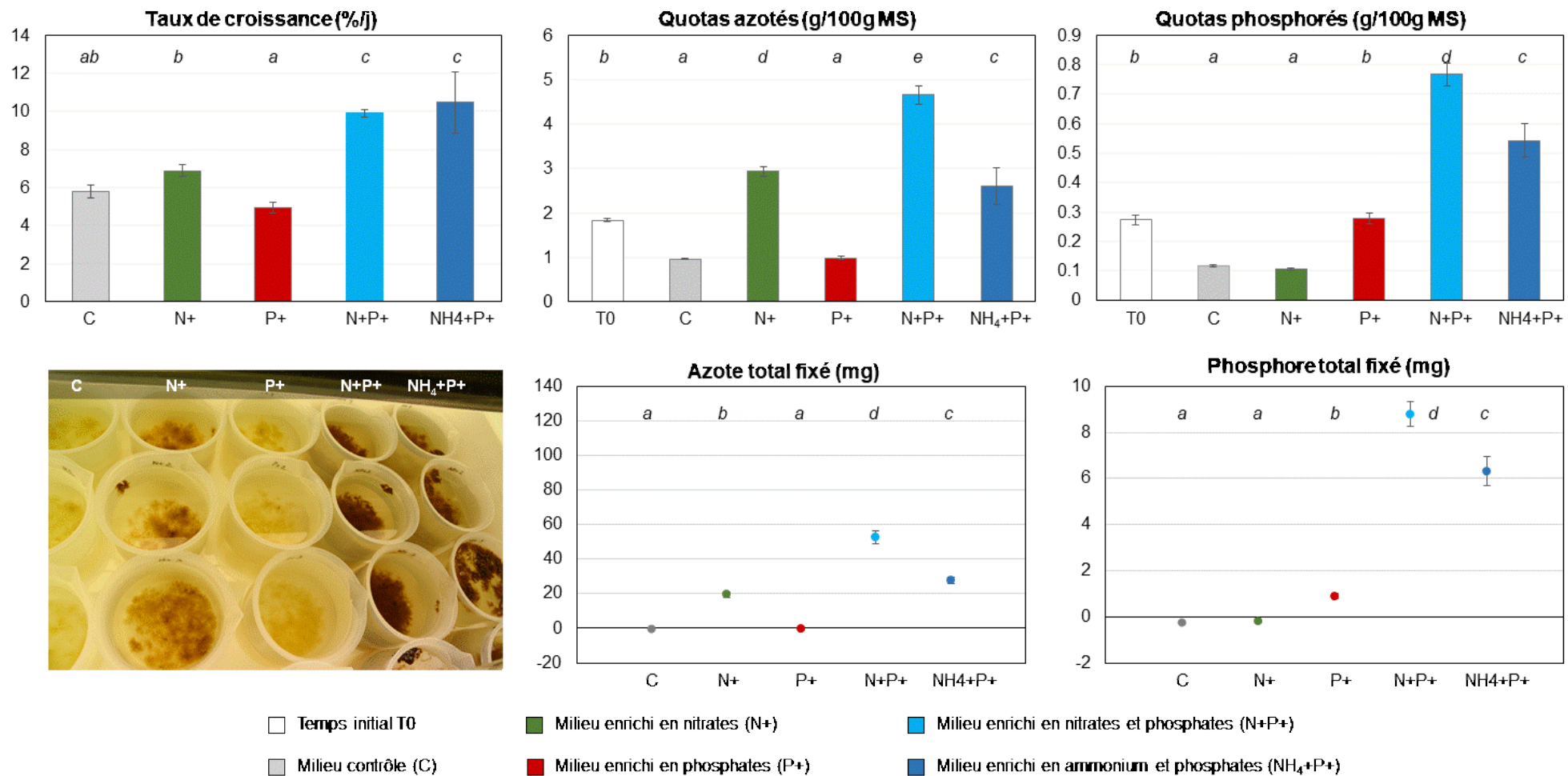


Figure 14. Biomasses et taux de croissance exprimés en matière sèche (MS) d'*Ectocarpus* sp., quotas azotés et phosphorés internes des tissus et quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation et selon les 5 modalités de concentrations testées ($\pm$ écart type ; $n=4$). Les lettres en italiques correspondent aux résultats de l'analyse statistique des étendues multiples; chaque lettre correspondant à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.



3.2.2. *Cladophora* sp. – Année 1

La Figure 15 illustre l'ensemble des résultats obtenus pour *Cladophora* sp. en termes de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés des tissus algaux, et de quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation.

Les plus faibles taux de croissance de l'algue *Cladophora* sp. ont été observés pour les milieux qui n'étaient pas enrichis en nitrates / ammonium (atteignant en moyenne $6,73 \pm 0,87$ %/j pour les modalités C et P+). Pour ces deux conditions, les quantités d'azote et de phosphore fixées étaient faibles voire nulle, et les quotas azotés et phosphorés ont diminué d'environ 40 % en 12 jours par rapport au quota initial, indiquant que les algues ont puisé dans leurs stocks internes afin de soutenir leur croissance.

En comparaison, les algues incubées dans les trois conditions enrichies en azote ont montré de meilleurs taux de croissance, soit $10,0 \pm 0,78$ %/j, $8,2 \pm 1,4$ %/j et $10,6 \pm 1,6$ %/j pour les milieux N+, N+P+ et NH₄+P+ respectivement.

Dans le milieu enrichi en nitrates uniquement (N+), les algues ont fixé de fortes quantités d'azote au cours des 12 jours d'incubation ($54,8 \pm 9,0$ mg), expliquant l'augmentation des quotas azotés de leurs tissus cellulaires (à $3,82 \pm 0,18$ g/100g MS). La diminution des teneurs internes en phosphore (d'environ 20 %) associée à des fixations de phosphore négatives suggèrent que les algues ont puisé le phosphore nécessaire à leur croissance dans leurs stocks interne.

En comparaison, les algues incubées dans les milieux N+P+ ont présenté de plus forts quotas azotés ($5,10 \pm 0,11$ g/100g MS), résultant d'une quantité d'azote fixée plus importante à l'issue des 12 jours d'incubation ($61,1 \pm 13,1$ mg) et d'une croissance plus modérée. Contrairement au milieu N+, ce milieu était en plus enrichi en phosphates, ce qui explique les quantités de phosphore fixées plus élevées ($3,50 \pm 0,76$ mg) et l'enrichissement des tissus algaux en phosphore au cours de l'expérimentation (à $0,306 \pm 0,006$ g/100g MS).

Dans le milieu enrichi en ammonium et en phosphates (NH₄+P+), les algues ont fixé des quantités d'azote significatives ($31,9 \pm 5,8$ mg) ce qui leur a permis de maintenir leur quotas azotés à une valeur proche de l'initiale ($2,42 \pm 0,16$ g/100g MS) tout en soutenant une croissance significative. Dans le milieu, les algues ont également fixé en moyenne $3,03 \pm 0,50$ mg de phosphore, et les quotas phosphorés de leur tissus ont atteint $0,210 \pm 0,016$ g/100g MS à la fin des 12 jours d'incubation.

L'ensemble de ces observations démontre que le développement de *Cladophora* sp. était principalement contrôlé par l'azote (nitrate / ammonium) présent dans le milieu, et qu'elle était capable de soutenir une croissance significative à partir de ces stocks internes en phosphore lorsque les concentrations en phosphates du milieu étaient faibles.

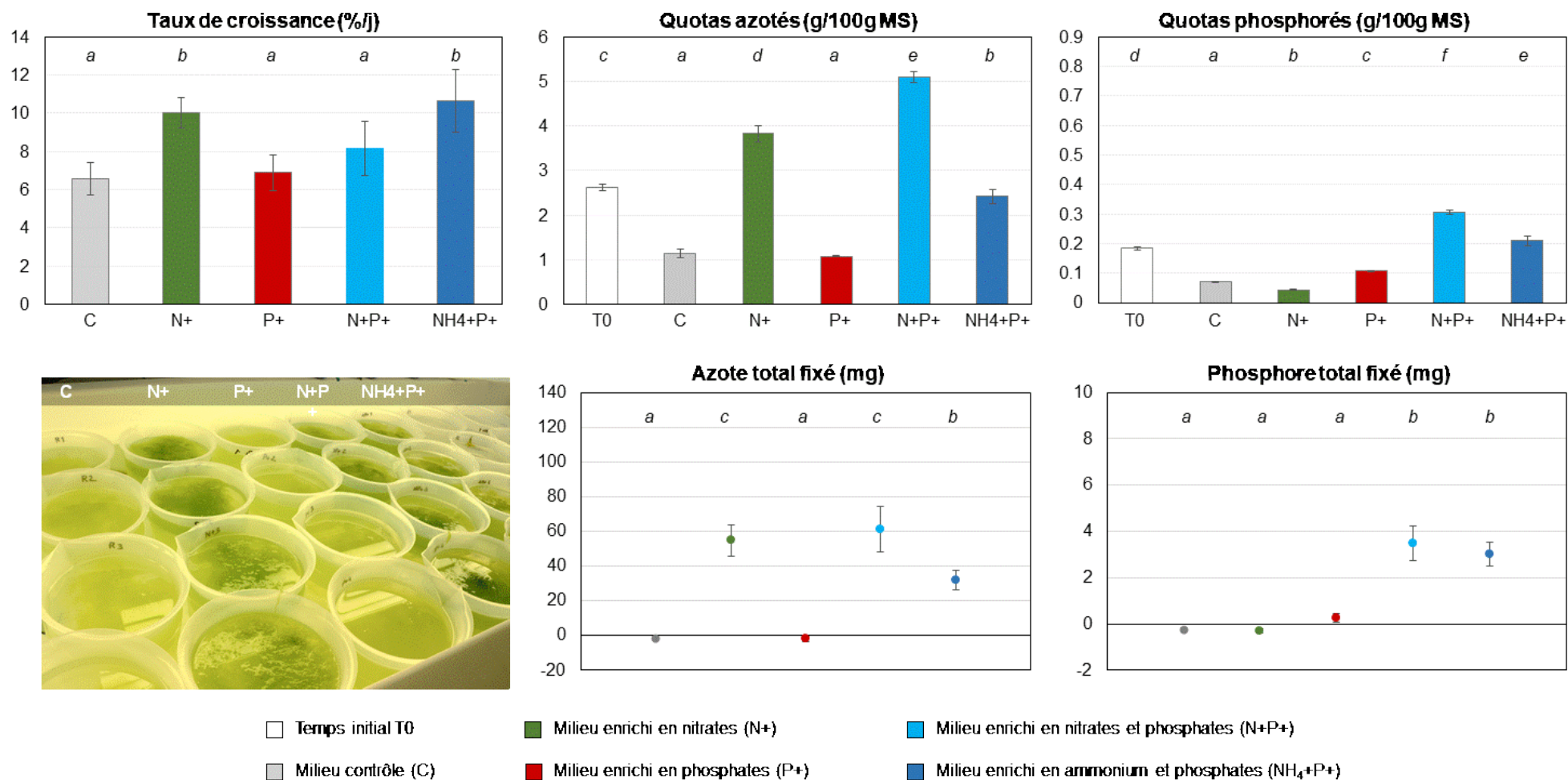


Figure 15. Biomasses et taux de croissance exprimés en matière sèche (MS) de *Cladophora* sp., quotas azotés et phosphorés internes des tissus et quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation et selon les 5 modalités de concentrations testées ($\pm$ écart type ; $n=4$). Les lettres en italiques correspondent aux résultats de l'analyse statistique des étendues multiples; chaque lettre correspondant à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.



3.2.3. *Polysiphonia* sp. – Année 1

La Figure 16 illustre l'ensemble des résultats obtenus pour *Polysiphonia* sp. en termes de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés des tissus algaux, et de quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation.

L'algue *Polysiphonia* sp. a présenté de meilleurs taux de croissance dans les milieux enrichis à la fois en nitrate/ammonium et phosphates (en moyenne $10,2 \pm 1,1\%/j$). Dans ces deux milieux, les quantités d'azote et de phosphore fixées ont été également les plus importantes (en moyenne $41,7 \pm 12,1$ mg N et $3,12 \pm 0,97$ mg P), et les tissus algaux se sont enrichis de ces deux éléments au cours des 12 jours d'incubation (atteignant des quotas azoté et phosphorés moyens de $2,94 \pm 0,76$ g N / 100 g MS et $0,221 \pm 0,059$ g P / 100 g MS).

Les algues incubées dans le milieu enrichi en nitrates uniquement (N+) se sont fragmentées au cours de l'expérimentation, expliquant les faibles taux de croissance obtenus ($1,9 \pm 2,4\%/j$). L'analyse des quotas azotés des tissus algaux montre néanmoins que les algues ont fixé de l'azote dans le milieu (en moyenne $16,3 \pm 7$ mg), enrichissant alors leur tissu de cet élément (en moyenne $3,62 \pm 0,16$ g/100g MS au terme des 12 jours). L'absence de fixation de phosphore et la diminution des quotas phosphorés au cours du temps indique que, dans ces conditions, la croissance de *Polysiphonia* sp. s'est basée sur son stock interne de phosphore pendant l'expérimentation.

Les algues associées au milieu enrichi en phosphates uniquement (P+) ont présenté des taux de croissance du même ordre ($5,3 \pm 0,5\%/j$) que ceux relevés pour le milieu de référence non-enrichi ($3,9 \pm 1,64\%/j$). Pour ces deux conditions, les quantités d'azote et de phosphore fixées étaient faibles voire nulles et, les quotas azotés et phosphorés des tissus algaux ont diminué au cours des 12 jours d'incubation (valeurs moyennes de $1,12 \pm 0,06$ g N / 100 g MS et $0,080 \pm 0,027$ g P / 100 g MS), indiquant que les algues ont utilisé l'azote et le phosphore de leur stock intracellulaire pour soutenir une légère croissance.

Le fait que de forts taux de croissance n'aient été observés que pour les modalités enrichies à la fois en nitrates/ammonium et en phosphates démontre que le développement de l'algue *Polysiphonia* sp. était conditionné à la fois par la disponibilité de l'azote et du phosphore dans le milieu.

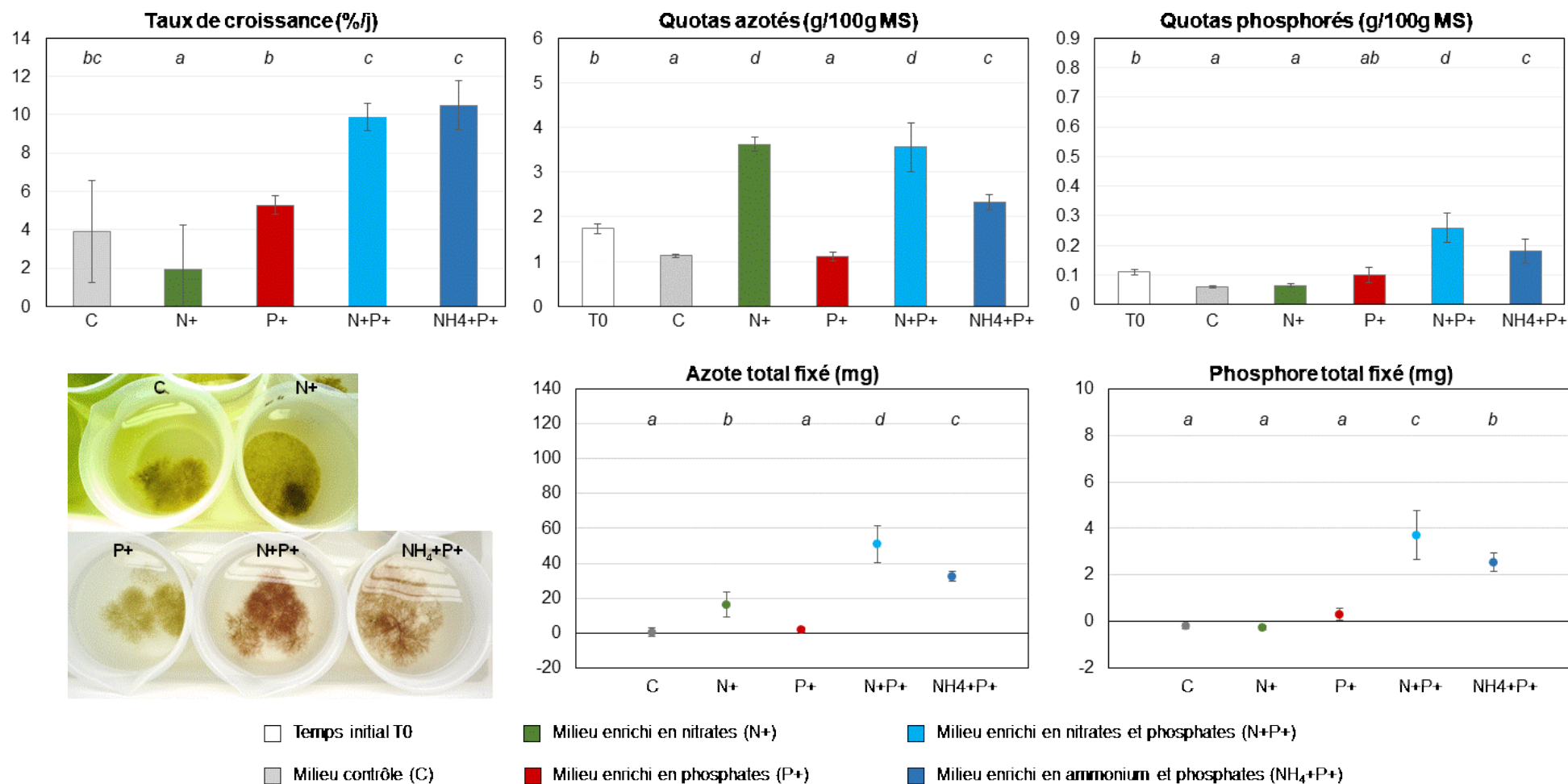


Figure 16. Biomasses et taux de croissance exprimés en matière sèche (MS) de *Polysiphonia* sp., quotas azotés et phosphorés internes des tissus et quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation et selon les 5 modalités de concentrations testées ($\pm$ écart type ; $n=4$). Les lettres en italiques correspondent aux résultats de l'analyse statistique des étendues multiples; chaque lettre correspondant à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

3.2.4. *Ulvaria* sp. – Année 2

La Figure 17 illustre l'ensemble des résultats obtenus pour *Ulvaria* sp. en termes de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés des tissus algaux, et de quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation.

Les meilleurs taux de croissance pour *Ulvaria* sp. ont été relevés dans les deux milieux enrichis en nitrates (N+ et N+P+ ; en moyenne à $10,4 \pm 0,7$ %/j). Dans ces conditions, les quotas azotés et les quantités d'azote fixé ont atteint de fortes valeurs (en moyenne $4,96 \pm 0,60$ g N / 100 g MS et $94,4 \pm 15,6$ mg N). Dans le cas où le milieu était uniquement enrichi en nitrates (N+), *Ulvaria* sp. a puisé le phosphore nécessaire à sa croissance dans son stock interne, comme le suggère la diminution des quotas phosphorés et l'absence de fixation de phosphore à l'issue des 12 jours d'incubation. En comparaison, les algues incubées sous la modalité N+P+ ont utilisé les phosphates disponibles dans le milieu : elles ont fixé $4,88 \pm 0,33$ mg de phosphore total en 12 jours, ce qui a notamment résulté en une augmentation des quotas phosphorés de l'algue à la fin de l'expérimentation.

Une croissance algale relativement élevée a aussi été relevée dans le milieu enrichi en ammonium et en phosphates (NH₄+P+, $7,9 \pm 0,6$ %/j en moyenne), par rapport aux deux milieux non enrichis en azote (C et P+ ; en moyenne $3,4 \pm 0,9$ %/j). Pour cette modalité, la stabilité des quotas azotés et phosphorés au cours des 12 jours d'incubation et les faibles quantités d'azote ($12,0 \pm 1,37$ mg N) et de phosphore ($1,20 \pm 0,13$ mg P) fixées suggèrent que le développement d'*Ulvaria* sp. a reposé principalement sur les ressources du milieu d'incubation au cours de l'expérience. En milieu non-enrichi en azote (C et P+), les algues ont à l'inverse puisé dans leurs stocks internes en azote et phosphore, comme le montre la diminution des quotas azotés et phosphorés au cours des 12 jours d'incubation. Ces résultats indiquent qu'au moment de l'étude, le développement d'*Ulvaria* sp. pouvait être avant tout contraint par les concentrations en azote dans le milieu.

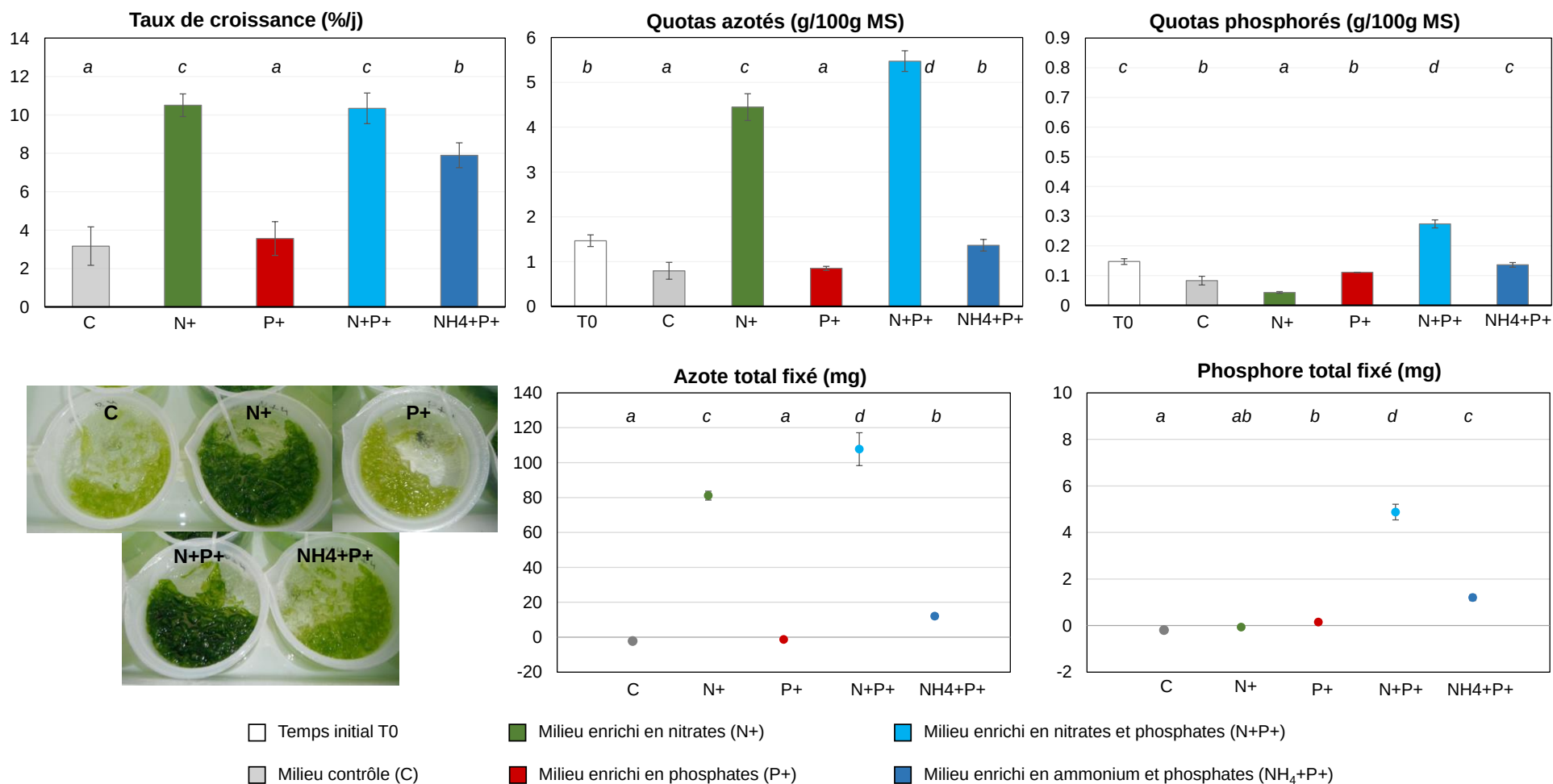


Figure 17. Biomasses et taux de croissance exprimés en matière sèche (MS) d'*Uvaria* sp., quotas azotés et phosphorés internes des tissus et quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation et selon les 5 modalités de concentrations testées ($\pm$ écart type ; $n=4$). Les lettres en italiques correspondent aux résultats de l'analyse statistique des étendues multiples; chaque lettre correspondant à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

3.2.5. *Ulva* sp. – Année 2

La Figure 18 illustre l'ensemble des résultats obtenus pour *Ulva* sp. en termes de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés des tissus algaux, et de quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation.

Ulva sp. a montré de forts taux de croissance pour les trois milieux enrichis en azote (N+, N+P+ et NH₄+P+; en moyenne à $10,6 \pm 1,2$ %/j). À l'issue des 12 jours d'incubation de fortes quantités d'azote ont été fixées par les algues dans les milieux riches en nitrates (en moyenne $43,9 \pm 6,6$ mg N pour N+, et $73,9 \pm 13,1$ mg N pour N+P+), ce qui a résulté en une augmentation des quotas azotés des tissus algaux. La comparaison des quotas phosphorés entre ces deux dernières modalités montre que, sans enrichissement en phosphates, *Ulva* sp. a puisé le phosphore nécessaire à sa croissance dans son stock interne : en effet une diminution des quotas phosphorés a été observée au cours du temps pour les algues incubées dans le milieu N+, à l'inverse des algues issues de la modalité N+P+ qui ont fixé de fortes quantités de phosphore dans leur tissu (en moyenne $10,4 \pm 0,4$ mg P), induisant des quotas phosphorés élevés à la fin des 12 jours d'expérimentation.

En comparaison à la modalité N+P+, les algues incubées dans le milieu enrichi en ammonium et phosphates (NH₄+P+) ont fixé peu d'azote ($14,6 \pm 3,8$ mg N) mais autant de phosphore ($9,3 \pm 1,7$ mg P) dans leur tissus. Cela traduit une utilisation directe de l'ammonium pour la croissance de l'algue, et des stocks d'azote qui n'étaient pas en excès par rapport à ses besoins nutritifs, *a contrario* des phosphates qui ont pu être stockés.

Ces trois milieux enrichis en azote contrastent avec le milieu de référence C et celui enrichi en phosphore uniquement (P+); au sein desquels les ulves se sont développées plus modérément (en moyenne $7,0 \pm 0,7$ %/j) et sur la base de leurs stock azotés internes (diminution des quotas azotés au cours du temps). Quelques tâches décolorées ont également été observées sur les thalles de ces algues.

Ces observations montrent que le développement des ulves, au moment de l'étude, était avant tout conditionné par les concentrations en nitrates dans le milieu, les stocks internes en phosphore de l'algue étant suffisants pour supporter une croissance remarquable au moins sur une dizaine de jours.

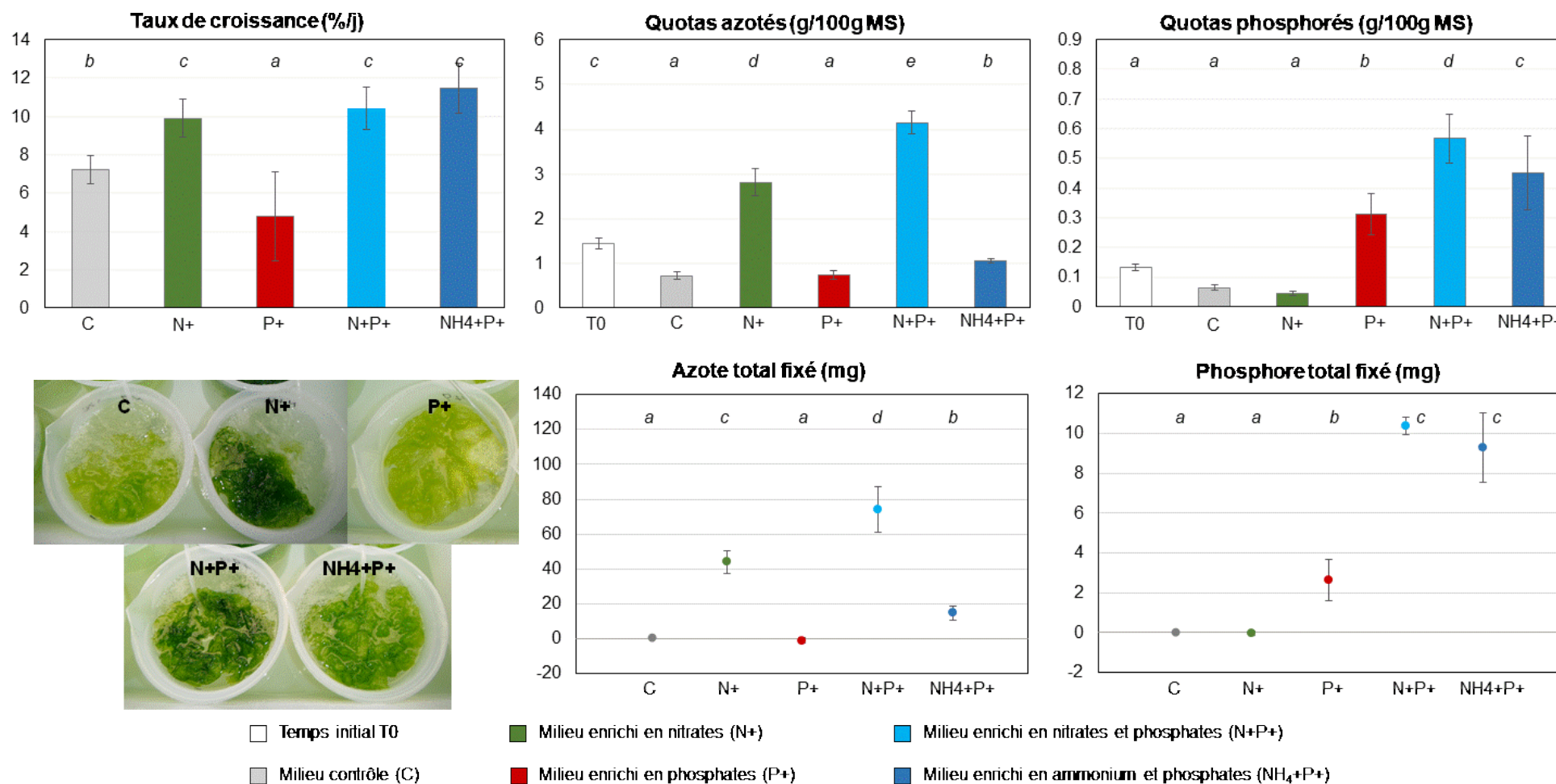


Figure 18. Biomasses et taux de croissance exprimés en matière sèche (MS) d'*Uva* sp., quotas azotés et phosphorés internes des tissus et quantités d'azote et de phosphore fixées à l'issue des 12 jours d'incubation et selon les 5 modalités de concentrations testées ($\pm$ écart type ; $n=4$). Les lettres en italiques correspondent aux résultats de l'analyse statistique des étendues multiples; chaque lettre correspondant à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

3.2.6. Evolution morphologique

Pour les cinq espèces étudiées, les modalités d'incubation ont eu un impact sur leur morphologie au cours des 12 jours d'expérimentation (Figure 14 à Figure 18). Des changements morphologiques communs aux cinq espèces ont été observés :

(1) Dans les milieux non-enrichis en azote (C et P+), un éclaircissement des thalles a été noté pour toutes les espèces, suggérant une dépigmentation due à une diminution (absence) de synthèse de chlorophylle en condition de limitation d'azote.

(2) À l'inverse, dans les milieux enrichis en nitrates/ammonium (N+, N+P+, NH₄+P+), la couleur des thalles a foncé au cours du temps, suggérant ici au contraire une augmentation de la synthèse de pigments photosynthétiques chlorophylliens.

Par ailleurs, une fragmentation des thalles de *Polysiphonia* sp. a été spécifiquement observée pour les quatre réplicats associés à la modalité N+.

3.2.7. Comparaison des cinq espèces algales

Dans le but de réaliser une comparaison des résultats obtenus entre les cinq espèces étudiées, les données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore ont été représentées sur la Figure 19 et ont fait l'objet d'une analyse statistique. Dans cette optique, le test statistique des étendues multiples a été sélectionné : il permet d'identifier les différences significatives entre les moyennes des populations sur la base de la comparaison des intervalles de confiance associés à chaque moyenne (Intervalles LSD de Fisher) pour un risque d'erreur de 5 %. Les résultats des analyses statistiques sont exposés dans les Tableaux 7-11.

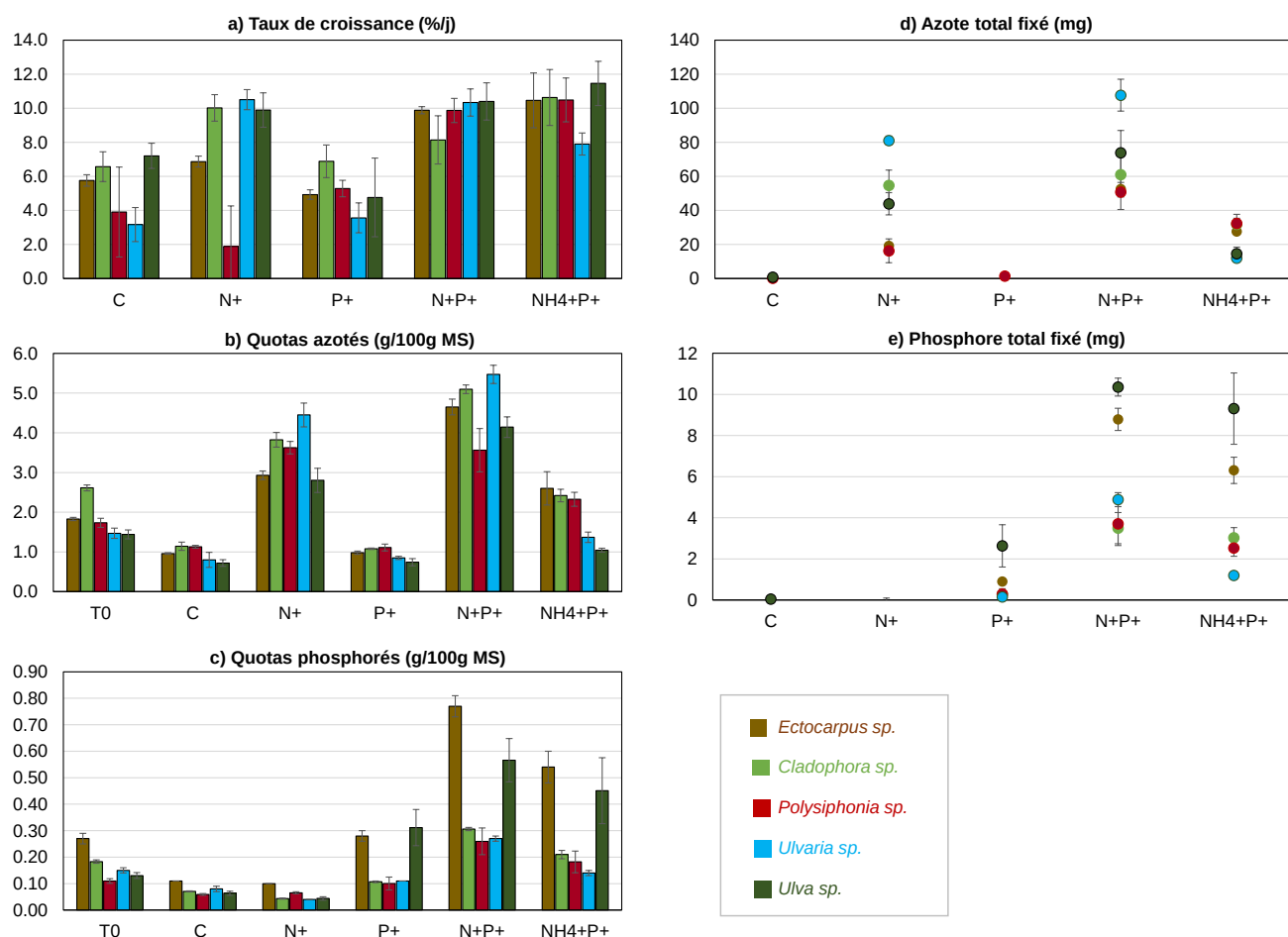


Figure 19. Comparaison interspécifique des taux de croissance (a), des quotas azotés (b) et phosphorés (c), ainsi que des quantités d'azote (d) et de phosphore fixées (e) entre les cinq espèces d'algues étudiées et pour chaque modalité de concentration testée ($\pm$ écart type ; n=4).

Lorsque les conditions nutritives étaient favorables à la croissance algale (i.e. modalités N+P+ et NH4+P+ pour l'ensemble des espèces ; modalité N+ uniquement pour *Ulva sp.*, *Cladophora sp.* et *Ulvaria sp.*), les **taux de croissance** des différentes espèces étaient significativement similaires à un niveau de confiance de 95 % (9,0-11,5 %/j ; Tableau 6), excepté dans deux cas :

- Dans les conditions N+P+, le taux de croissance de *Cladophora sp.* était significativement plus faible (8,1 %/j) que ceux des 4 autres espèces.
- Dans les conditions NH4+P+, le taux de croissance d'*Ulvaria sp.* était significativement plus faible (7,9 %/j) que ceux des 4 autres espèces.

Les **quotas azotés et phosphorés initiaux (T0)** spécifiques à chaque espèce algale sont comparés sur la Figure 19b-c. L'algue *Cladophora sp.* s'est caractérisée par des contenus cellulaires en azote significativement supérieurs (2,61 g/100g de MS) à ceux des autres algues étudiées (en moyenne compris entre 1,43-1,83 g/100g de MS) à un niveau de confiance de 95% (Tableau 7). *Cladophora sp.* a aussi montré des contenus cellulaires en P (0,183 g/100g de MS) statistiquement plus élevés que ceux de *Polysiphonia sp.*, *Ulvaria sp.* et *Ulva sp.* (0,100-0,150 g/100g de MS) mais significativement inférieurs à ceux d'*Ectocarpus sp.* (0,271 g/100g de MS ; Tableau 7).

À l'issue des 12 jours d'incubation, les **quotas azotés et phosphorés (T12)** des cinq espèces ont évolué en réponse aux niveaux de concentration en nutriments dans le milieu. Dans le cas de la modalité N+P+, les cinq algues ont montré une augmentation significative de leurs contenus cellulaires en N et P pendant la période d'incubation. Sous cette modalité, on peut faire l'hypothèse que les quotas N et P

se sont stabilisés à des niveaux optimaux intrinsèques à l'espèce, les concentrations en nutriments étant constamment en excès au cours des 12 jours d'expérimentation. Ces valeurs peuvent donner une indication sur la capacité d'assimilation en azote et phosphore de chacune des espèces en conditions nutritives optimales. *Ulvaria* sp. est l'espèce qui a montré les plus forts quotas azotés à l'issue des 12 jours d'incubation ($5,47 \pm 0,23$ g/100g MS), suivi de *Cladophora* sp. ($5,10 \pm 0,11$ g/100g MS), *Ectocarpus* sp. ($4,65 \pm 0,20$ g/100g MS), *Ulva* sp. ($4,14 \pm 0,26$ g/100g MS) et *Polysiphonia* sp. ($3,56 \pm 0,55$ g/100g MS). Les quotas phosphorés les plus élevés ont été reportés pour *Ulva* sp. et *Ectocarpus* sp. (respectivement $0,57 \pm 0,08$ g/100g MS et $0,77 \pm 0,20$ g/100g MS) ; tandis que les trois autres espèces ont atteint des valeurs proches de 0,30 g/100g MS.

En termes de **fixation d'azote**, *Ulvaria* sp. est l'espèce qui a fixé les plus grandes quantités d'azote dans les conditions enrichies en nitrates (N+ et N+P+) au cours de cette étude (Tableau 9) : les valeurs étaient significativement supérieures (84 et 108 mg respectivement) aux valeurs des quatre autres espèces dans ces mêmes conditions (< 55 mg pour N+ et < 74 mg pour N+P+ ; Tableau 9). Dans les conditions enrichies en ammonium (NH₄+P+), les trois espèces étudiées en fin de saison 2018 (*Ectocarpus* sp., *Cladophora* sp. et *Polysiphonia* sp.) ont fixé des quantités d'azote significativement supérieures (comprises en moyenne entre 28 et 32 mg) à celles des deux espèces prélevées en début de saison 2019 (12 et 15 mg en moyenne respectivement pour *Ulvaria* sp. et *Ulva* sp) à un niveau de confiance de 95 %. Cela est dû aux concentrations initiales en ammonium du milieu d'incubation qui étaient deux fois plus élevées dans l'expérimentation de 2018.

Les résultats concernant la **fixation de phosphore** montrent qu'*Ulva* sp. a été l'espèce qui a fixé le plus de phosphore dans ses tissus au cours de l'étude, lorsque les phosphates étaient présents dans le milieu (P+, NP+ et NH₄P+ ; Tableau 10) ; les valeurs étant significativement supérieures à celles des 4 autres espèces algales à un niveau de confiance de 95 %. L'algue *Ectocarpus* sp. a aussi fixé de grandes quantités de phosphore à l'issue des 12 jours d'incubation, dans ces mêmes conditions, significativement supérieures à celles des trois autres algues.

Tableau 6. Comparaison statistique des taux de croissance moyens des cinq espèces d'algues étudiées pour chaque condition d'incubation (test statistique des étendues multiples). Chaque lettre correspond à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

Modalité	Algues	Nombre de répliquats	Moyenne (%/j)	Groupes homogènes
C	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	5.76	bc
	<i>Cladophora sp.</i>	4	6.57	c
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	3.90	ab
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	3.17	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	7.21	c
N+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	6.87	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	10.02	c
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	1.89	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	10.51	c
	<i>Ulva sp.</i>	4	9.90	c
P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	4.93	a
	<i>Cladophora sp.</i>	4	6.89	b
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	5.29	ab
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	3.57	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	4.77	a
N+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	9.89	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	8.15	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	9.88	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	10.34	b
	<i>Ulva sp.</i>	4	10.40	b
NH4+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	10.47	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	10.64	b
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	10.50	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	7.90	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	11.46	b

Tableau 7. Comparaison statistique des quotas azotés moyens des cinq espèces d'algues étudiées à T0 et à T12 pour chaque condition d'incubation (test statistique des étendues multiples). Chaque lettre correspond à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

Modalité	Algues	Nombre de répliquats	Moyenne (g/100g MS)	Groupes homogènes
T0	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	1.83	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	2.61	c
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	1.73	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	1.47	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	1.44	a
C	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.96	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	1.14	c
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	1.13	c
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.80	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.72	a
N+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	2.93	a
	<i>Cladophora sp.</i>	4	3.82	b
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	3.62	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	4.45	c
	<i>Ulva sp.</i>	4	2.80	a
P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.98	c
	<i>Cladophora sp.</i>	4	1.08	d
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	1.11	d
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.85	b
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.74	a
N+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	4.65	c
	<i>Cladophora sp.</i>	4	5.10	cd
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	3.56	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	5.47	d
	<i>Ulva sp.</i>	4	4.14	b
NH4+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	2.60	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	2.42	b
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	2.32	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	1.37	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	1.04	a

Tableau 8. Comparaison statistique des quotas phosphorés moyens des cinq espèces d'algues étudiées à T0 et à T12 pour chaque condition d'incubation (test statistique des étendues multiples). Chaque lettre correspond à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

Modalité	Algues	Nombre de répliquats	Moyenne (g/100g MS)	Groupes homogènes
T0	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.272	e
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.183	d
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.110	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.147	c
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.130	b
C	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.156	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.070	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.059	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.083	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.063	a
N+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.105	c
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.044	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.065	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.043	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.044	a
P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.277	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.107	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.100	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.111	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.311	b
N+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.766	c
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.306	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.260	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.274	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.566	b
NH4+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.541	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.210	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.182	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.136	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.451	b

Tableau 9. Comparaison interspécifique des quantités d'azote fixé moyennes pour chaque condition d'incubation (test statistique des étendues multiples). Chaque lettre correspond à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

Modalité	Algues	Nombre de répliquats	Moyenne (mg)	Groupes homogènes
C	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	-0.13	bc
	<i>Cladophora sp.</i>	4	-1.62	ab
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.26	bc
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	-2.28	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.81	c
N+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	19.31	a
	<i>Cladophora sp.</i>	4	54.76	c
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	16.30	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	81.11	d
	<i>Ulva sp.</i>	4	43.94	b
P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	-0.65	a
	<i>Cladophora sp.</i>	4	-1.82	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	1.52	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	-1.39	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	-1.25	a
N+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	52.60	a
	<i>Cladophora sp.</i>	4	61.10	ab
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	50.90	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	107.70	c
	<i>Ulva sp.</i>	4	73.90	b
NH4+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	27.69	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	31.89	b
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	32.43	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	12.05	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	14.62	a

Tableau 10. Comparaison interspécifique des quantités de phosphore fixé moyennes pour chaque condition d'incubation (test statistique des étendues multiples). Chaque lettre correspond à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

Modalité	Algues	Nombre de répliquats	Moyenne (mg)	Groupes homogènes
C	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	-0.25	a
	<i>Cladophora sp.</i>	4	-0.23	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	-0.21	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	-0.20	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	0.05	b
N+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.90	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.28	ab
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.29	ab
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.11	ab
	<i>Ulva sp.</i>	4	2.63	c
P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	0.90	b
	<i>Cladophora sp.</i>	4	0.28	ab
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	0.29	ab
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	0.11	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	2.63	c
N+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	8.79	c
	<i>Cladophora sp.</i>	4	3.50	a
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	3.71	a
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	4.88	b
	<i>Ulva sp.</i>	4	10.36	d
NH4+P+	<i>Ectocarpus sp.</i>	4	6.31	c
	<i>Cladophora sp.</i>	4	3.03	b
	<i>Polysiphonia sp.</i>	4	2.53	b
	<i>Ulvaria sp.</i>	4	1.20	a
	<i>Ulva sp.</i>	4	9.31	d

3.3. Expérimentation d'écophysiologie 2

3.3.1. Suivi des concentrations en nutriments

Le deuxième type d'expérimentation d'écophysiologie a été mené sur une période de 4 h, pendant laquelle les concentrations en nitrates, ammonium et phosphates ont été suivies à des intervalles de temps différents dans chaque milieu d'incubation (Figure 20 à Figure 22). Le détail des résultats est fourni en Annexes 10-15.

Les **concentrations en nitrates et ammonium** dans le milieu ont montré une forte diminution au cours du temps pour *Ectocarpus* sp., *Cladophora* sp., *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. Les milieux les moins concentrés (C1 à C4) ont par conséquent été rapidement épuisés en nitrates et ammonium pour la majorité de ces espèces, induisant des concentrations parfois inférieures à la limite de détection ($< 0,1 \mu\text{mol.L}^{-1}$) au cours des 30 premières minutes d'expérimentation. Une légère augmentation des concentrations en nitrates a été relevée au cours du temps pour *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. aux faibles concentrations (C1-C3), très probablement dû à l'incertitude liée à la méthode d'analyse et au prélèvement. En comparaison des quatre autres espèces, la diminution des concentrations en nitrates et en ammonium au cours du temps a été plus atténuée pour *Polysiphonia* sp. : les milieux les moins concentrés (C1-C3) ont atteint de faibles niveaux d'azote ($< 0,1 \mu\text{mol.L}^{-1}$) après 1h d'expérimentation.

On notera que les concentrations initiales en ammonium des milieux d'incubation de la première année étaient deux fois plus importantes. Une erreur de dilution de la solution d'enrichissement mère est en cause. Cette observation sera prise en considération dans l'analyse et l'interprétation des résultats. L'ammonium n'a pas présenté de signe de toxicité à ce niveau de concentration.

Les **concentrations en phosphates** ont peu varié au cours des 4 h d'expérimentation pour les espèces proliférantes de fin de saison (*Ectocarpus* sp., *Cladophora* sp., *Polysiphonia* sp.), et il est probable que les variations mesurées soient dues aux incertitudes liées à la méthode analytique appliquée. En comparaison, une diminution des concentrations en phosphates relativement plus importante a été relevée au cours du temps pour les deux espèces de début de saison, *Ulvaria* sp. et *Ulva* sp.

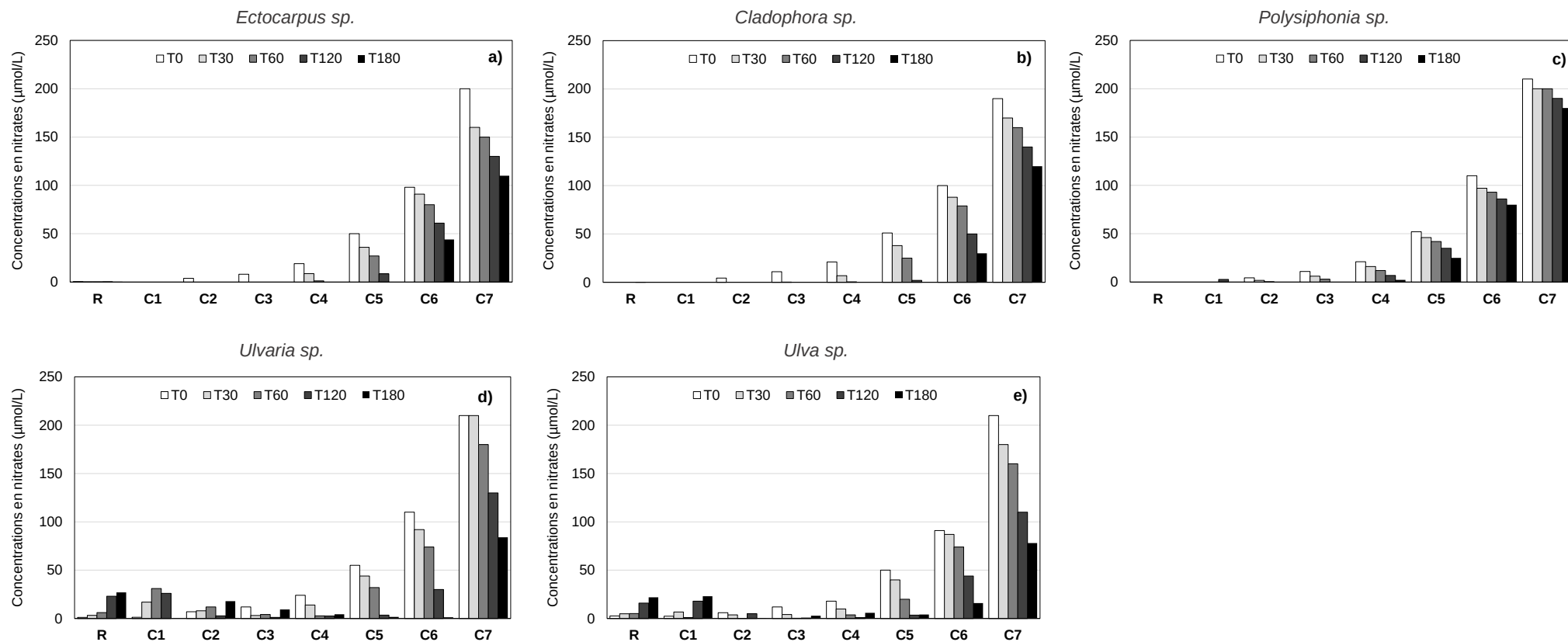


Figure 20. Evolution temporelle des concentrations en nitrates dans les différents milieux d'incubation enrichis en nitrates (C1-C7) pour les cinq espèces étudiées

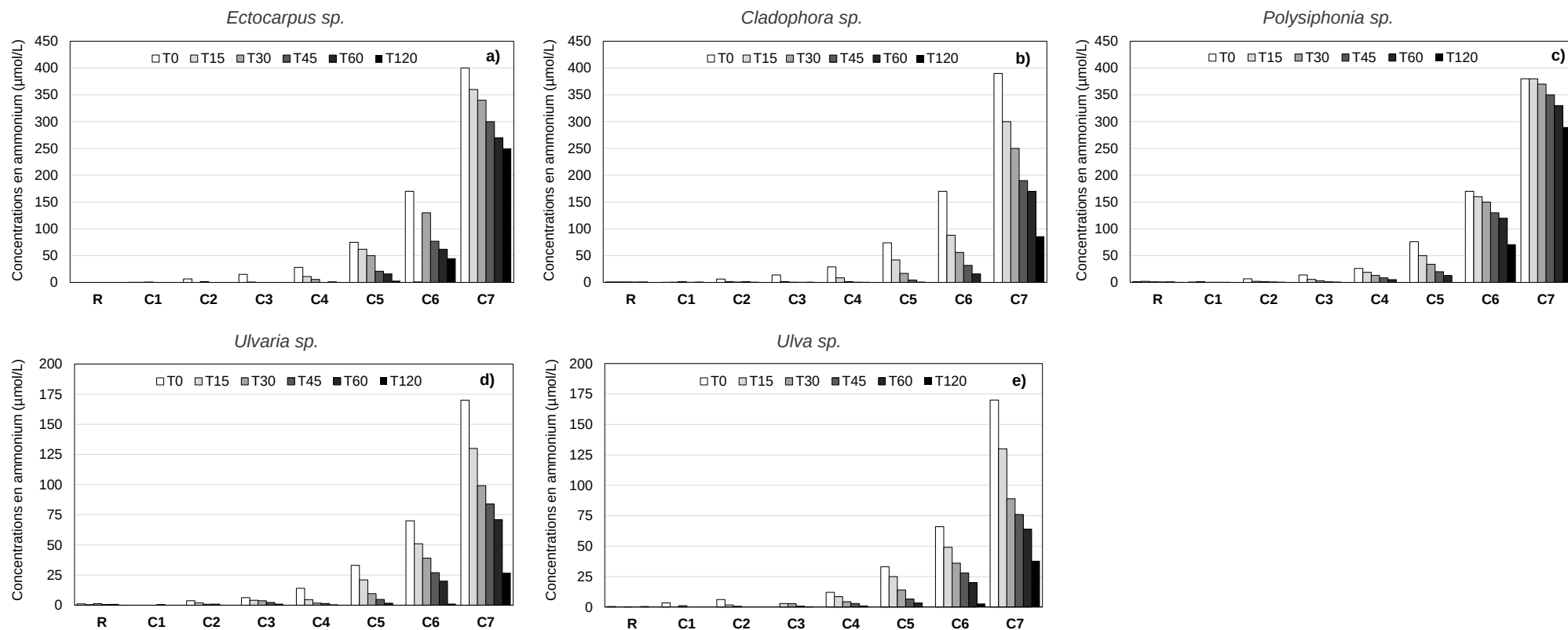


Figure 21. Evolution temporelle des concentrations en ammonium dans les différents milieux d'incubation enrichis en ammonium (C1-C7) pour les cinq espèces étudiées

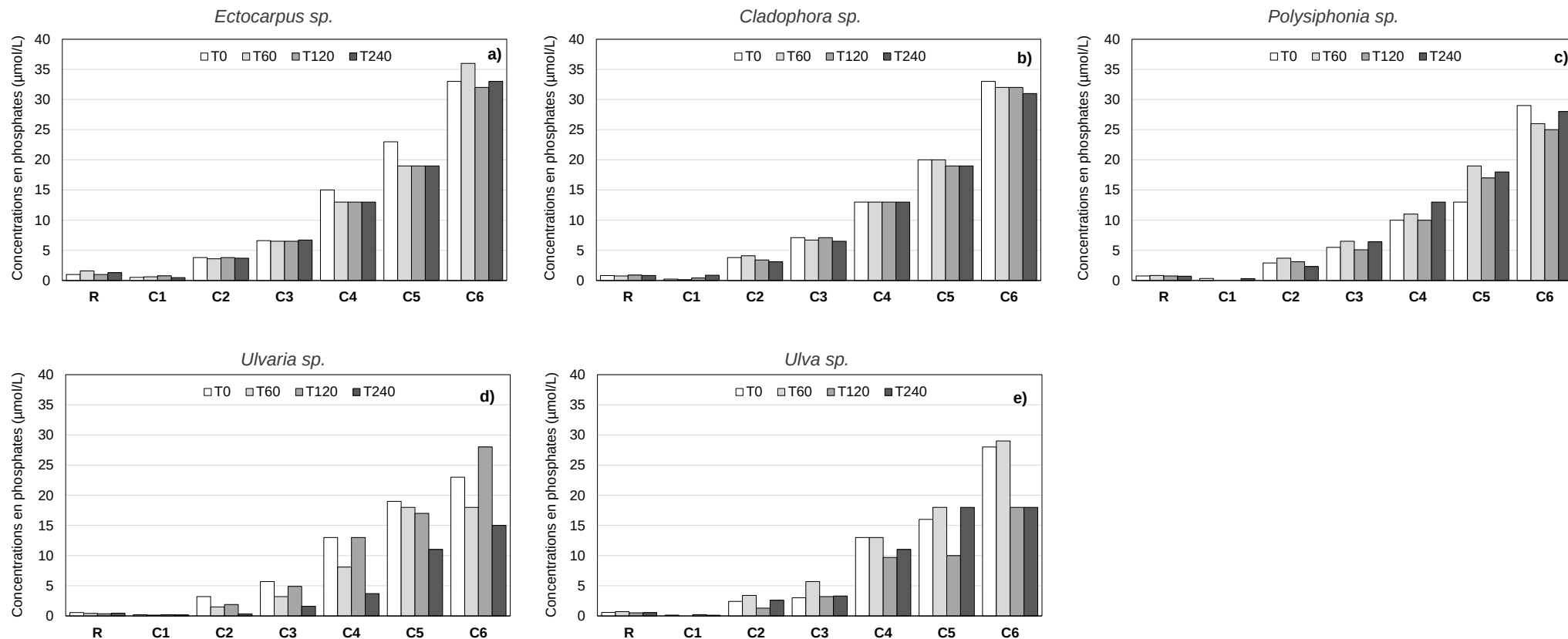


Figure 22. Evolution temporelle des concentrations en phosphates dans les différents milieux d'incubation enrichis en phosphates (C1-C6) pour les cinq espèces étudiées



3.3.2. Cinétiques d'absorption en nutriments

À partir des concentrations en sels nutritifs, les vitesses d'absorption en nitrates, phosphates et ammonium (Figure 23 à Figure 25) ainsi que les paramètres cinétiques associés (Tableau 11) ont été estimés à chaque intervalle de temps pour chacune des espèces algales étudiées.

Cinétiques d'absorption en nitrates

Pour les cinq espèces étudiées, les graphiques de la Figure 23 représentent les vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations du milieu. On observe une saturation des vitesses d'absorption variable en fonction des espèces. Les vitesses d'absorption en nitrates ont globalement diminué entre chaque intervalle de temps, comme généralement observé lors de telles expérimentations (Lotze et Schramm, 2000 ; CIMAV 2014). Seuls *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. ont montré de plus faibles vitesses d'absorption pendant les 30 premières minutes de la période d'incubation; puis ces vitesses ont augmenté au pas de temps suivant T30-60, avant de diminuer progressivement. Sur la base de ces observations, les comparaisons inter-espèces ont été réalisées sur la période d'incubation totale (3 h) pour les nitrates (T0-T180).

Cinétiques d'absorption en ammonium

Les vitesses d'absorption en ammonium sont plus élevées que les vitesses d'absorption en nitrates quelle que soit l'espèce (Figure 24). Les graphiques, représentant les vitesses d'absorption en ammonium en fonction des concentrations du milieu, montrent une saturation des vitesses d'absorption pour les 5 espèces algales et la majorité des pas de temps étudiés. Seules *Ulvaria* sp. et *Ulva* sp. ont affiché un profil linéaire au cours des 15 premières minutes d'incubation.

Les vitesses d'absorption en ammonium ont globalement diminué au cours du temps, mais de manière moins régulière que pour les nitrates : elles ont évolué plus aléatoirement dans les 45 premières minutes, puis ont diminué progressivement jusqu'à la fin de l'expérimentation (2 h). En conséquence, la comparaison interspécifique a été basée sur les trois pas de temps suivant : T0-T15, T15-T30 et T30-T45.

Cinétiques d'absorption en phosphates

Les faibles vitesses d'absorption en phosphates, parfois nulles, des cinq espèces algales, découlent des faibles variations de concentrations en phosphates entre chaque intervalle de temps (Figure 25). Les deux types de profils cinétiques (linéaires et avec saturation) ont été constatés sur le panel d'espèces algales étudié : *Ectocarpus* sp. et *Ulva* sp. ont montré un profil linéaire, *Ulvaria* et *Polysiphonia* sp. un profil avec saturation, tandis que *Cladophora* sp. a présenté les deux types de profils au cours du temps. La comparaison inter-spécifique des cinétiques d'absorption en phosphates a été réalisée sur la période d'incubation totale (4 h) au vu des faibles différences de concentrations en phosphates entre chaque intervalle de temps et de la variabilité temporelle des vitesses d'absorption en phosphates pendant l'expérience (Figure 28).

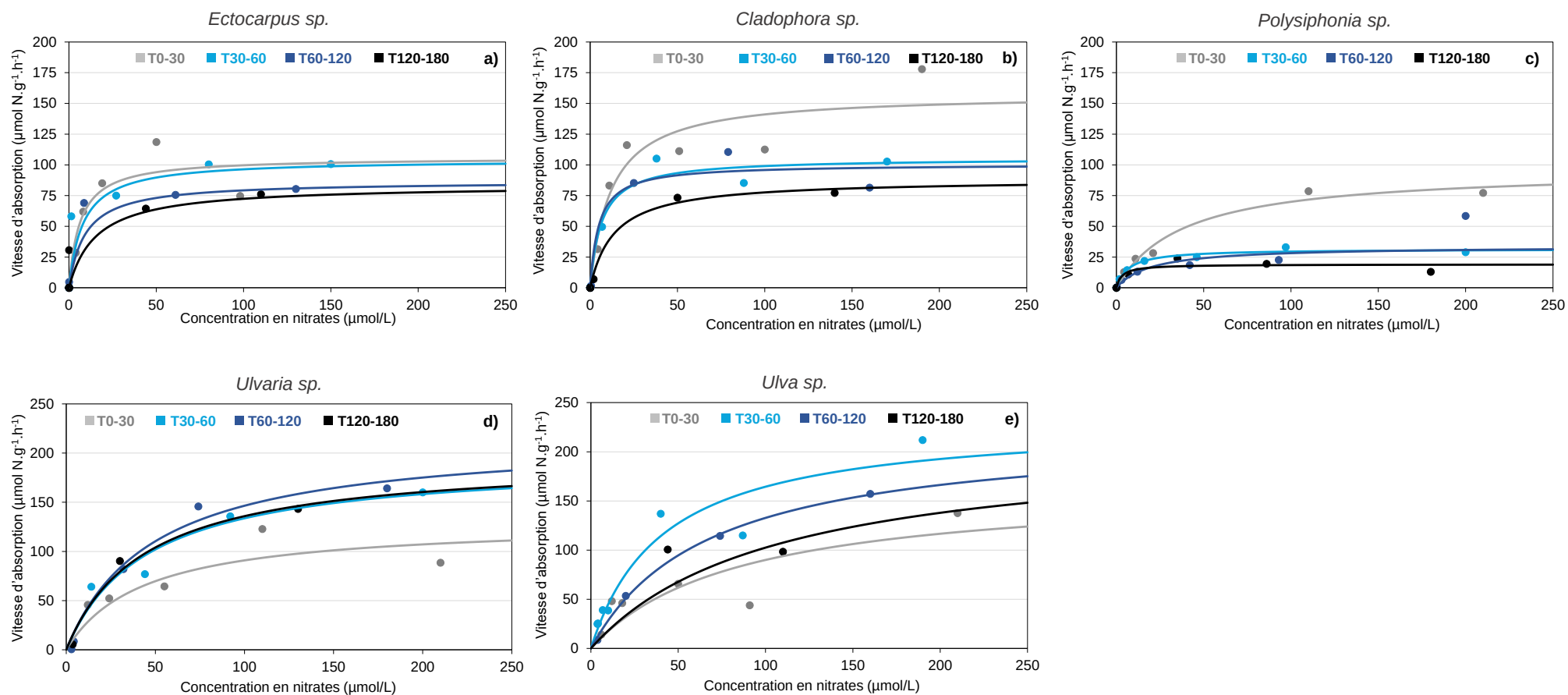


Figure 23. Vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation pour chacune des cinq espèces d'algues et à chaque pas de temps étudié.

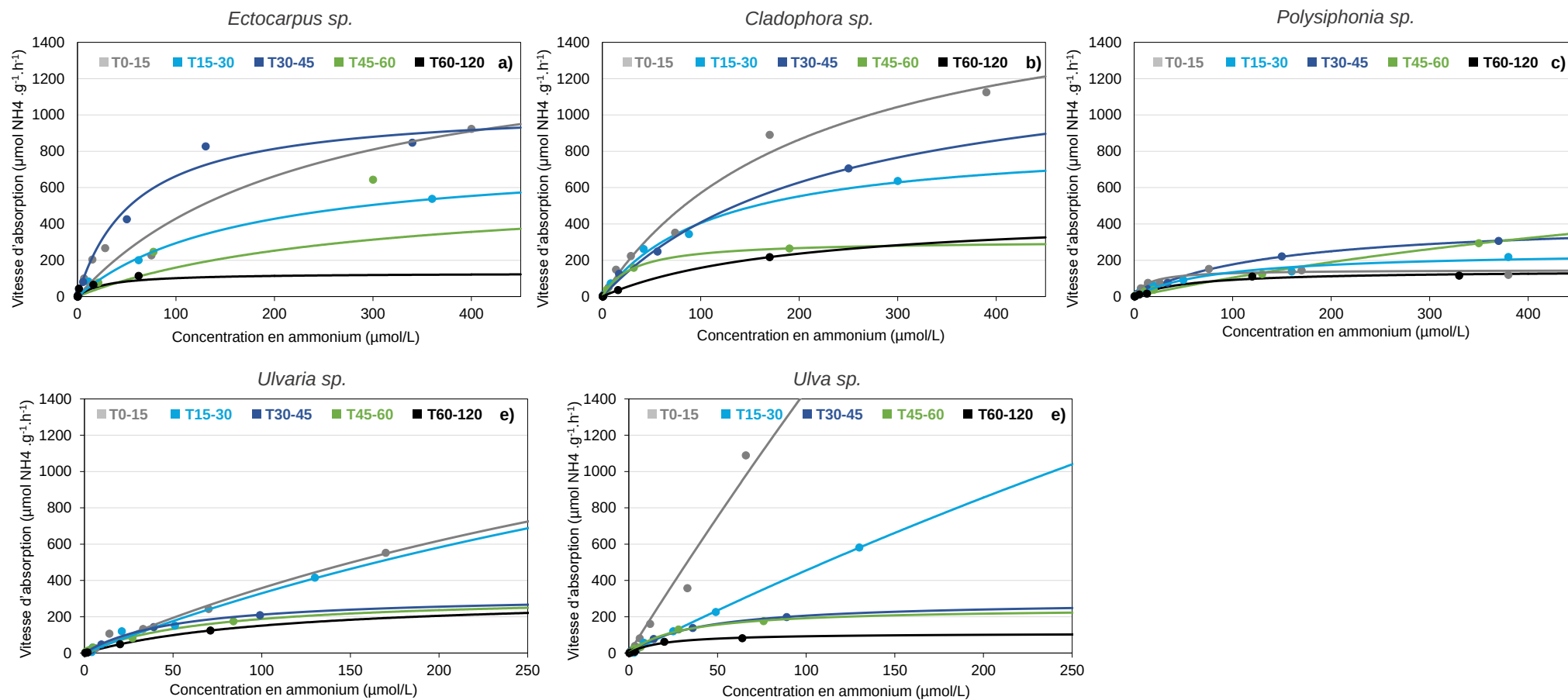


Figure 24. Vitesses d'absorption en ammonium en fonction des concentrations en ammonium dans le milieu d'incubation pour chacune des cinq espèces algales et à chaque pas de temps étudié.

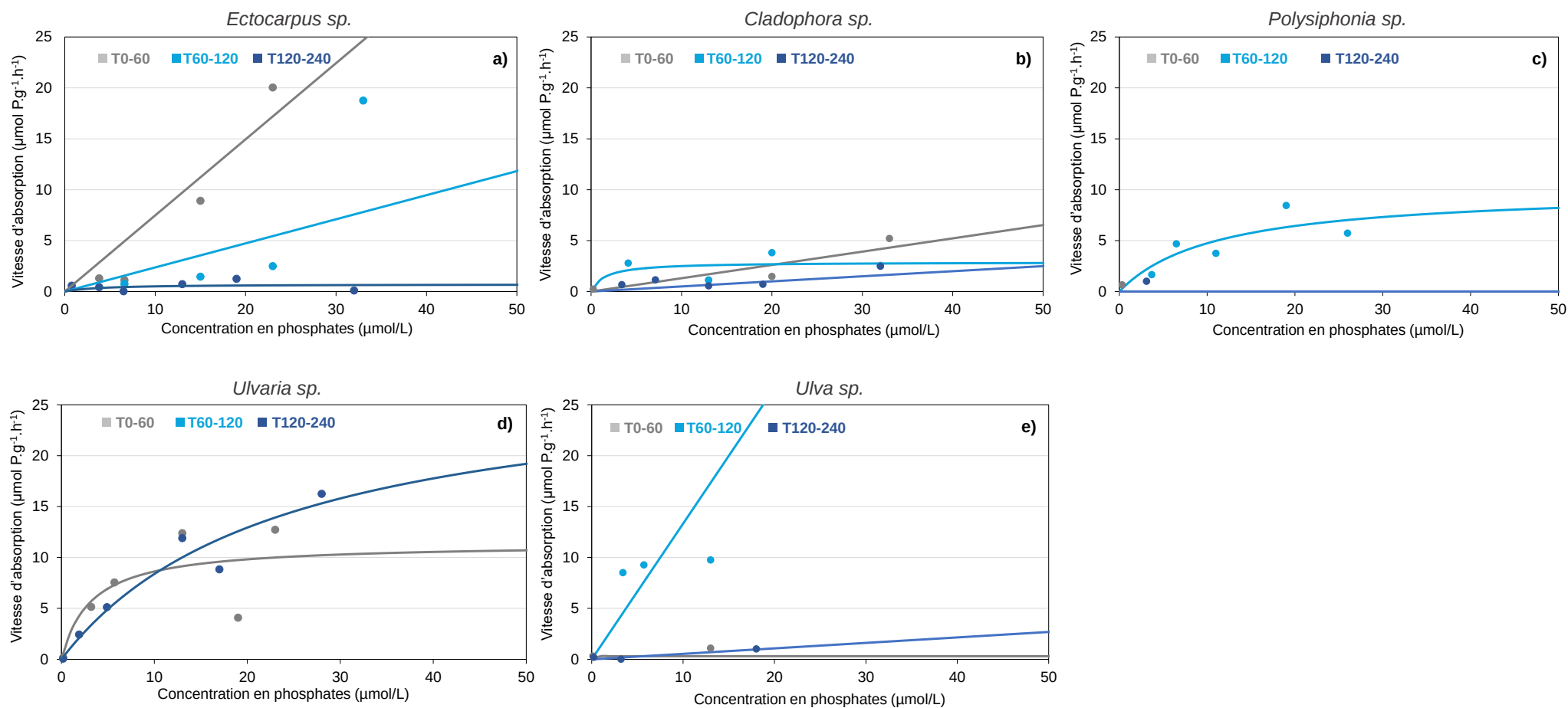


Figure 25. Vitesses d'absorption en phosphates en fonction des concentrations en phosphates dans le milieu d'incubation pour chacune des cinq espèces algales et à chaque pas de temps étudié.



Tableau 11. Paramètres cinétiques d'absorption en ammonium, nitrates et phosphates pour les cinq espèces algales étudiées

Paramètres cinétiques		Année 1 (Août 2018)			Année 2 (Mai 2019)	
Nitrates		<i>Ectocarpus sp.</i>	<i>Cladophora sp.</i>	<i>Polysiphonia sp.</i>	<i>Ulvaria sp.</i>	<i>Ulva sp.</i>
Vmax	T0-T30	106.00	158.00	96.75	130.47	165.69
	T30-T60	104.19	105.49	31.55	194.04	232.46
	T60-T120	86.59	100.58	38.93	217.73	222.40
	T120-T180	83.65	88.28	19.44	195.82	210.66
	T0-T180	186.42	143.74	50.09	317.99	304.57
Km	T0-T30	6.36	12.03	38.31	43.55	84.10
	T30-T60	8.09	6.53	7.12	45.13	41.34
	T60-T120	9.25	4.95	38.48	48.67	67.51
	T120-T180	15.54	13.78	4.52	44.15	105.45
	T0-T180	114.25	67.35	50.04	235.23	228.04
α	T0-T30	16.66	13.13	2.53	3.00	1.97
	T30-T60	12.87	16.15	4.43	4.30	5.62
	T60-T120	9.37	20.31	1.01	4.47	3.29
	T120-T180	5.38	6.41	4.30	4.44	2.00
	T0-T180	1.63	2.13	1.00	1.35	1.34
Paramètres cinétiques		Année 1 (Août 2018)			Année 2 (Mai 2019)	
Ammonium		<i>Ectocarpus sp.</i>	<i>Cladophora sp.</i>	<i>Polysiphonia sp.</i>	<i>Ulvaria sp.</i>	<i>Ulva sp.</i>
Vmax	T0-T15	1276.26	5.14E+08	147.90	2283.0	1.99E+04
	T15-T30	785.67	869.97	249.57	2496.06	7188.1
	T30-T45	1051.27	1361.80	423.12	321.59	287.00
	T45-T60	1453.22	309.79	1071.41	319.55	249.05
	T60-T120	129.85	467.25	143.35	319.67	110.33
	T0-T120	848.74	2388.36	299.24	3871.7	734.87
Km	T0-T15	162.19	4.69E+07	15.00	537.92	1276.6
	T15-T30	167.12	115.07	85.94	657.94	1478.9
	T30-T45	58.50	233.58	139.22	51.86	39.23
	T45-T60	377.35	31.62	930.45	70.16	29.55
	T60-T120	46.58	195.49	56.25	111.54	19.31
	T0-T120	396.28	1676.79	255.75	2672.1	354.38
α	T0-T15	7.87	10.96	9.86	4.24	15.60
	T15-T30	4.70	7.56	2.90	3.79	4.86
	T30-T45	17.97	5.83	3.04	6.20	7.32
	T45-T60	3.85	9.80	1.15	4.55	8.43
	T60-T120	2.79	2.39	2.55	2.87	5.71
	T0-T120	2.14	1.42	1.17	1.45	2.07
Paramètres cinétiques		Année 1 (Août 2018)			Année 2 (Mai 2019)	
Phosphates		<i>Ectocarpus sp.</i>	<i>Cladophora sp.</i>	<i>Polysiphonia sp.</i>	<i>Ulvaria sp.</i>	<i>Ulva sp.</i>
Vmax	T0-60	2.17E+09	4.44E+04	0.00	11.39	0.31
	T60-120	1.01E+08	2.89	10.05	-12.69	2.30E+06
	T120-240	0.52	5.09E+06	0.00	28.35	8.64E+08
	T0-240	6.74	2.09E+10	1.71E+11	8.79	6623201
Km	T0-60	2.94E+09	340332	0.00	3.20	0.00
	T60-120	2.24E+08	1.56	11.23	4.48	1.73E+06
	T120-240	0.00	1.02E+08	0.00	23.83	1.61E+10
	T0-240	17.73	2.22E+11	1.74E+12	7.99	3.12E+07
α	T0-60	0.74	0.13	N/A	3.55	N/A
	T60-120	0.45	1.86	0.89	-2.83	1.33
	T120-240	N/A	0.05	N/A	1.19	0.05
	T0-240	0.38	0.09	0.10	1.10	0.21



3.3.3. Comparaison interspécifique des cinétiques d'absorption

La comparaison interspécifique des cinétiques d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates a été réalisée pour chaque intervalle de temps définis précédemment (Figure 26 à Figure 28). Les trois espèces de fin de saison 2018 (*Ectocarpus* sp., *Cladophora* sp., *Polysiphonia* sp.) ont été dissociées graphiquement des deux espèces de début de saison 2019 (*Ulvaria* sp., *Ulva* sp.), afin de visualiser de potentielles différences entre les deux périodes de prélèvement. Cette comparaison interspécifique a été réalisée sur :

- les **vitesse maximale d'absorption V_{max}** , qui donne une indication sur la capacité d'absorption des algues dans des conditions saturantes en nutriment.
- la **pente α** de la portion linéaire de la courbe, qui permet de comparer la capacité d'absorption de différentes espèces à de faibles niveaux de concentrations dans le milieu.

Cinétiques d'absorption en nitrates

Sur la période totale d'incubation (de 180 minutes), les meilleures capacités d'absorption en nitrates à de faibles concentrations dans le milieu ont été observées pour *Cladophora* sp. et *Ectocarpus* sp. (Figure 26) tandis qu'à de forts niveaux de concentrations en nitrates, *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. ont présenté de plus fortes vitesses maximales d'absorption.

Polysiphonia sp. apparaît la moins compétitive pour l'absorption en nitrates, comme le montre les faibles V_{max} et les faibles valeurs de pente α en comparaison des quatre autres espèces.

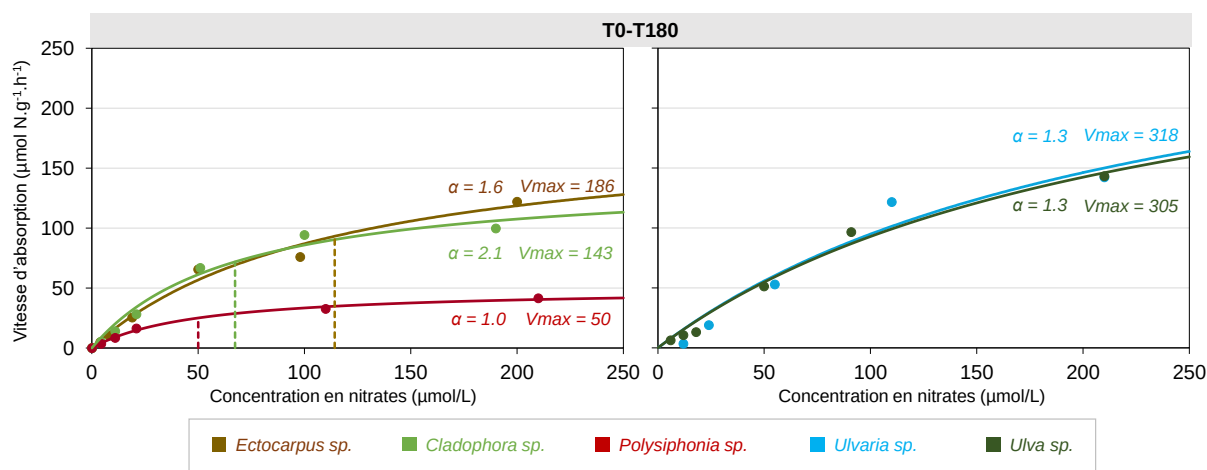


Figure 26. Cinétiques d'absorption en nitrates et paramètres cinétiques associés (V_{max} et pente α) des cinq espèces algales au cours des 180 minutes d'incubation.



Cinétiques d'absorption en ammonium

Au cours des 15 premières minutes d'expérimentation, *Cladophora* sp. et *Ulva* sp. ont montré les plus fortes capacités d'absorption en ammonium parmi les cinq espèces algales, que ce soit à de faibles ($\alpha = 11,0 - 15,6$) ou à de plus forts niveaux de concentration (augmentation linéaire des vitesses d'absorption avec la concentration du milieu) (Figure 27). Ces deux espèces ont également présenté les meilleures capacités d'absorption en ammonium lors des 15 minutes suivantes (T15-T30), mais ont suivi, cette fois, une cinétique avec saturation des vitesses d'absorption aux fortes concentrations en ammonium dans le milieu. Au cours de ces deux intervalles de temps (T0-T15 et T15-T30), *Ulvaria* sp. et *Ectocarpus* sp. ont été relativement moins compétitives à l'absorption en ammonium que *Cladophora* sp. et *Ulva* sp. Elles ont néanmoins montré de très fortes vitesses d'absorption ($V_{\max} = 2283-2496 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $756-1454 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ respectivement) en comparaison de *Polysiphonia* sp. ($V_{\max} = 148-250 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$).

Après 30 minutes d'incubation (T30-T45), les vitesses d'absorption maximales en ammonium d'*Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. ont fortement diminué ($V_{\max} = 287 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $321 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ respectivement) pour atteindre des valeurs comparables à celles de *Polysiphonia* sp. ($V_{\max} = 423 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) ; tandis que leur capacité d'absorption en ammonium à de faibles niveaux de concentration a été maintenue ($\alpha = 6,2-7,3$ contre 3,0 pour *Polysiphonia* sp.). Au cours de l'intervalle de temps T30-T45, *Ectocarpus* sp. a présenté la meilleure capacité d'absorption en ammonium pour de faibles niveaux de concentration ($\alpha = 18$) en comparaison des quatre autres espèces d'algues. Elle a aussi montré des vitesses maximales d'absorption élevées à de forts niveaux de concentrations dans le milieu, relativement similaires à celles de *Cladophora* sp. ($V_{\max} \sim 1000 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$).

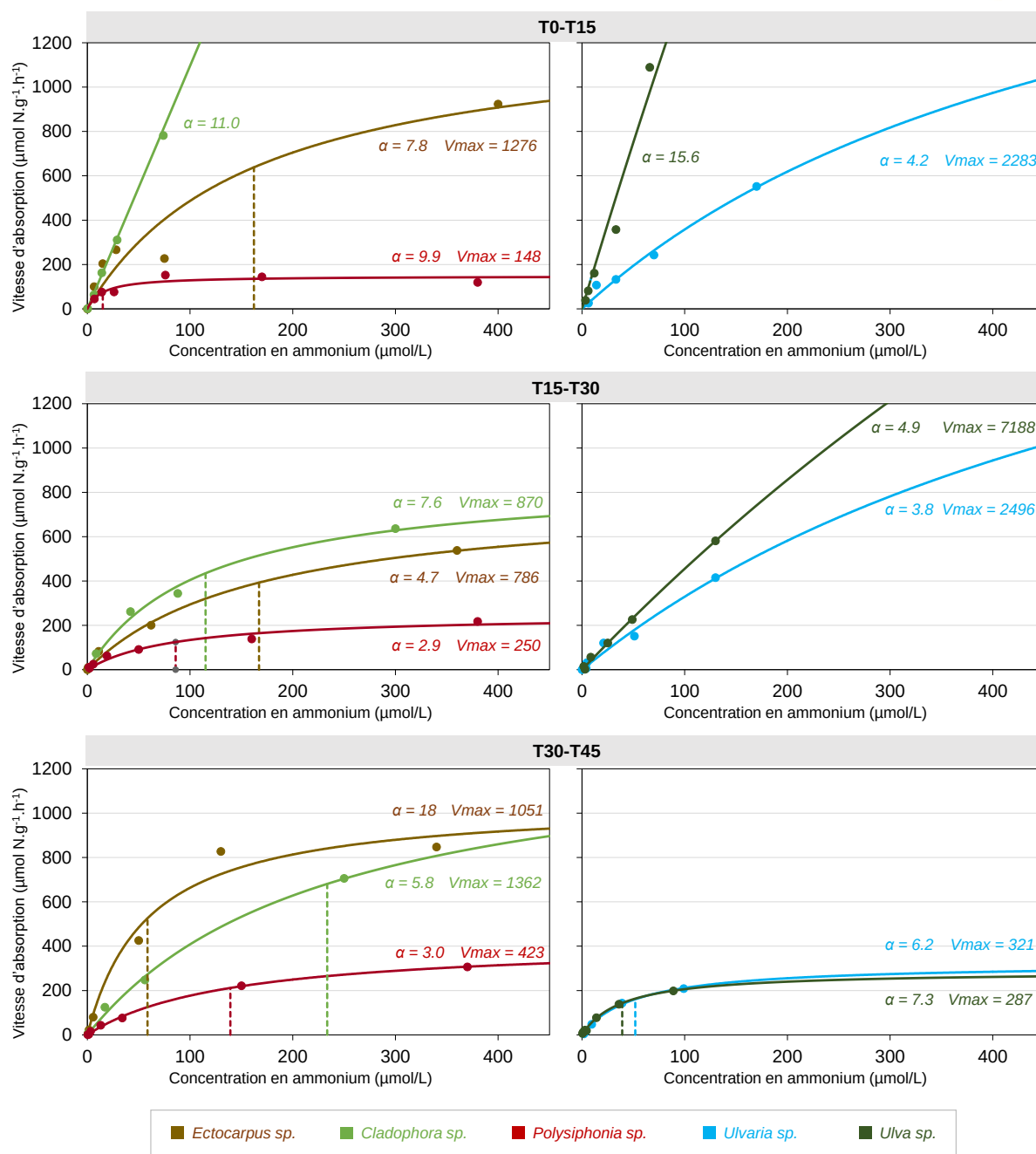


Figure 27. Cinétiques d'absorption en ammonium et paramètres cinétiques associés (V_{max} et pente α) des cinq espèces algales au cours des trois premiers pas de temps de l'expérimentation (T0-T15, T15-T30, T30-T45).



Cinétiques d'absorption en phosphates

Trois espèces sur cinq, *Cladophora* sp., *Polysiphonia* sp. et *Ulva* sp., ont présenté un profil cinétique linéaire : les vitesses d'absorption en phosphates ont augmenté linéairement avec les teneurs en nutriments au cours des 4h d'expérimentation (Figure 28). Ces trois espèces se sont également caractérisées par une faible capacité d'absorption en phosphates (0,1 - 0,2) à de faibles niveaux de concentration dans le milieu.

En comparaison, *Ulvaria* sp. et *Ectocarpus* sp. ont atteint le seuil de saturation de leur vitesses d'absorption en phosphates. Même si ces deux espèces possèdent des paramètres cinétiques du même ordre de grandeur, *Ulvaria* sp. semble relativement plus compétitive à l'absorption en phosphates qu'*Ectocarpus* sp., en présentant une plus forte affinité α pour de faibles niveaux de concentration en phosphates ainsi que de plus fortes vitesses d'absorption sur toute la gamme de concentrations en phosphates.

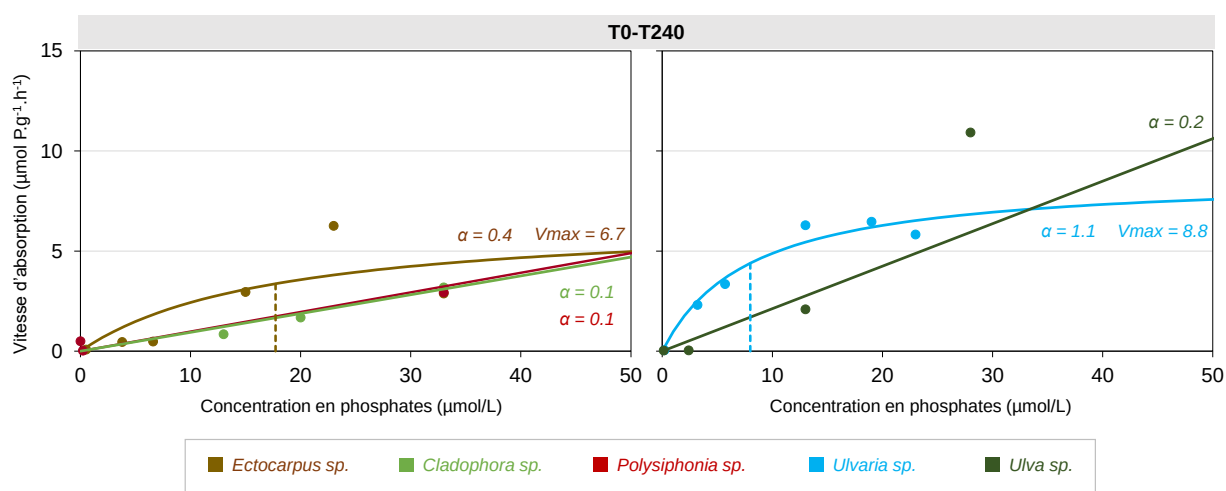


Figure 28. Cinétiques d'absorption en phosphates et paramètres cinétiques associés (V_{max} et pente α) des cinq espèces algales sur la durée totale d'expérimentation (4h).



4. Discussion

Cette étude a permis de déterminer les dynamiques nutritionnelles et de croissance spécifiques à chaque espèce d'algues opportunistes observées sur le littoral breton en succession/substitution de l'espèce emblématique des marées vertes « *Ulva* sp. ». Nous proposons ici, de comparer les caractéristiques écophysiologiques propres à chacune des espèces étudiées avec celles des ulves afin de questionner le lien entre leur apparition récente et l'amélioration de la qualité de l'eau dans les baies ciblées. Les résultats ont été mis en relation avec les successions d'espèces relevées depuis 2002 sur les baies de La Fresnaye, Saint-Brieuc et Douarnenez (Action 1). Une recherche bibliographique sur les propriétés écophysiologiques des quatre « nouvelles » algues opportunistes étudiées a également été réalisée, et a mis en évidence le peu de données disponibles à ce sujet dans la littérature scientifique internationale.

4.1. *Ectocarpus* sp.

Les résultats montrent, qu'en termes d'absorption en nitrates, *Ectocarpus* sp. est plus compétitive qu'*Ulva* sp. à de faibles niveaux de concentration dans le milieu mais, à l'inverse, moins compétitive à des niveaux de concentration plus élevés. Ces résultats sont cohérents avec les observations *in situ* réalisées dans les trois baies étudiées montrant que les algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales* prolifèrent généralement en fin de saison en parallèle du déclin des ulves. En effet, en cas de saison dite « sèche », de faibles niveaux de concentration en azote sont atteints, et les *Ectocarpales* plus compétitives à l'absorption en nitrates, prolifèrent et dominent les surfaces colonisables. Ces résultats viennent confirmer les hypothèses émises lors de précédentes études CEVA (CIMAV P3 2012 et 2014) et sont en accord avec les travaux de Lotze et Schramm (2000).

La compilation des observations historiques (Action 1) a également montré que les *Ectocarpales* se développaient généralement en début de saison bien avant l'apparition des ulves (baies de Saint-Brieuc et de Douarnenez). Compte tenu des fortes concentrations en nutriments de début de saison plus favorable aux ulves, d'autres facteurs sont suggérés comme déclencheurs des proliférations d'*Ectocarpales*. Les études d'écophysiologie menées par le CEVA (CIMAV P3 2013) ont en effet mis en évidence que *Pylaiella littoralis*, serait plus adaptée aux faibles températures (Müller, Küpper et Küpper 1999; Thybo-Christesen, Rasmussen et Blackburn 1993) et niveau d'ensoleillement (Pomeroy et Stockner 1976; Paalme 2005) qu'*Ulva* sp. En mer Baltique, par exemple, les *Ectocarpaeae* prolifèrent généralement en début de printemps ou d'automne (Salovius et Bonsdorff 2004). La prolifération de ces algues brunes filamenteuses dans les baies bretonnes serait ainsi favorisée dès la fin de l'hiver à des conditions de température et d'ensoleillement limitantes pour la croissance des ulves.

4.2. *Cladophora* sp.

Les expérimentations écophysiologiques ont montré que l'algue *Cladophora* sp. serait plus compétitive à l'absorption en nitrates à de faibles concentration dans le milieu, pour des vitesses d'absorption maximales comparables.

Ces caractéristiques sont en adéquation avec les fenêtres d'apparition des proliférations de *Cladophora* sp. reportées sur les trois baies étudiées. Cette algue tend à proliférer aux périodes où la croissance des ulves peut être limitée par de faibles niveaux d'azote, et où l'ensoleillement et la température de l'eau sont encore élevés dans le milieu. Calbridge et al. (1990) ont effectivement montré une corrélation positive entre la croissance de *Cladophora sericea* et l'augmentation de la température de l'eau, l'optimum de croissance étant atteint à des valeurs comprises entre 15-20°C. Une autre étude, menée dans l'archipel Fyn, a également montré que *Cladophora* sp. se développait spécifiquement dans des eaux peu profondes de mai à juin et qu'elle serait limitée par la lumière au printemps (Thybo-Christesen, 1993). Gordon et al. (1980) a évalué une température optimale de croissance à 32°C pour *Cladophora*



albida et un seuil de saturation du photosystème compris entre 200 et 400 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (contre 15°C et 70 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les ulves ; Fortes et Lüning (1980)).

Comme l'ulve, *Cladophora* sp. a un profil d'algue opportuniste de par sa capacité à absorber rapidement les nutriments azotés dans le milieu et à se développer massivement en conditions de non-limitation. Les raisons pour lesquelles leurs proliférations ont lieu sur une courte période de temps restent néanmoins à déterminer.

4.3. *Ulvaria* sp.

Les résultats montrent qu'*Ulvaria obscura* a une dynamique nutritionnelle similaire à l'ulve vis-à-vis du nitrate et qu'elle possède une meilleure capacité de fixation en azote à croissance comparable. Ces résultats sont cohérents avec son développement aux périodes où les niveaux nutritionnels sont élevés dans le milieu, généralement en début de saison dès que les conditions printanières de lumière et de température deviennent optimales. Cette espèce se développe finalement sur la même fenêtre d'apparition que les ulves, ce qui suggère qu'elles peuvent entrer en compétition si elles occupent la même niche écologique.

Cette similarité de dynamiques nutritionnelles, entre ces deux algues, implique que l'apparition d'*Ulvaria* sp. en baie de La Fresnaye, en concomitance avec la disparition des ulves depuis plusieurs années, ne peut pas être imputée à l'évolution des niveaux azotés du milieu, et que d'autres facteurs biotiques / abiotiques doivent contrôler la composition de ces assemblages d'algues proliférantes.

Le broutage sélectif par les herbivores et les interactions allélopathiques pourraient notamment être des facteurs déterminants. *Ulvaria obscura* est, à ce jour, la seule espèce connue pour sa capacité à produire de la dopamine (Tocher et Craigie 1966; van Alstyne et al. 2011), une catécholamine pouvant avoir des effets allélopathiques sur différents organismes. Plusieurs études ont montré que ce composé agissait notamment comme répulsif contre les brouteurs, tels que le gastéropode *Littorina stikana*, l'isopode *Idotea wosnesenskii* ou encore l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Nelson et al. 2003; van Alstyne et al. 2006). Mais il a été aussi rapporté que la dopamine pouvait limiter le développement d'autres macro-algues en présence, comme *Ulva lactuca* en réduisant ses vitesses de croissance ou l'algue brune *Fucus gardneri* sp. en inhibant la germination des zygotes produits (Nelson et al. 2003). En 2008, une expérience de préférence alimentaire de l'isopode *Idotea baltica* (présent en abondance en baie de La Fresnaye) avait été menée dans le cadre du programme CIMAV P3 sur quatre algues opportunistes : *Ulvaria* sp., *Polysiphonia* sp., *Pylaiella* sp. et *Ulva* sp. Cette étude avait permis de montrer que sa préférence alimentaire était nettement tournée vers l'ulve, puis une fois celles-ci disparues, vers *Polysiphonia* sp. et enfin *Pylaiella* sp. En revanche, l'isopode avait exclu *Ulvaria* sp. de son régime alimentaire. Cette observation pourrait traduire la capacité d'*Ulvaria obscura* à limiter sa prédation, via notamment la production de dopamine. En baie de La Fresnaye, le broutage sélectif de l'ulve plutôt que d'*Ulvaria obscura* par les prédateurs en présence n'est donc pas à exclure pour expliquer le changement de composition des proliférations saisonnières observé depuis plusieurs années.

4.4. *Polysiphonia* sp.

Les expérimentations menées dans la présente étude montrent que *Polysiphonia* sp. est beaucoup moins compétitive à l'absorption en nutriments (nitrates, ammonium et phosphates) que l'ulve ou que les autres algues opportunistes étudiées, mais qu'elle possède des taux de croissance comparables sur une période de 12 jours d'incubation en conditions nutritionnelles non-limitantes.

Il semble que cette espèce ait une stratégie de développement différente des autres algues étudiées en termes de dynamique nutritionnelle. Les espèces d'algues opportunistes peuvent être caractérisées par des besoins en azote différents pour soutenir leur croissance et par conséquent, utiliser leurs stocks azotés à des vitesses différentes. Campbell (2001) a notamment mis en évidence que *Polysiphonia*



decipiens semblait avoir la capacité de survivre sur de plus longues périodes que l'ulve à partir de ses réserves intracellulaires azotés. Les quotas critiques et de subsistance (Q_1 et Q_0) renseignent respectivement sur les valeurs seuils en dessous desquelles la croissance d'une algue est limitée ou nulle. À ce jour, seuls les quotas critiques et de subsistance des ulves ont été caractérisées à partir de données accessibles dans la littérature (Villares et Carballeira 2004; Dalsgaard et Krause-Jensen 2006), et à partir d'expérimentations réalisées au CEVA sur *Ulva armoricana* (CEVA 2009, 2010, 2011). Il apparaît donc essentiel de déterminer ces paramètres pour *Polysiphonia* sp. et, de manière générale, pour l'ensemble des algues opportunistes régulièrement observées dans les baies à algues vertes bretonnes, pour approfondir nos connaissances sur leurs propriétés écophysiologiques et potentiellement mettre en évidence des différences de dynamique nutritionnelles entre les espèces.

5. Conclusion

La présente étude a permis de caractériser la dynamique nutritionnelle et de croissance de quatre algues opportunistes « autres » que les ulves dont les proliférations sont régulièrement observées dans les baies de Douarnenez, de Saint-Brieuc et de La Fresnaye.

Cette caractérisation a permis notamment de confirmer une hypothèse issue des observations *in situ* du CEVA depuis 2002 sur ces trois baies : les algues brunes filamenteuses de la famille des *Ectocarpales* sont plus compétitives que les ulves à l'absorption en nitrates à de faibles concentrations dans le milieu, expliquant leur développement en cours de saison en parallèle du déclin des ulves.

L'étude a également apporté de nouveaux éléments de réponse concernant les proliférations d'*Ulvaria obscura* en baie de La Fresnaye. Cette algue verte possède une dynamique nutritionnelle similaire à celles des ulves vis-à-vis du nitrate, expliquant son développement en début de saison, aux mêmes périodes que les ulves. Ce résultat implique que la disparition des ulves en baie de La Fresnaye au profit d'*Ulvaria obscura* n'est pas directement corrélée à une diminution des niveaux d'azote dans le milieu. D'autres facteurs biotiques ou abiotiques doivent par conséquent être impliqués dans le contrôle de la composition des proliférations en baie de La Fresnaye.

Les expérimentations ont aussi montré que le développement de *Cladophora* sp. observé à la suite des proliférations saisonnières d'ulves, pouvait s'expliquer par une meilleure compétitivité de ces algues filamenteuses à l'absorption en nitrates à de faibles concentration dans le milieu. Néanmoins, les proliférations de *Cladophora* sp. semblent également dépendantes de la température et de la luminosité, et ont généralement lieu quand ces deux paramètres sont élevés. Une inconnue réside dans la durée des proliférations de *Cladophora* sp. qui se déroulent sur de plus courtes périodes (à l'échelle du mois) que la majorité des algues opportunistes.

Cette étude a mis en évidence la particularité de la dynamique nutritionnelle de *Polysiphonia*, qui par rapport aux autres espèces opportunistes étudiées, est apparue moins compétitive à l'absorption en nutriments (nitrates, ammonium et phosphates) quel que soit le niveau de concentration dans le milieu. Son apparition régulière sur les trois baies ciblées suggère qu'elle possède une stratégie de développement voire une niche écologique différente.

Les résultats de cette étude suggèrent que l'apparition des nouvelles espèces proliférantes est en partie associée à une baisse générale des niveaux d'azote, généralement liée à une saison sèche, moins favorables à la croissance des ulves. À ces bas niveaux d'azote, ces nouvelles espèces, e.g. *Ectocarpales* et *Cladophora* sp., plus compétitives à l'absorption en nitrates, se développent et limitent la croissance des ulves. L'idée que l'apparition de ces nouvelles espèces opportunistes soient associées à une baisse générale des niveaux d'azote est par ailleurs soutenue par le fait que leurs proliférations en baie de Douarnenez et de Saint-Brieuc aient été pour la première fois observées (depuis le début des suivis renforcés sur sites à marées vertes, en 2002) lors d'années de flux azotés terrigènes remarquablement bas. Néanmoins, étant donné que ces espèces présentent une forte capacité d'absorption en nutriments dans le milieu et prolifèrent même à de forts niveaux de concentration en azote, il est



important de nuancer que leur présence, en particulier en début de saison, ne traduit pas toujours une amélioration de la qualité des masses d'eau côtières. Des facteurs de début de saison, autres que les niveaux d'azote, peuvent limiter la croissance des ulves et favoriser le développement de nouvelles espèces proliférantes: une température et un ensoleillement inférieur à la moyenne saisonnière, un faible stock d'ulves présent en fin de printemps, ou encore des interactions biologiques (e.g. l'allélopathie, prédation) sélectives. Par conséquent, la prise en compte des espèces opportunistes « autres que les ulves » dans le calcul de l'indicateur biologique semble pertinente pour l'évaluation DCE de la qualité des masses d'eau côtières.

Dans cette optique, il apparaît nécessaire de poursuivre la caractérisation écophysologique des nouvelles algues opportunistes, et notamment d'évaluer leur quota critique (Q_0) et de subsistance (Q_1) spécifiques. À ce jour, ces indicateurs sont uniquement établis pour l'espèce *Ulva armoricana*, et sont utilisés pour mesurer le niveau d'eutrophisation des différents sites suivis dans le cadre du Plan de Lutte contre les Marées Vertes (PLAV2 2017-2021). La prise en compte de ces nouvelles espèces pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau implique donc une meilleure connaissance de ces indicateurs pour chacune d'entre-elles. Le projet CARMA souligne également l'importance de poursuivre l'identification des paramètres, autres que les flux de nutriments, impliqués dans le contrôle des successions d'espèces sur les baies à marées vertes bretonnes. Parmi eux, la compétition interspécifique sur la ressource en nutriments, ainsi que les interactions biologiques entre les nouvelles algues opportunistes et l'ulve serait à prioriser pour une meilleure compréhension des successions typiquement observées dans les baies bretonnes.



PARTIE 3 – Opérationnalisation du modèle écologique Mars3D-Ulves

L'objectif de cette action est d'intégrer de nouveaux modules biologiques au modèle écologique MARS3D-Ulves pour les différentes espèces identifiées dans les proliférations d'algues bretonnes : *Ulva*, *Ectocarpus*, *Ulvaria*, *Cladophora* et *Polysiphonia*. Les paramètres prescrits aux modules spécifiques de croissance biologique correspondent aux données écophysiologiques des algues obtenues en milieu contrôlé.

Pour ce faire, le CEVA a recours au développement de modèles OD qui présentent l'avantage d'être à la fois peu coûteux, d'être capable de tester rapidement différents jeux de paramètres intervenant dans la croissance de l'algue étudiée et de confronter directement les prédictions du modèle OD aux résultats des mesures.

1. Matériels et méthodes

Les modules de production OD ont été implémentés sous le logiciel de calcul scientifique Matlab. Le schéma de fonctionnement du modèle OD est directement calqué sur le module de croissance algale issu du modèle EcoMars-Ulves (Perrot et al. 2014a). La mise en œuvre du modèle OD a consisté à reprendre le module de production écrit en fortran en l'adaptant sous Matlab de façon à ne conserver que la dimension temporelle qui est l'unique variable d'itération du modèle OD (aucune itération spatiale selon les axes X/Y/Z). Les paramètres physiologiques des différentes espèces sont composés des données des expérimentations et de données issues de la littérature sous différentes conditions environnementales.

Les séries de mesures portant sur l'évolution journalière de la température et de la lumière ont été utilisées pour forcer le modèle OD à chaque pas de temps. Les conditions initiales en sels nutritifs, quotas en N et P et biomasse algales sont issues des valeurs mesurées à chaque début d'expérience (T0). À chaque pas de temps, un bilan de masse sur l'azote et le phosphore a été effectué de façon à s'assurer du caractère conservatif du modèle OD. Le bilan de masse permet de vérifier à chaque pas de temps de calcul que le système modélisé ne permet pas la création ou la perte d'azote et de phosphore.

La comparaison des mesures expérimentales avec les valeurs prédites par le modèle OD en vue de déterminer des paramètres physiologiques de croissance a porté sur les modalités d'expériences décrites au paragraphe **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** de la partie 2. Seules les conditions 'expérimentation à long terme ont été modélisées (Exp. 1) au vu des difficultés du modèle à reproduire les cinétiques d'absorption à court terme (30 minutes) mises en évidences avec les ulves en lames et filamenteuses lors du projet CIMAV-P3 2019.

Le **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** récapitule les valeurs de l'ensemble des paramètres biochimiques du modèle OD appliqués aux modules biologiques.

L'expérimentation 1 visant à évaluer l'effet des nutriments (nitrates, ammonium et phosphates) sur le taux de croissance et l'assimilation en nutriments de chacune des macroalgues étudiées.

L'incubation conduite sur 12 jours comprend les modalités suivantes :

- « C » : Milieu de contrôle,
- « N+ » : Milieu enrichi en nitrates,
- « P+ » : Milieu enrichi en phosphates,
- « N+P+ » : Milieu enrichi en nitrates et phosphates,
- « NH₄+P+ » : Milieu enrichi en ammonium et phosphates.

Tous les deux jours l'eau étant renouvelée dans les bacs d'expérimentations, une remise à zéro des variables de concentrations en azote et phosphore détritique a été appliquée ainsi qu'une



réinitialisation des concentrations en sels nutritifs (nitrates, ammonium et phosphates) selon la modalité de l'expérience.

Les paramètres physiologiques spécifiques du modèle (Tableau 7) *i.e* taux de croissance maximum (μ en j^{-1}), optimum de température (T_{opt} min et T_{opt} max exprimée en $^{\circ}C$), température de tolérance (T_{max} et T_{min} exprimée en $^{\circ}C$), vitesse maximale d'assimilation de l'azote (V_{maxN} exprimée en $\mu mol\ N.g\ MS.h^{-1}$), vitesse d'assimilation du phosphore (V_{maxP} exprimée en $\mu mol\ P.g\ MS.h^{-1}$), concentration en azote pour laquelle la vitesse d'assimilation est la moitié de la vitesse maximale d'assimilation d'azote ($K_m\ NO_3$ exprimée en $\mu mol.l^{-1}$), quotas azotés et phosphorés maximum et minimum en (exprimés en $gN.kg^{-1}\ MS$) et l'optimum d'éclairement (I_{opt} exprimé en $\mu mol\ photons.m^{-2}.s^{-1}$) ont été déterminés à partir des expérimentations CARMA mais également de résultats bibliographiques obtenus sous diverses conditions environnementales et expérimentales.

Les maximums des intervalles de valeurs des paramètres cinétiques d'absorption des nutriments ont été retenus dans les simulations. Pour chaque espèce deux simulations ont été effectuées : la première avec les paramètres physiologiques issus des expérimentations et de la littérature et la deuxième avec les paramètres du modèle MARS3D-Ulves (Perrot et al. 2014b).

Tableau 12: Paramètres physiologiques spécifiques appliqués au modèle OD

Paramètres \ Espèces	MARS3 D-Ulves	<i>Ulva sp.</i>	<i>Pylaiella</i>	<i>Polyiphonia</i>	<i>Cladophora</i>	<i>Ulvaria</i>
μ (max) (j^{-1})	0.8	0.115	0.105	0.105	0,106	0,103
I_{opt} ($\mu mol\ photons.m^{-2}.s^{-1}$)	115	70	500	200	300	120
$T_{opt}\ min$ ($^{\circ}C$)	15	14	10	10	15	14
$T_{opt}\ max$ ($^{\circ}C$)	23	25	20	20	20	19
T_{min} ($^{\circ}C$)	7	5	4	5	10	5
T_{max} ($^{\circ}C$)	28,8	28	21	35	40	29
$V_{max}\ N$ ($\mu mol\ N.g\ MS.h^{-1}$)	119	48.5-228	34-985	31.55- 96.75	11-2267	103-194
$V_{max}\ P$ ($\mu mol\ P.g\ MS.h^{-1}$)	17,2	4,15	6.74-186	/	4-204	4.15-8.79
Quota N min ($gN.kg^{-1}\ MS$)	10	0,0343	0,8200	1,0100	1,3700	1,0600
Quota N max ($gN.kg^{-1}\ MS$)	35	6,3997	4,4400	3,2000	2,6100	4,7522
Quota P min ($gP.kg^{-1}\ MS$)	0.500	0.300	0.600	1.000	1.100	0,959
Quota P max ($gP.kg^{-1}\ MS$)	4.000	4.444	4.700	2.80	1.830	4.400
$K_m\ NO_3$ ($\mu mol.l^{-1}$)	14	1.7- 103.8	5.2-191	7.12-38.31	/	24.7- 43.55

2. Résultats & Discussion



2.1. Biomasses et quota simulés à partir des paramètres physiologiques issus de la littérature et des expériences menées au CEVA

Les figures 29 à 31 présentent les résultats de simulation du modèle 0D de croissance algale pour chaque espèce étudiée en fonction des différentes conditions d'enrichissement. Les paramètres physiologiques utilisés sont issus des expérimentations CARMA complétés par des données bibliographiques.

Les comparaisons des sorties du modèle 0D avec les résultats de mesures expérimentales mettent en évidence les difficultés du modèle à reproduire les quotas et les biomasses mesurées à partir de la compilation de paramètres issus de la littérature.

Une des hypothèses avancées pour expliquer ces résultats est la large gamme de valeurs disponibles (expérimentales + bibliographiques) pour chacun des paramètres utilisés. En effet, les données obtenues dans la littérature proviennent d'études réalisées sur des modèles biologiques issus de niches écologiques distinctes (Europe, Asie, Amériques...) présentant des caractéristiques écophysiologiques qui varient en fonction des facteurs environnementaux spécifiques du milieu. Ainsi la compilation de l'ensemble de ces paramètres physiologiques constitue un jeu de données hétérogène peu représentatif des paramètres de nos algues locales. Le jeu de paramètres utilisé en routine dans le modèle MARS3D-Ulves présente l'avantage d'être calibré et validé à partir d'expérimentations et de mesures de terrain depuis une dizaine d'années. Il n'est donc pas surprenant que les paramètres MARS3D-Ulves semblent plus adaptés aux équations d'un modèle de croissance d'algues proliférantes autres que les ulves même s'ils ont été déterminés à partir du seul genre *Ulva*.



QUOTAS & BIOMASSE

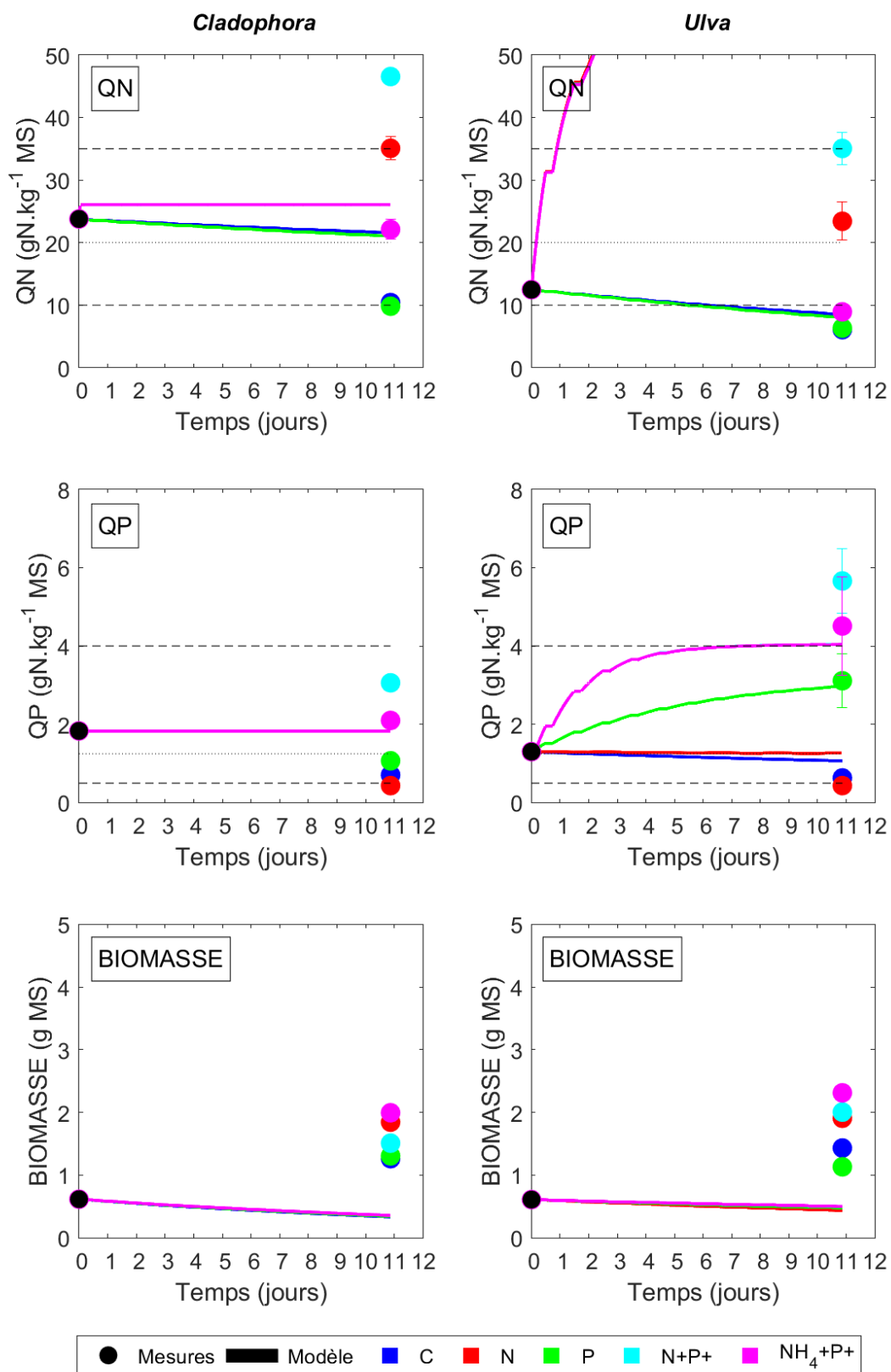


Figure 29 : Biomasses et quotas simulés pour *Cladophora* et *Ulva* à partir des paramètres physiologiques expérimentaux et bibliographiques.



QUOTAS & BIOMASSE

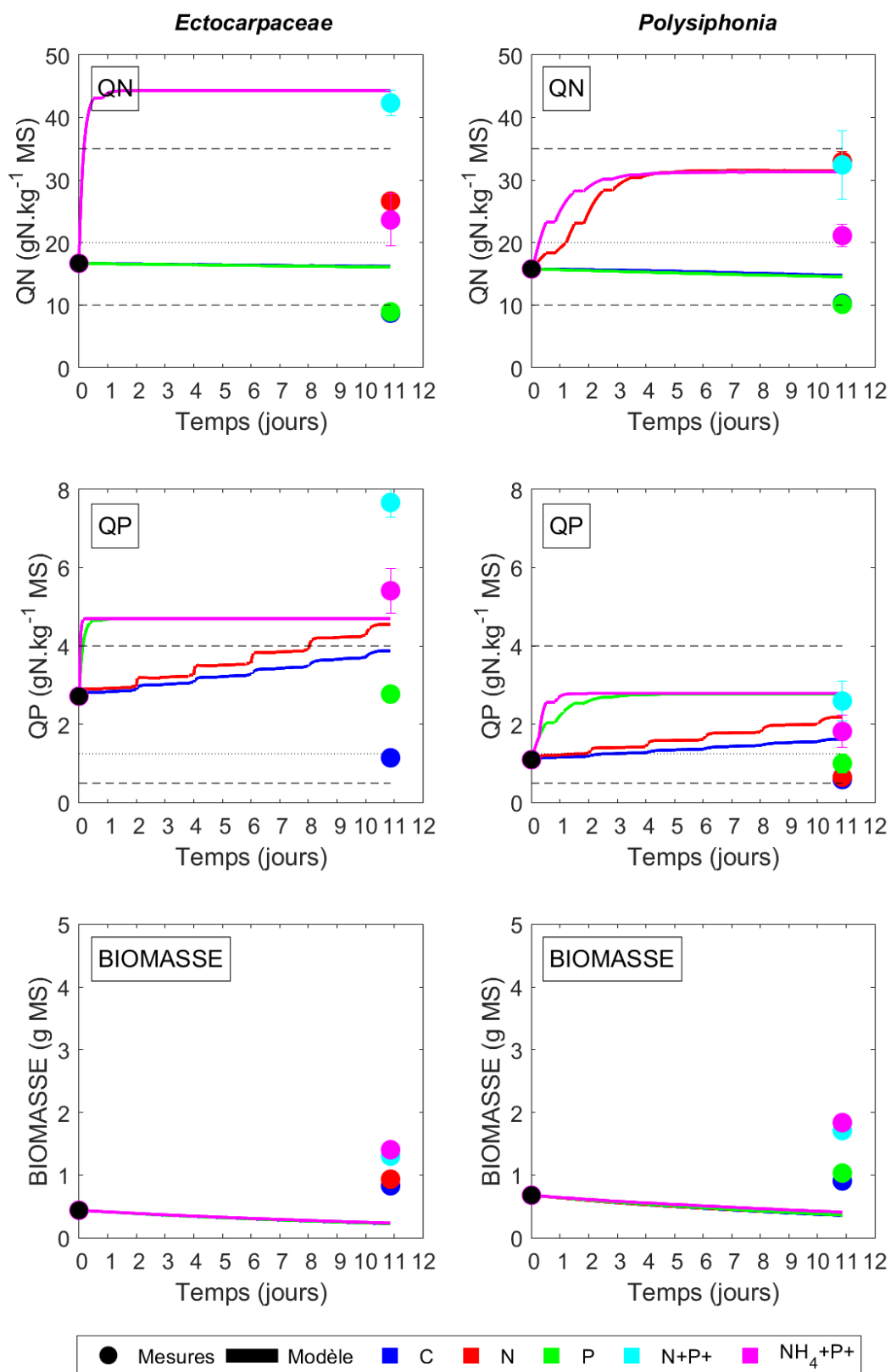


Figure 30: Biomasses et quotas simulés pour *Ectocarpaceae* et *Polysiphonia* à partir des paramètres physiologiques expérimentaux et bibliographiques.



QUOTAS & BIOMASSE

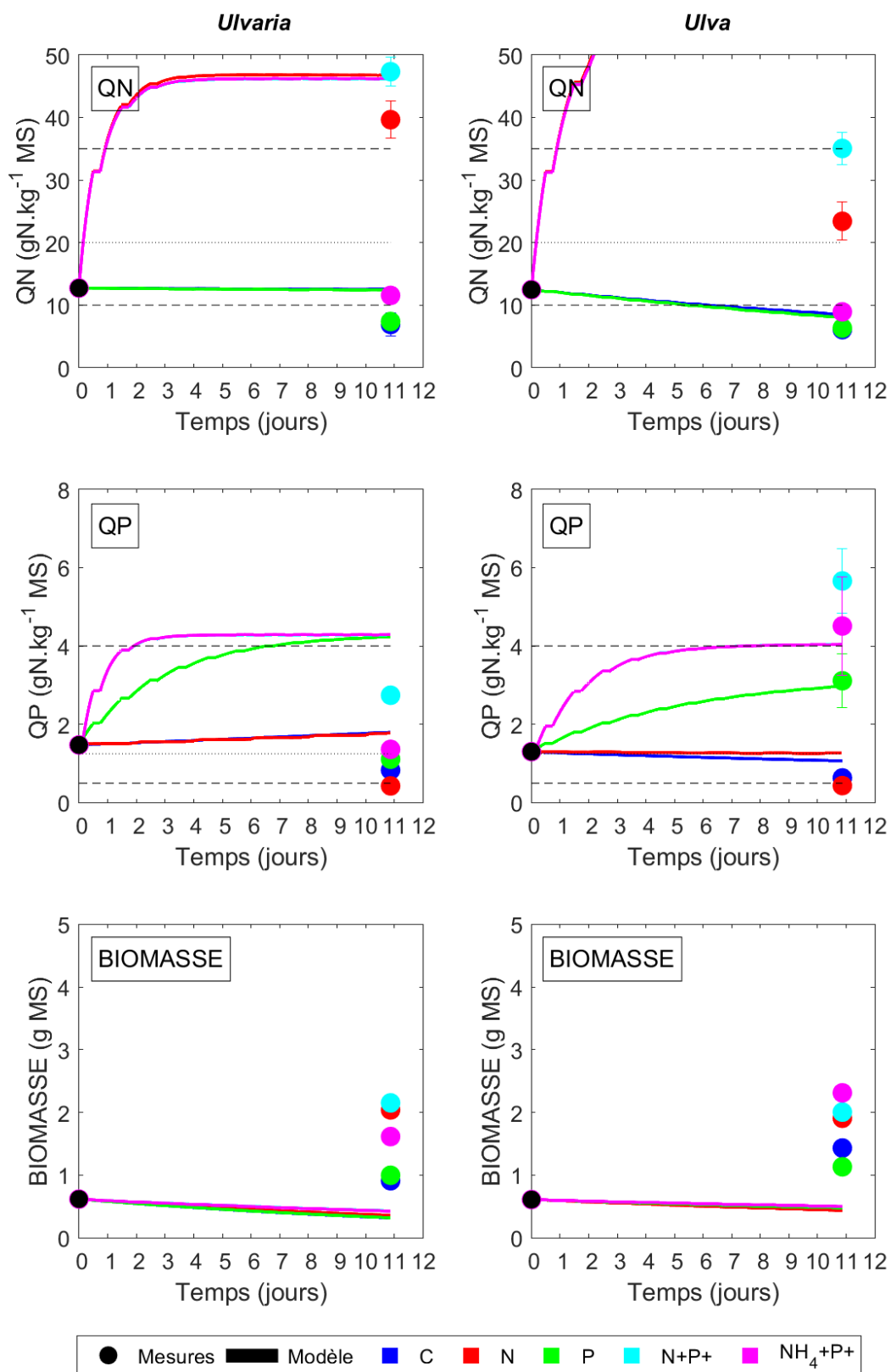


Figure 31: Biomasses et quotas simulés pour *Ulvaria* et *Ulva* à partir des paramètres physiologiques expérimentaux et bibliographiques.



2.2. Biomasses et quotas simulés à partir des paramètres physiologiques issus du modèle MARS3D-Ulves

Les figures 32 à 34 présentent les biomasses et les quotas azotés et phosphorés simulés par le modèle de croissance algale à partir des paramètres physiologiques du module MARS3D-Ulves (Tableau 12).

Tel qu'attendu et discuté précédemment, les différences entre les résultats de mesures et de simulations sont moins importantes avec le jeu de paramètres « MARS3D-Ulves » qui est calibré et validé sur plusieurs années notamment à travers les programmes CIMAV.

On peut noter que contrairement aux résultats obtenus dans les expérimentations N+P+ et NH₄+P+ (cf 3.2), les quotas en azote des différentes algues, simulés, ne varient pas en fonction de la nature chimique de la source d'azote NH₄⁺ ou NO₃⁻. Autrement dit le modèle ne fait pas de différenciation entre les différentes formes d'azote quant à leur assimilation par les algues. Cela peut être notamment une piste d'amélioration du modèle OD pour mieux reproduire les quotas en fonction de la nature chimique de la source. Cependant dans les masses d'eau des baies bretonnes les concentrations en ammonium sont en moyenne 6 fois inférieures à celles du nitrate, et n'est donc pas la forme préférentiellement absorbée par les algues pour leur croissance. Cette faible contribution relative de l'ammonium ne justifie pas forcément une étude sur la prise en compte d'une différence d'assimilation des formes d'azote par les ulves pour le modèle MARS3D-Ulves.



QUOTAS & BIOMASSE

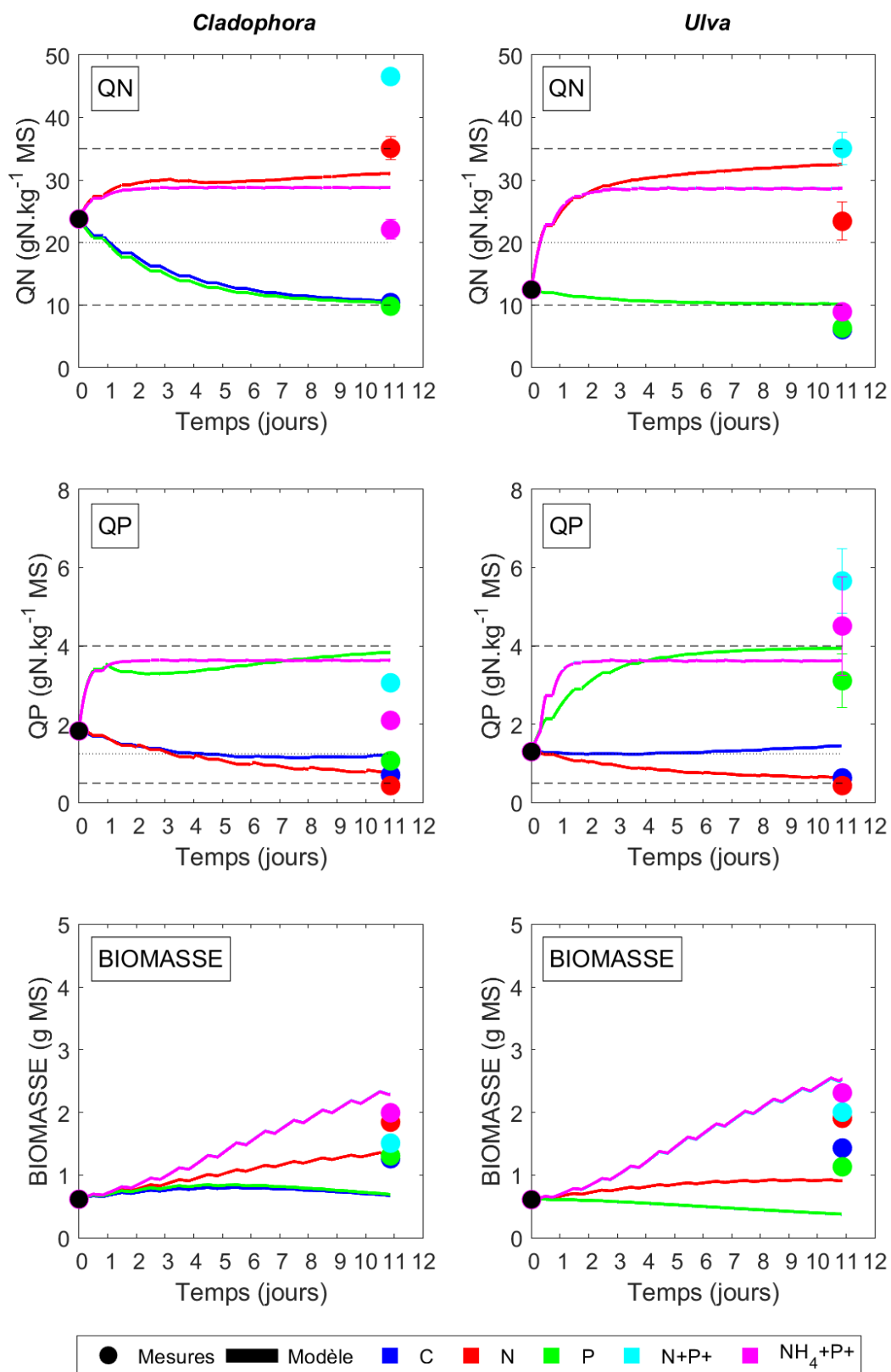


Figure 32: Biomasses et quotas simulés pour *Cladophora* et *Ulva* à partir des paramètres physiologiques du modèle MARS3D-Ulve.



QUOTAS & BIOMASSE

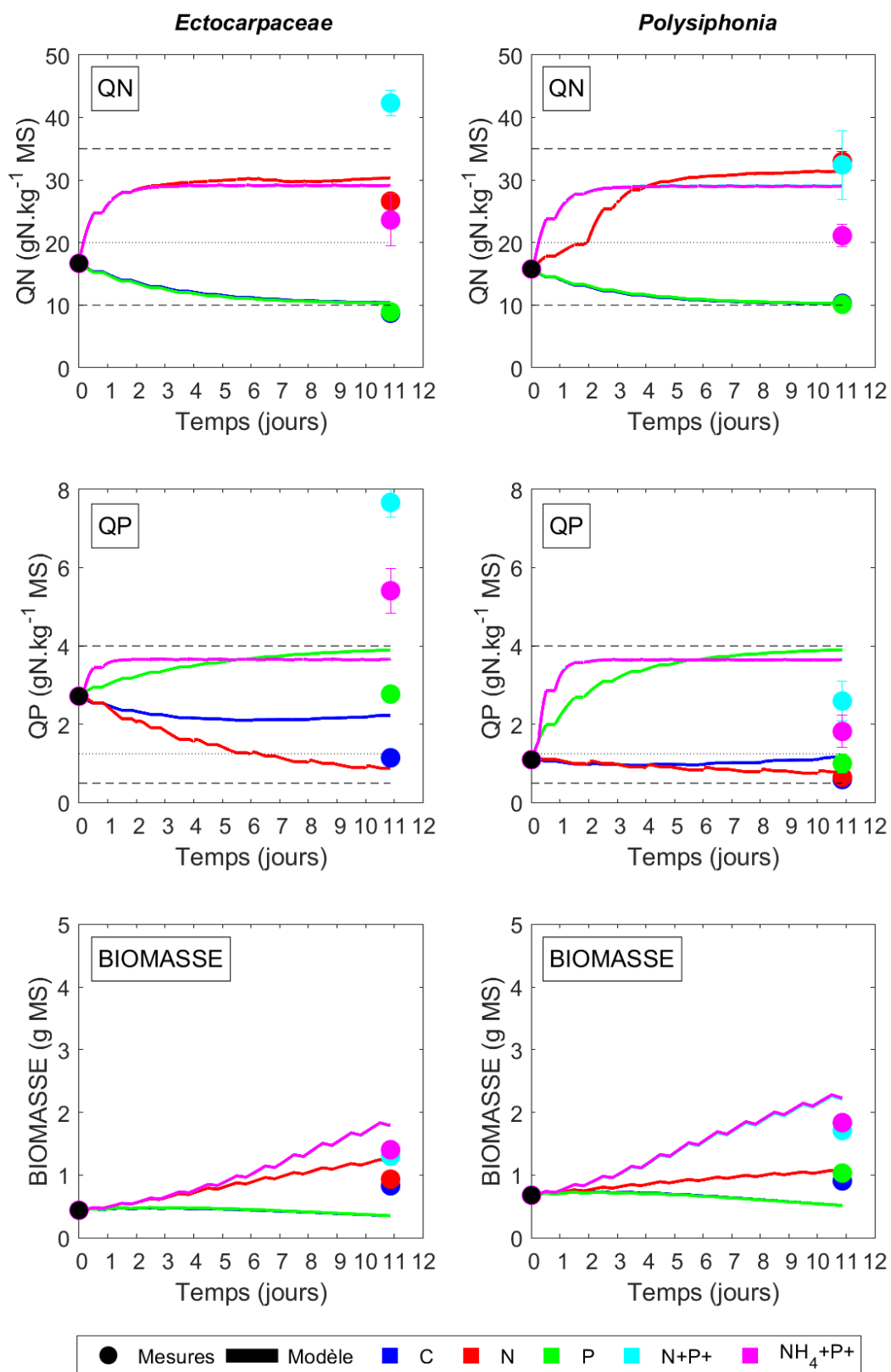


Figure 33: Biomasses et quotas simulés pour *Ectocarpaceae* et *Polysiphonia* à partir des paramètres physiologiques du modèle MARS3D-Ulve.



QUOTAS & BIOMASSE

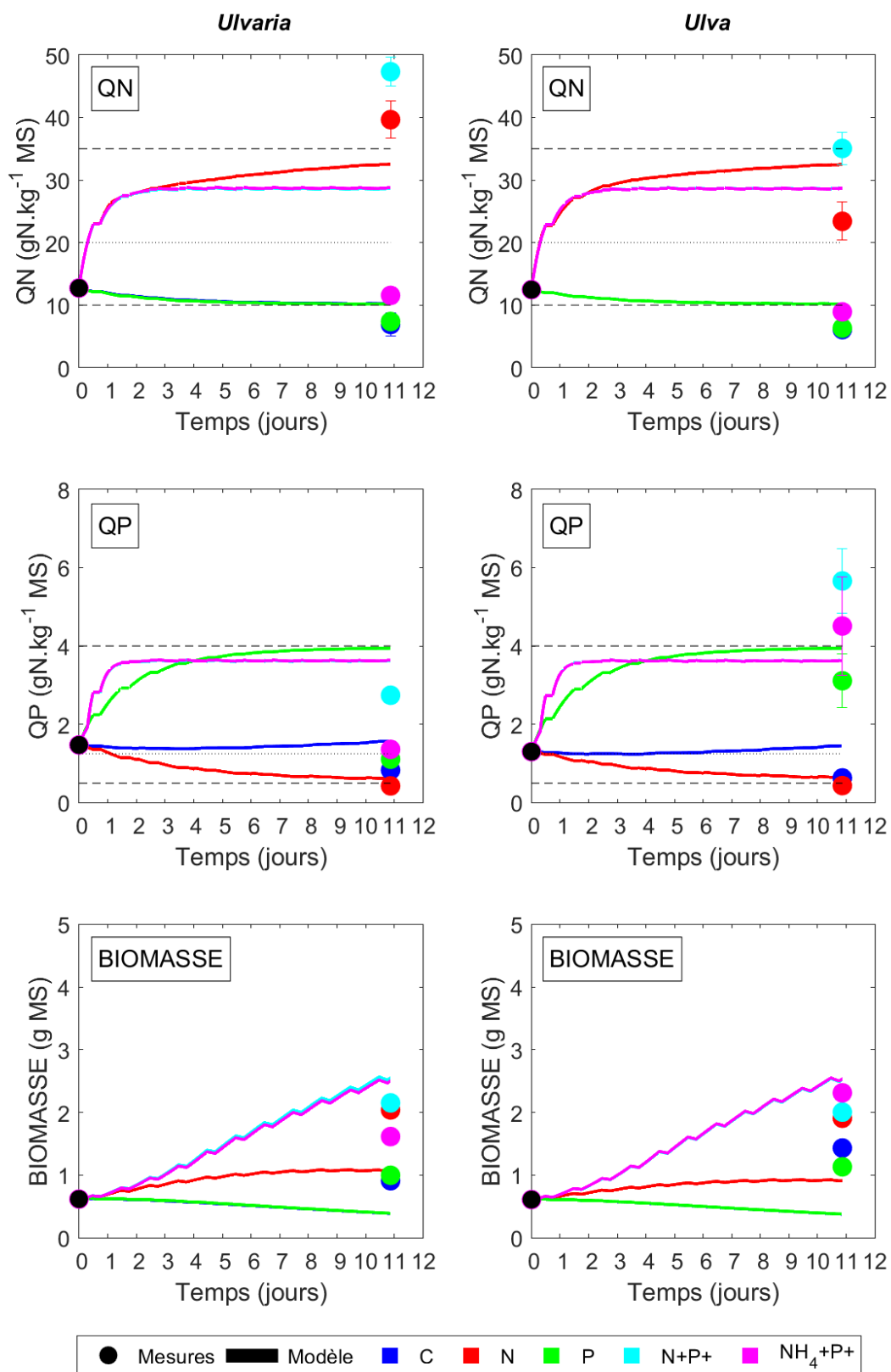


Figure 34: Biomasses et quotas simulés pour *Ulvaria* et *Ulva* à partir des paramètres physiologiques du modèle MARS3D-Ulve.



2.3. Couplage du module *Pylaiella* au modèle MARS3D-Ulves et application en baie de Saint Brieuc

En baie de Saint-Brieuc où prolifère depuis plusieurs années l'algue brune *Pylaiella littoralis*, le CEVA a envisagé dans le cadre de ce programme d'appliquer le nouveau module *Pylaiella* mis au point en OD au moyen de la version tridimensionnelle du modèle MARS3D-Ulves. L'objectif étant de valider la calibration du module sur des années récentes qui ont été concernées par des proliférations de *Pylaiella littoralis* et/ou *Polysiphonia* spp.

Le site de Saint Brieuc a été retenu pour la disponibilité de différentes données de forçages du modèle (bathymétrie, données de flux, données météorologiques ...) via le projet PLAV2_modélisation en cours et financé par la MIRE (couplage du modèle littoral MARS3D-Ulves avec le modèle agro-hydrologique TNT2). A ce jour, les premiers travaux d'intégration du module de croissance de l'algue brune *Pylaiella littoralis* au modèle MARS3D ont été initiés mais n'ont pu être finalisés suite à différents blocages survenus lors du lancement du modèle Mars3D-Ulves. Les développements identifiés nécessitent de mettre en place d'autres actions dans le cadre d'une opérationnalisation du modèle permettant non seulement la simulation de la croissance d'*Ulva* en prenant en compte la croissance de *Pylaiella littoralis* mais également les interactions avec le phytoplancton et le zooplancton pour l'accès aux nutriments.



3. Conclusion

La compilation des différents paramètres physiologiques des algues issus de données de la littérature et obtenues à partir de conditions hétérogènes d'expérimentations ne permet pas d'obtenir une interprétation cohérente des différences observées entre le modèle et les mesures.

Cependant, ces travaux ont permis de montrer la capacité du jeu de paramètres MARS3D-Ulves ; obtenus et calibrés tout au long des dizaines d'années d'observations *in-situ* et d'expérimentations sur le genre *Ulva* ; à reproduire les biomasses et les quotas sur les autres espèces d'algues étudiés.

Dans le cadre de la modélisation spécifique de la croissance des « autres algues proliférantes », ces résultats montrent la nécessité de disposer comme pour *Ulva*, d'un jeu de données robuste. En effet, renforcer le jeu de données permettrait d'écarter des données de la littérature issues d'expériences aux conditions expérimentales peu ou pas comparables aux nôtres et ainsi disposer de données homogènes et représentatives de nos montages expérimentaux.



BIBLIOGRAPHIE

- Brodie, Juliet; Maggs, Christine A.; John, David M.; Blomster, Jaanika (2007) Green seaweeds of Britain and Ireland : British Phycological Society.
- Brodie, Juliet.; Maggs, Christine A.; John, D. M.; Blomster, Jaanika.; Society, British Phycological (2007) The green seaweeds of Britain and Ireland. [Great Britain] : British Phycological Society.
- Cambridge, M. L.; Breeman, A. M.; van den Hoek, C. (1990) Temperature responses limiting the geographical distribution of two temperate species of *Cladophora* (Cladophorales; Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean. In : *Phycologia*, vol. 29, n° 1, p. 74–85. DOI: 10.2216/i0031-8884-29-1-74.1.
- Campbell, S. (2001) Ammonium requirements of fast-growing ephemeral macroalgae in a nutrient-enriched marine embayment (Port Phillip Bay, Australia). In : *Marine Ecology - Progress Series*, vol. 209, p. 99–107. DOI: 10.3354/meps209099.
- Dalsgaard, T.; Krause-Jensen, D. (2006) Monitoring nutrient release from fish farms with macroalgal and phytoplankton bioassays. In : *Aquaculture*, vol. 256, n° 1-4, p. 302–310. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2006.02.047.
- Fortes, M. D.; Lüning, K. (1980) Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. In : *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, vol. 34, n° 1, p. 15–29. DOI: 10.1007/BF01983538.
- Garcia, Nicole; Oriol, Louise (2015) Analyse automatique des nutriments NO₂ - NO₃ - PO₄ - Si(OH)₄ dans l'eau de mer. Protocole national SOMLIT Sels nutritifs. SOMLIT, éd.
- Gordon, D. M.; Birch, P. B.; McComb, A. J. (1980) The effect of light temperature and salinity on photosynthetic rates of an estuarine cladophora. In : *Botanica Marina*, vol. 23, p. 749–755. En ligne : https://researchrepository.murdoch.edu.au/id/eprint/23978/1/photosynthetic_rates_of_an_estuarine_cladophora.pdf.
- Hamel, Gontran (1985) *Phéophycées de France*. [Reprod.]. Leiden : IDC.
- Hoffmann, William A.; Poorter, Hendrik (2002) Avoiding bias in calculations of relative growth rate. In : *Annals of botany*, vol. 90, n° 1, p. 37–42. DOI: 10.1093/aob/mcf140.
- Loiseaux-de Goër, Susan; Noailles, Marie-Claude (2008) *Algues de roscoff* : Éd. de la Station biologique de Roscoff.
- Lotze, Heike K.; Schramm, Winfrid (2000) Ecophysiological traits explain species dominance patterns in macroalgal blooms. In : *Journal of Phycology*, vol. 36, n° 2, p. 287–295. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2000.99109.x.
- Maggs, Christine A.; Hommersand, Max H. (2013) *Seaweeds of the British Isles. Volume 1, Rhodophyta. Part 3A, Ceramiales*. Exeter : Pelagic Publishing in association with the Natural History Museum.
- Müller, D. G.; Küpper, F. C.; Küpper, H. (1999) Infection experiments reveal broad host ranges of *Eurychasma dicksonii* (Oomycota) and *Chytridium polysiphoniae* (Chytridiomycota), two eukaryotic parasites in marine brown algae (Phaeophyceae). In : *Phycological Research*, vol. 47, n° 3, p. 217–223. DOI: 10.1046/j.1440-1835.1999.00165.x.
- Nelson, Timothy; Lee, D.; Gregg, Bridget; Prins, R. (2003) Are 'Green TIDES' Harmful Algal Blooms? Allelopathic Properties of Extracts from *Ulva Fenestrata* and *Ulvaria Obscura*. In : *Journal of Phycology*, vol. 38, p. 28–29. DOI: 10.1046/j.1529-8817.38.s1.82.x.



- Noailles, M. C. (1995) Les espèces de *Cladophora* (Chlorophyta) les plus communes des côtes Nord-Finistère, région de Roscoff en particulier (France). In : Cahiers de biologie marine, vol. 36, p. 81.
- Paalme, Tiina (2005) Nuisance brown macroalga *Pilayella littoralis*: primary production, decomposition and formation of drifting algal mats. Tallinn : TLÜ Kirjastus.
- Perrot, Thierry; Rossi, Nadège; Ménesguen, Alain; Dumas, Franck (2014a) Modelling green macroalgal blooms on the coasts of Brittany, France to enhance water quality management. In : Journal of Marine Systems, vol. 132, p. 38–53. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2013.12.010.
- Perrot, Thierry; Rossi, Nadège; Ménesguen, Alain; Dumas, Franck (2014b) Modelling green macroalgal blooms on the coasts of Brittany, France to enhance water quality management. In : Journal of Marine Systems, vol. 132, p. 38–53. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2013.12.010.
- Pomeroy, W. M.; Stockner, J. G. (1976) Effects of Environmental Disturbance on the Distribution and Primary Production of Benthic Algae on a British Columbia Estuary. In : Journal of the Fisheries Research Board of Canada, vol. 33, n° 5, p. 1175–1187. DOI: 10.1139/f76-148.
- Salovius, S.; Bonsdorff, E. (2004) Effects of depth, sediment and grazers on the degradation of drifting filamentous algae (*Cladophora glomerata* and *Pilayella littoralis*). In : Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, vol. 298, n° 1, p. 93–109. DOI: 10.1016/j.jembe.2003.08.006.
- Tan, I. H.; Blomster, J.; Hansen, G.; Leskinen, E.; Maggs, C. A.; Mann, D. G. et al. (1999) Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*. In : Molecular Biology and Evolution, vol. 16, n° 8, p. 1011–1018. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026190.
- Thybo-Christesen, Mette; Rasmussen, Michael Bo; Blackburn, T. Henry (1993) Nutrient fluxes and growth of *Cladophora sericea* in a shallow Danish bay. In : Marine Ecology Progress Series, vol. 100, n° 3, p. 273–281.
- Tocher, R. D.; Craigie, J. S. (1966) Enzymes of marine algae. II. Isolation and identification of 3-hydroxytyramine as the phenolase substrate in *Monostroma fuscum*. In : Canadian Journal of Botany, vol. 44, n° 5, p. 605–608. DOI: 10.1139/b66-072.
- van Alstyne, Kathryn L.; Anderson, Katie J.; Winans, Amanda K.; Gifford, Sue-Ann (2011) Dopamine release by the green alga *Ulvaria obscura* after simulated immersion by incoming tides. In : Marine Biology, vol. 158, n° 9, p. 2087–2094. DOI: 10.1007/s00227-011-1716-5.
- van Alstyne, Kathryn L.; Nelson, Amarah V.; Vyvyan, James R.; Cancilla, Devon A. (2006) Dopamine functions as an antiherbivore defense in the temperate green alga *Ulvaria obscura*. In : Oecologia, vol. 148, n° 2, p. 304–311. DOI: 10.1007/s00442-006-0378-3.
- Villares, R.; Carballeira, A. (2004) Nutrient limitation in macroalgae (*Ulva* and *Enteromorpha*) from the Rias Baixas (NW Spain). In : Marine Ecology-pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I, vol. 25, n° 3, p. 225–243.

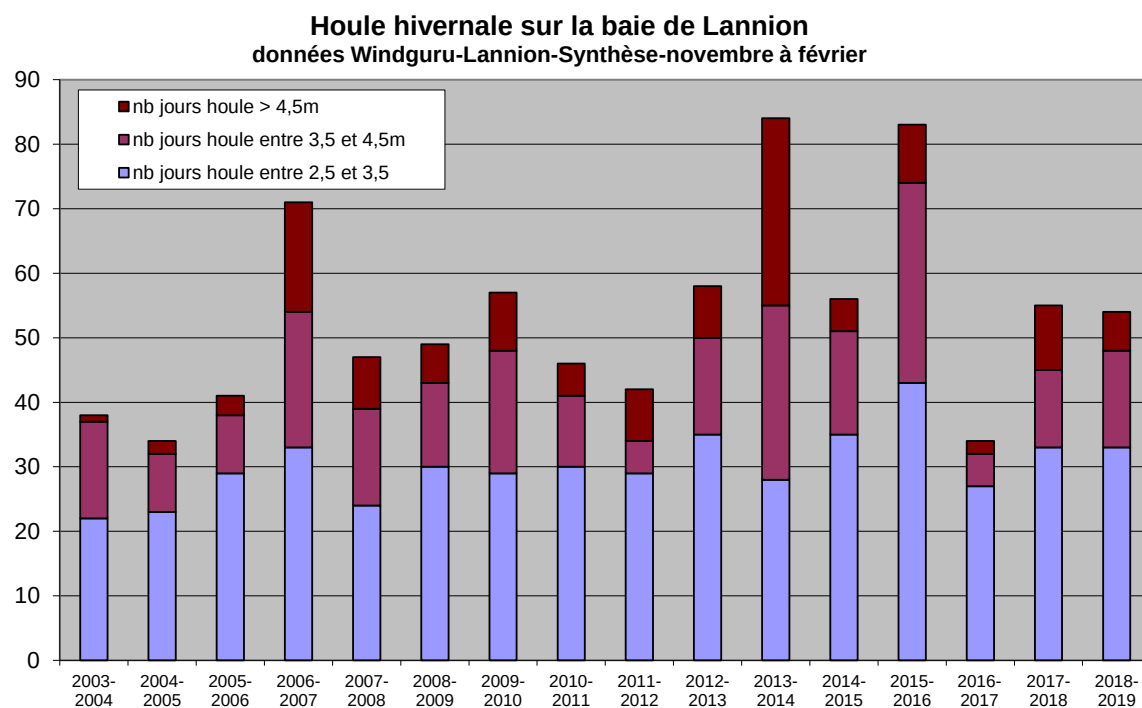


Annexes

ANNEXE 1. ACTION1 – DONNEES WINGDURU DE LA FREQUENCE DE HOULE HIVERNALE (NOVEMBRE-FEVRIER) EN BAIE DE LANNION DE 2003 A 2019.	87
ANNEXE 2. ACTION1 – DONNEES D'ENSOLEILLEMENT MENSUEL (EN NOMBRE D'HEURES) EN BAIES DE DINARD, SAINT-BRIEUC ET QUIMPER DE 2013 A 2019.	88
ANNEXE 3. DONNEES MENSUELLES DE TEMPERATURE DE L'EAU DE 2002 A 2019 MESUREE A LA STATION SOMLIT ASTAN SITUÉE A ROSCOFF.	89
ANNEXE 4. EXPERIMENTATION 1 – SUIVI DES CONDITIONS D'INCUBATION (TEMPERATURE, INTENSITE LUMINEUSE, PH, SALINITE, TENEUR EN DIOXYGENE) AU COURS DES 12 JOURS D'EXPERIENCE POUR <i>ECTOCARPUS</i> SP.	90
ANNEXE 5. EXPERIMENTATION 1 – SUIVI DES CONDITIONS D'INCUBATION (TEMPERATURE, INTENSITE LUMINEUSE, PH, SALINITE, TENEUR EN DIOXYGENE) AU COURS DES 12 JOURS D'EXPERIENCE POUR <i>CLADOPHORA</i> SP.	92
ANNEXE 6. EXPERIMENTATION 1 – SUIVI DES CONDITIONS D'INCUBATION (TEMPERATURE, INTENSITE LUMINEUSE, PH, SALINITE, TENEUR EN DIOXYGENE) AU COURS DES 12 JOURS D'EXPERIENCE POUR <i>POLYSIPHONIA</i> SP.	94
ANNEXE 7. EXPERIMENTATION 1 – SUIVI DES CONDITIONS D'INCUBATION (TEMPERATURE, INTENSITE LUMINEUSE, PH, SALINITE, TENEUR EN DIOXYGENE) AU COURS DES 12 JOURS D'EXPERIENCE POUR <i>ULVARIA</i> SP.	96
ANNEXE 8. EXPERIMENTATION 1 – SUIVI DES CONDITIONS D'INCUBATION (TEMPERATURE, INTENSITE LUMINEUSE, PH, SALINITE, TENEUR EN DIOXYGENE) AU COURS DES 12 JOURS D'EXPERIENCE POUR <i>ULVA</i> SP.	98
ANNEXE 9. EXPERIMENTATION 1 – DONNEES DE TAUX DE CROISSANCE, DE QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES ET DE FIXATION D'AZOTE ET DE PHOSPHORE A T0 ET T12 POUR CHAQUE ESPECE ETUDIEE. LES LETTRES EN ITALIQUES CORRESPONDENT AUX RESULTATS DE L'ANALYSE STATISTIQUE DES ETENDUES MULTIPLES; CHAQUE LETTRE CORRESPONDANT A UN GROUPE DE DONNEES STATISTIQUEMENT IDENTIQUES A UN NIVEAU DE CONFIANCE DE 95%.	100
ANNEXE 10. EXPERIMENTATION 2 - DONNEES DE CONCENTRATIONS EN AMMONIUM, NITRATES ET ORTHOPHOSPHATES DE L'EAU DE MER POUR CHAQUE MILIEU D'INCUBATION TESTE ET AUX DIFFERENTS TEMPS DE SUIVI POUR <i>ECTOCARPUS</i> SP.	101
ANNEXE 11. EXPERIMENTATION 2 - DONNEES DE CONCENTRATIONS EN AMMONIUM, NITRATES ET ORTHOPHOSPHATES DE L'EAU DE MER POUR CHAQUE MILIEU D'INCUBATION TESTE ET AUX DIFFERENTS TEMPS DE SUIVI POUR <i>CLADOPHORA</i> SP.	104
ANNEXE 12. EXPERIMENTATION 2 - DONNEES DE CONCENTRATIONS EN AMMONIUM, NITRATES ET ORTHOPHOSPHATES DE L'EAU DE MER POUR CHAQUE MILIEU D'INCUBATION TESTE ET AUX DIFFERENTS TEMPS DE SUIVI POUR <i>POLYSIPHONIA</i> SP.	107
ANNEXE 13. EXPERIMENTATION 2 - DONNEES DE CONCENTRATIONS EN AMMONIUM, NITRATES ET ORTHOPHOSPHATES DE L'EAU DE MER POUR CHAQUE MILIEU D'INCUBATION TESTE ET AUX DIFFERENTS TEMPS DE SUIVI POUR <i>ULVARIA</i> SP.	110
ANNEXE 14. EXPERIMENTATION 2 - DONNEES DE CONCENTRATIONS EN AMMONIUM, NITRATES ET ORTHOPHOSPHATES DE L'EAU DE MER POUR CHAQUE MILIEU D'INCUBATION TESTE ET AUX DIFFERENTS TEMPS DE SUIVI POUR <i>ULVA</i> SP.	113
ANNEXE 15. EXPERIMENTATION 2 – DONNEES DE QUOTAS AZOTES (N) ET PHOSPHORES (P) A L'ISSUE DES 4H D'INCUBATION DANS CHAQUE MILIEU D'INCUBATION (C1-C7) ET POUR CHACUNE DES CINQ ALGUES ETUDIEES	116

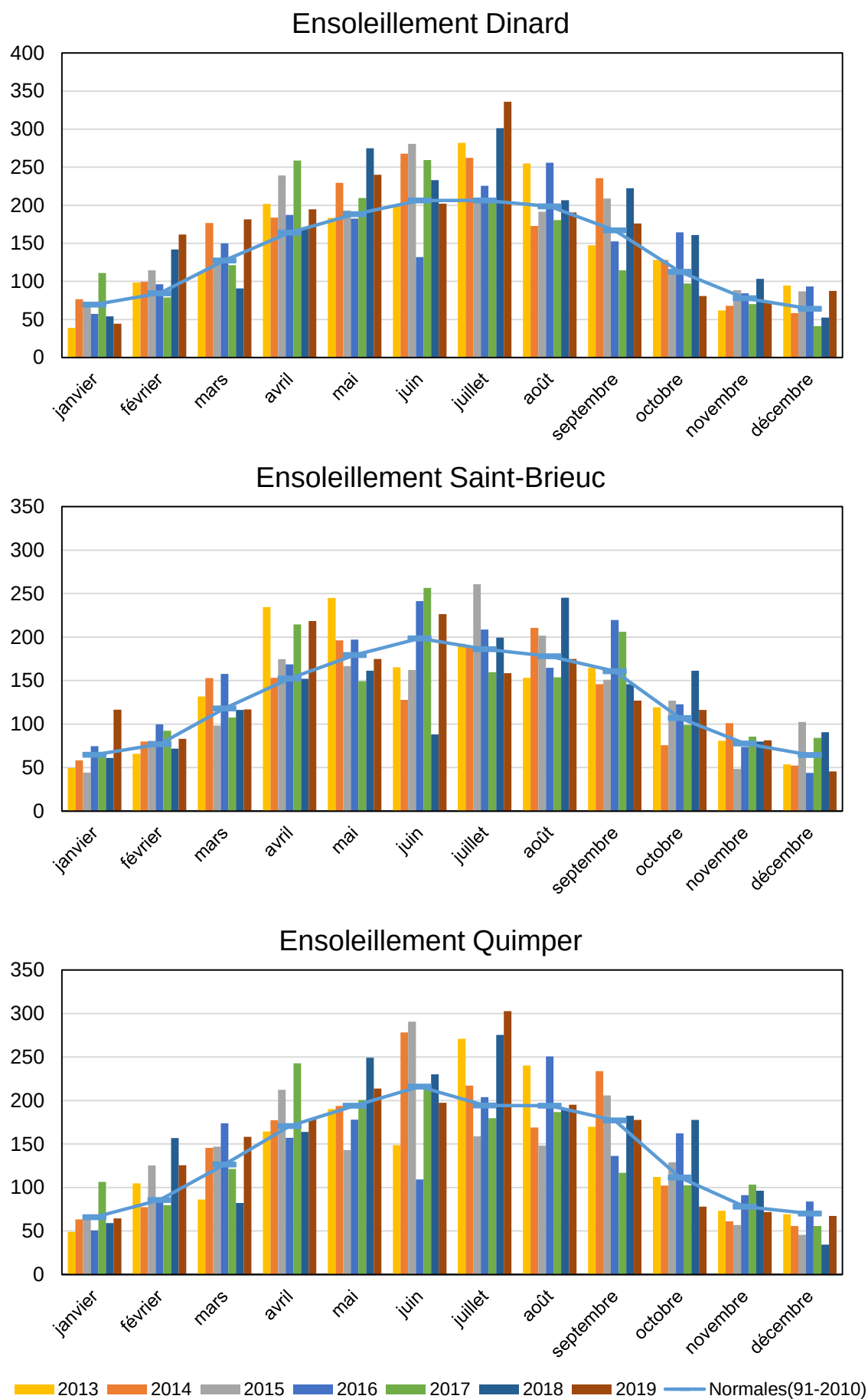


Annexe 1. Action1 – Données Wingduru de la fréquence de houle hivernale (novembre-février) en baie de Lannion de 2003 à 2019.



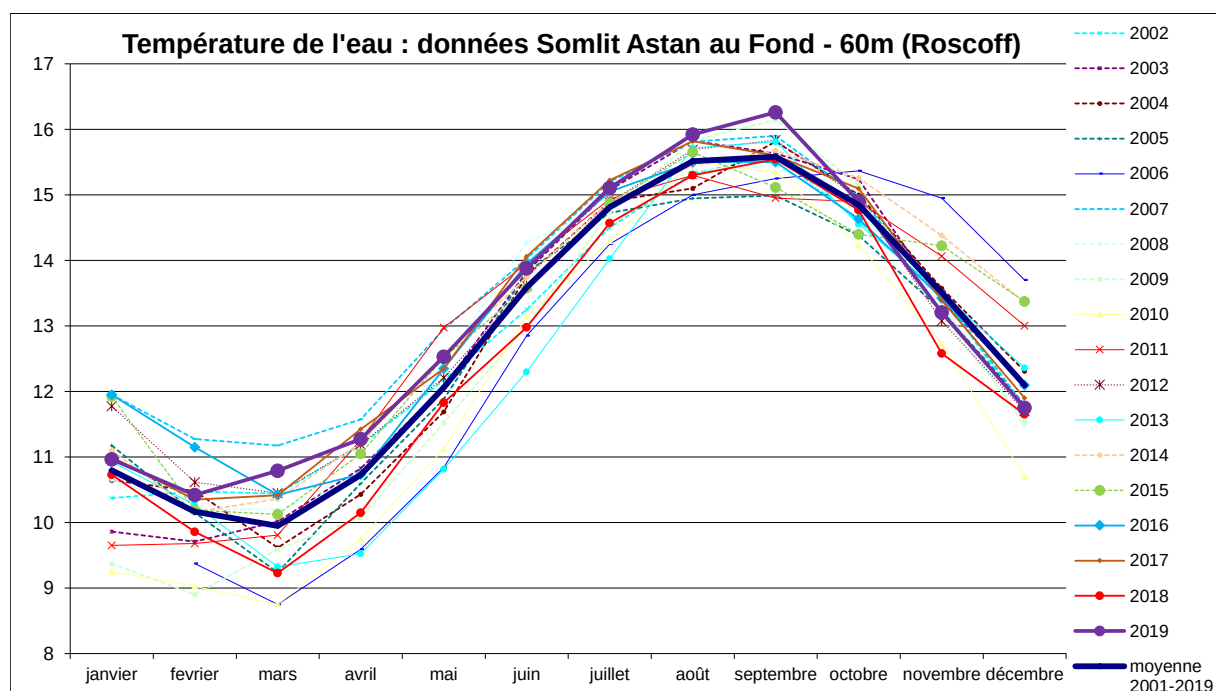


Annexe 2. Action1 – Données d'ensoleillement mensuel (en nombre d'heures) en baies de Dinard, Saint-Brieuc et Quimper de 2013 à 2019.





Annexe 3. Données mensuelles de température de l'eau de 2002 à 2019 mesurée à la station Somlit Astan située à Roscoff





Annexe 4. Expérimentation 1 – Suivi des conditions d'incubation (température, intensité lumineuse, pH, salinité, teneur en dioxygène) au cours des 12 jours d'expérience pour *Ectocarpus* sp.

Modalité	Réplicat	Date	Jour d'incubation	pH	Concentration en O ₂ (mg/L)	Température (°C)	Intensité lumineuse (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Salinité
Contrôle (sansenrichissement)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.34	6.80	16.2	83	34.9
		24/08/2018	4	8.08	9.20	16.0	80	34.9
		27/08/2018	7	8.15	7.14	15.6	88	34.9
		29/08/2018	9	8.18	9.60	15.7	83	34.9
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	7.16	16.1	89	34.9
		24/08/2018	4	8.19	9.43	15.6	88	34.9
		27/08/2018	7	8.15	7.88	15.6	88	34.9
		29/08/2018	9	8.19	9.16	15.7	81	34.9
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.20	6.70	16.3	83	34.7
		24/08/2018	4	8.20	9.50	15.6	82	34.7
		27/08/2018	7	8.18	7.96	15.5	78	34.7
		29/08/2018	9	8.18	9.40	15.6	80	34.7
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.57	7.95	16.3	81	34.8
		24/08/2018	4	8.33	9.58	15.6	86	34.8
		27/08/2018	7	8.20	8.80	16.0	82	34.8
		29/08/2018	9	8.15	9.00	15.7	85	34.8
Enrichissement nitrates (N+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.36	7.51	16.5	81	34.8
		24/08/2018	4	8.57	9.40	16.1	100	34.8
		27/08/2018	7	8.32	7.88	15.7	104	34.8
		29/08/2018	9	8.16	9.35	15.8	105	34.8
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.58	7.43	16.6	95	34.9
		24/08/2018	4	8.60	9.52	15.7	98	34.9
		27/08/2018	7	8.38	7.67	15.7	95	34.9
		29/08/2018	9	8.21	9.34	15.7	94	34.9
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.47	7.60	16.5	89	34.8
		24/08/2018	4	8.65	9.55	15.7	90	34.8
		27/08/2018	7	8.43	7.91	15.8	87	34.8
		29/08/2018	9	8.24	9.08	15.8	85	34.8
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.66	7.95	16.5	83	34.7
		24/08/2018	4	8.96	8.80	15.7	88	34.7
		27/08/2018	7	9.02	7.98	15.9	90	34.7
		29/08/2018	9	8.36	9.25	15.7	103	34.7
Enrichissement Phosphates (P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.34	7.50	16.8	92	34.8
		24/08/2018	4	8.10	9.30	16.0	106	34.8
		27/08/2018	7	8.17	7.55	15.9	103	34.8
		29/08/2018	9	8.20	9.48	16.0	107	34.8
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.47	7.22	16.7	95	34.8
		24/08/2018	4	8.19	8.99	15.9	99	34.8
		27/08/2018	7	8.31	7.69	15.9	97	34.8
		29/08/2018	9	8.20	9.28	16.0	99	34.8
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.55	8.10	16.6	95	34.8
		24/08/2018	4	8.17	9.10	15.9	90	34.8
		27/08/2018	7	8.28	8.84	15.9	90	34.8
		29/08/2018	9	8.21	8.77	16.0	87	34.8
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.75	7.99	16.8	88	34.9
		24/08/2018	4	8.12	9.10	15.9	85	34.9
		27/08/2018	7	8.23	7.65	16.0	99	34.9
		29/08/2018	9	8.17	9.48	15.9	96	34.9



Enrichissement nitrates et phosphates (N+P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.29	7.43	16.8	92	34.8
		24/08/2018	4	8.67	9.00	15.8	104	34.8
		27/08/2018	7	8.79	8.09	15.9	104	34.8
		29/08/2018	9	8.58	9.95	16.1	106	34.8
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.25	8.00	16.6	95	34.8
		24/08/2018	4	8.76	9.06	15.8	97	34.8
		27/08/2018	7	8.91	8.13	16.0	87	34.8
		29/08/2018	9	9.04	10.20	16.2	96	34.8
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.54	7.77	16.7	98	34.8
		24/08/2018	4	8.49	9.32	15.8	96	34.8
		27/08/2018	7	8.76	8.20	15.9	81	34.8
		29/08/2018	9	8.62	9.79	16.3	84	34.8
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.42	7.73	17.0	90	34.9
		24/08/2018	4	8.57	9.09	15.8	86	34.9
		27/08/2018	7	8.88	8.01	16.2	90	34.9
		29/08/2018	9	9.08	8.08	16.7	94	34.9
Enrichissement ammonium (NH4+P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.04	8.85	16.8	91	34.8
		24/08/2018	4	8.29	9.05	16.0	108	34.8
		27/08/2018	7	8.13	10.28	16.1	105	34.8
		29/08/2018	9	8.70	9.83	16.3	104	34.8
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.34	7.89	16.8	93	34.8
		24/08/2018	4	8.53	8.96	15.9	100	34.8
		27/08/2018	7	8.96	8.08	16.0	95	34.8
		29/08/2018	9	8.80	9.23	16.2	97	34.8
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.80	7.30	16.9	98	34.7
		24/08/2018	4	8.58	8.69	15.9	91	34.7
		27/08/2018	7	8.90	8.13	16.1	85	34.7
		29/08/2018	9	8.86	9.16	16.3	80	34.7
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.35	7.63	16.9	84	34.8
		24/08/2018	4	8.41	9.35	15.9	89	34.8
		27/08/2018	7	8.75	8.63	16.1	91	34.8
		29/08/2018	9	8.83	9.33	16.5	95	34.8



Annexe 5. Expérimentation 1 – Suivi des conditions d'incubation (température, intensité lumineuse, pH, salinité, teneur en dioxygène) au cours des 12 jours d'expérience pour *Cladophora* sp.

Modalité	Réplicat	Date	Jour d'incubation	pH	Concentration en O ₂ (mg/L)	Température (°C)	Intensité lumineuse (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Salinité
Contrôle (sans enrichissement)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.55	7.02	17.4	69	34.8
		24/08/2018	4	8.16	8.72	17.3	80	
		27/08/2018	7	8.29	6.93	17.6	173	
		29/08/2018	9	8.24	8.72	17.4	76	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.70	7.02	17.0	65	34.7
		24/08/2018	4	8.30	8.35	17.0	76	
		27/08/2018	7	8.30	7.17	17.0	73	
		29/08/2018	9	8.20	9.23	17.0	69	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.50	8.14	17.0	66	34.8
		24/08/2018	4	8.30	8.89	17.0	68	
		27/08/2018	7	8.30	7.02	17.0	70	
		29/08/2018	9	8.20	8.97	17.0	68	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	8.18	17.0	65	34.9
		24/08/2018	4	8.30	8.62	17.0	83	
		27/08/2018	7	8.30	8.83	17.0	85	
		29/08/2018	9	8.40	8.36	17.0	64	
Enrichissement nitrates (N+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	7.43	17.0	90	34.8
		24/08/2018	4	8.50	9.10	17.0	104	
		27/08/2018	7	8.80	8.02	18.0	93	
		29/08/2018	9	8.80	8.26	18.0	105	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.70	7.90	18.0	94	34.8
		24/08/2018	4	8.80	8.60	17.0	98	
		27/08/2018	7	8.60	7.05	18.0	94	
		29/08/2018	9	8.40	7.98	17.0	92	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	7.38	18.0	78	34.8
		24/08/2018	4	8.50	8.80	17.0	86	
		27/08/2018	7	8.90	7.73	17.0	83	
		29/08/2018	9	8.60	8.91	17.0	85	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	7.36	17.0	93	34.8
		24/08/2018	4	8.40	8.60	17.0	99	
		27/08/2018	7	8.40	7.73	18.0	90	
		29/08/2018	9	8.70	7.80	18.0	95	
Enrichissement Phosphates (P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.80	7.82	18.0	107	34.7
		24/08/2018	4	8.40	8.71	17.0	113	
		27/08/2018	7	8.40	7.23	18.0	101	
		29/08/2018	9	8.30	9.63	18.0	108	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	7.54	18.0	100	34.8
		24/08/2018	4	8.30	8.80	17.0	102	
		27/08/2018	7	8.20	7.31	17.0	106	
		29/08/2018	9	8.20	9.11	17.0	101	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.50	8.76	18.0	95	34.8
		24/08/2018	4	8.20	8.81	17.0	95	
		27/08/2018	7	8.30	9.33	17.0		
		29/08/2018	9	8.30	9.18	17.0	95	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	7.20	18.0	94	34.9
		24/08/2018	4	8.20	8.31	17.0	98	
		27/08/2018	7	8.30	8.35	17.0	102	
		29/08/2018	9	8.50	8.48	17.0	106	



Enrichissement nitrates et phosphates (N+P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	7.35	18.0	113	34.8
		24/08/2018	4	8.30	9.10	17.0	115	
		27/08/2018	7	8.30	7.24	17.0	118	
		29/08/2018	9	8.30	9.85	18.0	123	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	7.44	18.0	100	34.7
		24/08/2018	4	8.40	9.00	17.0	100	
		27/08/2018	7	8.80	7.35	17.0	104	
		29/08/2018	9	8.30	9.78	17.0	115	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.70	8.44	18.0	99	34.7
		24/08/2018	4	8.40	9.70	17.0	94	
		27/08/2018	7	8.40	6.95	17.0	102	
		29/08/2018	9	8.30	8.98	17.0	114	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	7.20	18.0	88	34.8
		24/08/2018	4	8.50	8.94	17.0	106	
		27/08/2018	7	8.60	8.07	18.0	115	
		29/08/2018	9	8.30	7.75	18.0	105	
Enrichissement ammonium (NH4+P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.80	8.44	18.0	113	34.8
		24/08/2018	4	8.40	8.89	17.0	115	
		27/08/2018	7	8.70	9.22	17.0	112	
		29/08/2018	9	8.50	9.83	18.0	120	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.80	7.47	18.0	98	34.8
		24/08/2018	4	8.30	9.31	17.0	102	
		27/08/2018	7	8.60	7.41	17.0	105	
		29/08/2018	9	8.40	8.30	17.0	99	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.50	7.40	18.0	90	34.8
		24/08/2018	4	8.30	9.40	17.0	100	
		27/08/2018	7	8.90	7.55	17.0	114	
		29/08/2018	9	8.50	8.30	17.0	95	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.50	7.33	18.0	99	34.8
		24/08/2018	4	8.60	9.04	17.0	120	
		27/08/2018	7	9.50	9.91	18.0	114	
		29/08/2018	9	8.50	8.21	18.0	111	



Annexe 6. Expérimentation 1 – Suivi des conditions d'incubation (température, intensité lumineuse, pH, salinité, teneur en dioxygène) au cours des 12 jours d'expérience pour *Polysiphonia* sp.

Modalité	Réplicat	Date	Jour d'incubation	pH	Concentration en O ₂ (mg/L)	Température (°C)	Intensité lumineuse (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Salinité
Contrôle (sans enrichissement)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.22	6.95	17.6	101	34.9
		24/08/2018	4	8.26	9.02	17.2	115	
		27/08/2018	7	8.16	7.04	17.2	110	
		29/08/2018	9	8.21	8.99	17.5	119	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	7.03	18.0	101	34.9
		24/08/2018	4	8.20	9.17	17.0	98	
		27/08/2018	7	8.20	7.64	17.0	103	
		29/08/2018	9	8.20	9.58	17.0	108	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	7.22	18.0	78	34.8
		24/08/2018	4	8.20	9.16	17.0	97	
		27/08/2018	7	8.20	7.26	17.0	105	
		29/08/2018	9	8.20	9.16	17.0	99	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	6.84	18.0	81	34.7
		24/08/2018	4	8.50	9.71	17.0	107	
		27/08/2018	7	8.20	7.31	17.0	115	
		29/08/2018	9	8.20	9.33	17.0	115	
Enrichissement nitrates (N+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.20	7.01	18.0	82	34.8
		24/08/2018	4	8.40	8.50	17.0	86	
		27/08/2018	7	8.30	7.14	17.0	95	
		29/08/2018	9	8.10	9.25	18.0	102	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.20	8.26	18.0	72	34.9
		24/08/2018	4	8.40	9.27	17.0	77	
		27/08/2018	7	8.20	8.97	17.0	90	
		29/08/2018	9	8.10	9.07	17.0	95	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	7.44	18.0	65	34.8
		24/08/2018	4	8.30	9.20	17.0	69	
		27/08/2018	7	8.20	7.13	17.0	95	
		29/08/2018	9	8.10	9.10	17.0	91	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	6.86	18.0	67	34.8
		24/08/2018	4	8.30	9.22	17.0	60	
		27/08/2018	7	8.80	6.31	18.0	90	
		29/08/2018	9	8.10	8.97	1.4	101	
Enrichissement Phosphates (P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.60	7.40	18.0	100	34.9
		24/08/2018	4	8.50	8.95	18.0	108	
		27/08/2018	7	8.60	7.46	18.0	102	
		29/08/2018	9	8.70	9.67	18.0	114	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	7.66	18.0	92	34.8
		24/08/2018	4	8.30	9.10	17.0	100	
		27/08/2018	7	8.30	7.25	18.0	94	
		29/08/2018	9	8.20	9.08	17.0	101	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	7.03	18.0	89	34.8
		24/08/2018	4	8.20	9.21	17.0	99	
		27/08/2018	7	8.30	7.62	18.0	90	
		29/08/2018	9	8.20	9.45	17.0	100	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.20	6.89	18.0	70	34.9
		24/08/2018	4	8.20	8.81	17.0	86	
		27/08/2018	7	8.30	8.97	18.0	71	
		29/08/2018	9	8.20	9.22	18.0	70	



Enrichissement nitrates et phosphates (N+P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.41	7.75	18.2	105	34.9
		24/08/2018	4	8.48	9.25	17.5	97	
		27/08/2018	7	9.06	9.60	17.7	110	
		29/08/2018	9	8.98	10.17	17.5	108	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	7.67	18.0	99	34.8
		24/08/2018	4	8.50	9.41	17.0	100	
		27/08/2018	7	9.00	10.15	18.0	105	
		29/08/2018	9	8.80	10.02	17.0	100	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.50	8.10	18.0	95	34.8
		24/08/2018	4	8.50	9.48	17.0	107	
		27/08/2018	7	8.90	7.38	18.0	95	
		29/08/2018	9	8.80	9.90	17.0	105	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.50	7.72	18.0	81	34.8
		24/08/2018	4	8.60	9.12	17.0	87	
		27/08/2018	7	9.00	8.11	18.0	64	
		29/08/2018	9	8.90	9.85	18.0	87	
Enrichissement ammonium (NH4+P+)	1	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	8.68	18.0	109	34.8
		24/08/2018	4	8.40	8.89	18.0	115	
		27/08/2018	7	8.90	9.53	18.0	107	
		29/08/2018	9	8.80	8.05	18.0	110	
	2	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.30	7.24	18.0	95	34.9
		24/08/2018	4	8.30	9.05	17.0	97	
		27/08/2018	7	8.70	7.55	18.0	119	
		29/08/2018	9	8.70	10.00	17.0	99	
	3	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.40	7.27	18.0	92	34.8
		24/08/2018	4	8.40	9.70	18.0	98	
		27/08/2018	7	8.90	7.99	18.0	105	
		29/08/2018	9	8.70	9.63	17.0	97	
	4	20/08/2018	0					
		22/08/2018	2	8.20	6.92	18.0	76	34.9
		24/08/2018	4	8.40	9.25	18.0	87	
		27/08/2018	7	8.70	8.06	18.0	87	
		29/08/2018	9	8.70	9.05	18.0	79	



Annexe 7. Expérimentation 1 – Suivi des conditions d'incubation (température, intensité lumineuse, pH, salinité, teneur en dioxygène) au cours des 12 jours d'expérience pour *Ulvaria* sp.

Modalité	Réplicat	Date	Jour d'incubation	pH	Concentration en O ₂ (mg/L)	Température (°C)	Intensité lumineuse (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Salinité
Contrôle (sans enrichissement)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	101	35.3
		27/05/2019	4	8.6	10.0	17.4	113	35.7
		29/05/2019	6	8.3	8.9	17.4	119	35.7
		31/05/2019	8	8.2	9.4	17.5	112	34.6
		03/06/2019	11	8.0	9.7	17.2	107	35.5
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	89	35.3
		27/05/2019	4	8.1	9.6	17.4	118	35.9
		29/05/2019	6	8.2	9.7	17.4	107	35.9
		31/05/2019	8	8.2	9.4	17.4	110	34.6
		03/06/2019	11	8.0	9.7	17.2	109	35.6
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	80	35.3
		27/05/2019	4	8.1	9.6	17.4	84	36.0
		29/05/2019	6	8.2	9.1	17.4	92	35.8
		31/05/2019	8	8.1	9.4	17.3	85	35.6
		03/06/2019	11	8.0	9.7	17.2	93	35.6
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	81	35.3
		27/05/2019	4	7.9	9.6	17.4	92	36.3
		29/05/2019	6	8.2	9.6	17.4	90	36.0
		31/05/2019	8	8.1	9.4	17.2	90	35.7
		03/06/2019	11	8.0	9.6	17.2	96	35.8
Enrichissement nitrates (N+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	120	35.3
		27/05/2019	4	8.6	10.0	17.4	128	35.9
		29/05/2019	6	8.5	10.0	17.4	124	35.9
		31/05/2019	8	8.5	9.5	17.3	120	34.3
		03/06/2019	11	8.5	10.1	17.2	134	35.5
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	110	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.8	17.4	126	36.0
		29/05/2019	6	8.4	9.7	17.4	127	35.5
		31/05/2019	8	8.4	9.7	17.3	112	35.6
		03/06/2019	11	8.5	10.0	17.2	126	35.5
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	107	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.8	17.3	91	36.0
		29/05/2019	6	8.3	10.0	17.4	96	35.8
		31/05/2019	8	8.3	9.6	17.3	101	35.6
		03/06/2019	11	8.4	9.9	17.2	107	35.6
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	99	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.8	17.3	102	36.0
		29/05/2019	6	8.3	10.0	17.4	116	35.9
		31/05/2019	8	8.3	9.6	17.2	107	35.6
		03/06/2019	11	8.4	10.1	17.2	112	35.6
Enrichissement Phosphates (P+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.6	140	35.3
		27/05/2019	4	8.3	9.5	17.5	131	35.8
		29/05/2019	6	8.2	9.7	17.5	138	35.7
		31/05/2019	8	8.2	9.0	17.3	131	35.6
		03/06/2019	11	8.1	9.5	17.2	141	35.6
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	130	35.3
		27/05/2019	4	8.2	9.6	17.5	132	35.9
		29/05/2019	6	8.2	9.8	17.4	135	35.8
		31/05/2019	8	8.2	9.1	17.3	129	35.6
		03/06/2019	11	8.1	9.7	17.2	123	35.6
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	110	35.3
		27/05/2019	4	8.9	11.4	17.5	99	35.7
		29/05/2019	6	8.2	9.8	17.5	109	35.9
		31/05/2019	8	8.2	9.0	17.2	111	35.6
		03/06/2019	11	8.1	9.7	17.2	114	35.5
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	100	35.3
		27/05/2019	4	8.3	9.7	17.5	115	35.8
		29/05/2019	6	8.2	9.9	17.5	116	35.8
		31/05/2019	8	8.2	9.6	17.2	107	35.5
		03/06/2019	11	8.1	9.7	17.2	114	35.5



Enrichissement nitrates et phosphates (N+P+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	130	35.3
		27/05/2019	4	8.7	10.2	17.3	130	35.9
		29/05/2019	6	8.6	10.1	17.4	144	35.9
		31/05/2019	8	8.6	9.8	17.3	135	35.8
		03/06/2019	11	8.5	10.0	17.2	133	35.7
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	120	35.3
		27/05/2019	4	8.9	10.5	17.3	130	35.7
		29/05/2019	6	9.0	10.7	17.4	128	35.8
		31/05/2019	8	9.1	9.9	17.3	125	35.7
		03/06/2019	11	8.9	10.0	17.2	137	35.5
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	98	35.3
		27/05/2019	4	8.5	9.8	17.3	96	35.9
		29/05/2019	6	8.5	10.1	17.4	112	35.9
		31/05/2019	8	8.5	9.8	17.2	110	35.7
		03/06/2019	11	8.4	9.9	17.2	103	35.6
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	100	35.3
		27/05/2019	4	8.6	10.1	17.3	111	35.9
		29/05/2019	6	8.6	10.4	17.4	115	35.8
		31/05/2019	8	8.7	9.8	17.2	112	35.6
		03/06/2019	11	8.7	10.0	17.2	111	35.5
Enrichissement ammonium (NH4+P+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	120	35.3
		27/05/2019	4	8.9	10.1	17.4	126	35.7
		29/05/2019	6	8.9	10.3	17.4	143	35.6
		31/05/2019	8	8.9	9.8	17.3	135	35.5
		03/06/2019	11	8.6	9.7	17.2	134	35.4
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	101	35.3
		27/05/2019	4	9.4	11.3	17.4	130	35.6
		29/05/2019	6	9.2	11.0	17.4	124	35.6
		31/05/2019	8	9.1	15.2	17.4	126	35.4
		03/06/2019	11	9.2	10.3	17.2	120	35.4
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	103	35.3
		27/05/2019	4	8.5	10.0	17.4	92	35.7
		29/05/2019	6	8.7	10.4	17.4	106	35.7
		31/05/2019	8	8.8	11.0	17.4	97	35.5
		03/06/2019	11	8.8	10.2	17.2	102	35.5
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.1	98	35.3
		27/05/2019	4	8.3	9.7	17.4	105	36.4
		29/05/2019	6	8.3	9.9	17.4	114	36.0
		31/05/2019	8	8.4	9.5	17.2	100	35.6
		03/06/2019	11	8.2	9.8	17.2	109	35.7



Annexe 8. Expérimentation 1 – Suivi des conditions d'incubation (température, intensité lumineuse, pH, salinité, teneur en dioxygène) au cours des 12 jours d'expérience pour *Ulva* sp.

Modalité	Réplicat	Date	Jour d'incubation	pH	Concentration en O ₂ (mg/L)	Température (°C)	Intensité lumineuse (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Salinité
Contrôle (sans enrichissement)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	110	35.3
		27/05/2019	4	8.5	9.6	17.2	120	35.9
		29/05/2019	6	8.7	9.9	17.3	118	35.7
		31/05/2019	8	8.2	9.4	17.3	116	35.6
		03/06/2019	11	8.2	9.5	17.2	120	35.6
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	100	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.7	17.3	107	36.9
		29/05/2019	6	8.3	9.8	17.3	108	36.2
		31/05/2019	8	8.2	9.3	17.1	105	36.0
		03/06/2019	11	8.2	9.6	17.2	108	35.7
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	95	35.3
		27/05/2019	4	9.7	11.1	17.3	80	37.3
		29/05/2019	6	8.9	10.4	17.3	96	36.3
		31/05/2019	8	8.5	9.5	17.1	85	36.0
		03/06/2019	11	8.9	13.7	17.2	91	35.5
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	100	35.3
		27/05/2019	4	6.8	9.6	17.3	102	37.9
		29/05/2019	6	8.3	9.7	17.3	109	36.7
		31/05/2019	8	8.2	9.4	17.0	100	36.1
		03/06/2019	11	8.2	9.7	17.2	108	35.9
Enrichissement nitrates (N+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	100	35.3
		27/05/2019	4	8.6	9.9	17.3	92	36.2
		29/05/2019	6	8.4	9.7	17.4	93	35.8
		31/05/2019	8	8.3	9.4	17.2	97	35.6
		03/06/2019	11	8.3	9.8	17.2	92	35.6
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	90	35.3
		27/05/2019	4	8.7	10.0	17.3	90	35.9
		29/05/2019	6	8.4	9.9	17.4	94	35.9
		31/05/2019	8	8.3	9.5	17.2	95	35.7
		03/06/2019	11	8.3	9.9	17.2	84	35.6
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	88	35.3
		27/05/2019	4	9.5	10.5	17.3	67	35.7
		29/05/2019	6	9.4	10.4	17.4	82	35.7
		31/05/2019	8	8.9	9.8	17.2	85	35.6
		03/06/2019	11	8.3	9.8	17.2	70	35.6
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	17.0	88	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.6	17.3	87	36.6
		29/05/2019	6	8.3	9.7	17.4	97	36.3
		31/05/2019	8	8.3	9.6	17.2	94	35.9
		03/06/2019	11	8.3	9.6	17.2	80	35.8
Enrichissement Phosphates (P+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.8	130	35.3
		27/05/2019	4	8.5	9.7	17.3	112	35.9
		29/05/2019	6	8.3	9.8	17.3	132	35.7
		31/05/2019	8	8.3	9.2	17.2	122	35.6
		03/06/2019	11	8.2	9.6	17.2	123	35.5
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.8	110	35.3
		27/05/2019	4	8.3	9.6	17.3	111	35.9
		29/05/2019	6	8.3	9.7	17.3	108	35.8
		31/05/2019	8	8.2	9.1	17.2	107	35.5
		03/06/2019	11	8.1	9.6	17.2	82	35.6
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.8	99	35.3
		27/05/2019	4	8.6	9.8	17.3	87	35.9
		29/05/2019	6	8.4	9.7	17.3	102	35.7
		31/05/2019	8	8.2	9.2	17.2	101	35.5
		03/06/2019	11	8.2	9.6	17.2	82	35.5
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.8	97	35.3
		27/05/2019	4	8.6	9.9	17.3	102	35.8
		29/05/2019	6	8.5	10.0	17.3	108	35.7
		31/05/2019	8	8.4	9.3	17.2	99	35.5
		03/06/2019	11	8.2	9.8	17.2	101	35.5



Enrichissement nitrates et phosphates (N+P+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.7	140	35.3
		27/05/2019	4	9.6	9.6	17.4	135	35.6
		29/05/2019	6	9.8	9.8	17.1	139	35.6
		31/05/2019	8	9.0	9.0	17.2	141	35.5
		03/06/2019	11	8.9	9.9	17.2	134	35.4
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.7	120	35.3
		27/05/2019	4	9.4	10.2	17.4	114	35.7
		29/05/2019	6	9.0	9.9	17.1	114	35.7
		31/05/2019	8	8.8	9.7	17.2	116	35.6
		03/06/2019	11	8.4	9.7	17.2	111	35.5
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.7	110	35.3
		27/05/2019	4	8.5	9.8	17.4	99	36.1
		29/05/2019	6	8.5	9.9	17.1	113	35.9
		31/05/2019	8	8.4	9.7	17.1	102	35.6
		03/06/2019	11	8.3	9.8	17.2	103	35.7
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.7	110	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.7	17.4	110	36.3
		29/05/2019	6	8.3	9.7	17.1	117	35.9
		31/05/2019	8	8.3	9.6	17.1	112	35.6
		03/06/2019	11	8.3	9.7	17.2	112	35.8
Enrichissement ammonium (NH4+P+)	1	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.5	140	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.8	17.3	142	36.0
		29/05/2019	6	8.4	9.9	17.0	144	35.8
		31/05/2019	8	8.3	9.2	17.1	138	35.6
		03/06/2019	11	8.3	9.6	17.2	138	35.7
	2	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.5	120	35.3
		27/05/2019	4	8.6	9.9	17.3	127	35.8
		29/05/2019	6	8.6	10.1	17.0	123	35.8
		31/05/2019	8	8.6	9.7	17.1	125	35.6
		03/06/2019	11	8.5	9.7	17.2	105	35.5
	3	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.5	110	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.8	17.3	87	36.1
		29/05/2019	6	8.4	9.9	17.0	112	36.0
		31/05/2019	8	8.4	9.8	17.1	102	35.6
		03/06/2019	11	8.4	9.8	17.2	115	35.5
	4	24/05/2019	0	8.2	9.0	16.5	110	35.3
		27/05/2019	4	8.4	9.7	17.3	108	36.1
		29/05/2019	6	8.4	9.9	17.0	108	35.9
		31/05/2019	8	8.4	9.4	17.1	106	35.6
		03/06/2019	11	8.3	9.7	17.2	112	35.7



Annexe 9. Expérimentation 1 – Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d’azote et de phosphore à T0 et T12 pour chaque espèce étudiée. Les lettres en italiques correspondent aux résultats de l’analyse statistique des étendues multiples; chaque lettre correspondant à un groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95%.

Modalité	Algues	Nombre de répliquats	Comparaison des taux de croissance		Comparaison des quantités d'azote fixé		Comparaison des quantités de phosphore fixé		Comparaison des quantités d'azote fixé		Comparaison des quantités de phosphore fixé	
			Moyenne (%)	Groupe homogène	Moyenne (g/100g MS)	Groupe homogène	Moyenne (g/100g MS)	Groupe homogène	Moyenne (mg)	Groupe homogène	Moyenne (mg)	Groupe homogène
T0	<i>Ectocarpus</i> sp.	4			1.83	b	0.272	e				
	<i>Cladophora</i> sp.	4			2.61	c	0.183	d				
	<i>Polysiphonia</i> sp.	4			1.73	b	0.110	a				
	<i>Ulvaria</i> sp.	4			1.47	a	0.147	c				
	<i>Ulva</i> sp.	4			1.44	a	0.130	b				
C	<i>Ectocarpus</i> sp.	4	5.76	bc	0.96	b	0.156	b	-0.13	bc	-0.25	a
	<i>Cladophora</i> sp.	4	6.57	c	1.14	c	0.070	a	-1.62	ab	-0.23	a
	<i>Polysiphonia</i> sp.	4	3.90	ab	1.13	c	0.059	a	0.26	bc	-0.21	a
	<i>Ulvaria</i> sp.	4	3.17	a	0.80	a	0.083	a	-2.28	a	-0.20	a
	<i>Ulva</i> sp.	4	7.21	c	0.72	a	0.063	a	0.81	c	0.05	b
N+	<i>Ectocarpus</i> sp.	4	6.87	b	2.93	a	0.105	c	19.31	a	0.90	b
	<i>Cladophora</i> sp.	4	10.02	c	3.82	b	0.044	a	54.76	c	0.28	ab
	<i>Polysiphonia</i> sp.	4	1.89	a	3.62	b	0.065	b	16.30	a	0.29	ab
	<i>Ulvaria</i> sp.	4	10.51	c	4.45	c	0.043	a	81.11	d	0.11	ab
	<i>Ulva</i> sp.	4	9.90	c	2.80	a	0.044	a	43.94	b	2.63	c
P+	<i>Ectocarpus</i> sp.	4	4.93	a	0.98	c	0.277	b	-0.65	a	0.90	b
	<i>Cladophora</i> sp.	4	6.89	b	1.08	d	0.107	a	-1.82	a	0.28	ab
	<i>Polysiphonia</i> sp.	4	5.29	ab	1.11	d	0.100	a	1.52	b	0.29	ab
	<i>Ulvaria</i> sp.	4	3.57	a	0.85	b	0.111	a	-1.39	a	0.11	a
	<i>Ulva</i> sp.	4	4.77	a	0.74	a	0.311	b	-1.25	a	2.63	c
N+P+	<i>Ectocarpus</i> sp.	4	9.89	b	4.65	c	0.766	c	52.60	a	8.79	c
	<i>Cladophora</i> sp.	4	8.15	a	5.10	cd	0.306	a	61.10	ab	3.50	a
	<i>Polysiphonia</i> sp.	4	9.88	b	3.56	a	0.260	a	50.90	a	3.71	a
	<i>Ulvaria</i> sp.	4	10.34	b	5.47	d	0.274	a	107.70	c	4.88	b
	<i>Ulva</i> sp.	4	10.40	b	4.14	b	0.566	b	73.90	b	10.36	d
NH4+P+	<i>Ectocarpus</i> sp.	4	10.47	b	2.60	b	0.541	b	27.69	b	6.31	c
	<i>Cladophora</i> sp.	4	10.64	b	2.42	b	0.210	a	31.89	b	3.03	b
	<i>Polysiphonia</i> sp.	4	10.50	b	2.32	b	0.182	a	32.43	b	2.53	b
	<i>Ulvaria</i> sp.	4	7.90	a	1.37	a	0.136	a	12.05	a	1.20	a
	<i>Ulva</i> sp.	4	11.46	b	1.04	a	0.451	b	14.62	a	9.31	d



Annexe 10. Expérimentation 2 - Données de concentrations en ammonium, nitrates et orthophosphates de l'eau de mer pour chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi pour *Ectocarpus* sp.

Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
N+	0	R	0.6	0.42	1.3
		C1	0.63	<0.1	3.7
		C2	0.13	3.9	3.9
		C3	0.38	8.1	3.6
		C4	0.22	19	3.8
		C5	0.22	110	7.4
		C6	0.89	98	4.1
		C7	0.26	720	8.1
	30	R	1.4	0.12	0.91
		C1	<0.1	<0.1	3.7
		C2	0.17	<0.1	3.8
		C3	0.22	<0.1	3.6
		C4	0.34	8.7	3.7
		C5	0.36	36	3.5
		C6	0.11	91	4
		C7	<0.1	160	3.5
	60	R	1.4	0.12	0.85
		C1	<0.1	<0.1	3.6
		C2	<0.1	<0.1	3.6
		C3	0.25	<0.1	3.9
		C4	0.12	1.3	3.5
		C5	<0.1	27	3.7
		C6	0.18	80	3.4
		C7	0.13	150	3.2
	120	R	1	0.25	1.2
		C1	<0.1	<0.1	3.4
		C2	<0.1	<0.1	3.3
		C3	<0.1	<0.1	3.5
		C4	<0.1	<0.1	3.2
		C5	0.24	8.6	3.2
		C6	0.13	61	4.1
		C7	0.17	130	3
	180	R	1.3	0.33	0.87
		C1	0.17	<0.1	3.1
		C2	<0.1	<0.1	3.1
		C3	<0.1	<0.1	2.8
		C4	<0.1	<0.1	2.9
		C5	0.17	<0.1	4.7
		C6	0.11	44	2.9
		C7	0.26	110	2.6



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
NH ₄ ⁺	0	R	<0.1	0.18	0.35
		C1	0.24	<0.1	4.3
		C2	26	0.38	6.9
		C3	51	0.14	9.9
		C4	85	0.44	7.7
		C5	310	<0.1	9.2
		C6	640	0.45	11
		C7	560	<0.1	6.6
	15	R	150	<0.1	3.2
		C1	0.29	<0.1	3.7
		C2	<0.1	<0.1	3.5
		C3	0.75	<0.1	2.7
		C4	11	<0.1	2.7
		C5	62	<0.1	3.1
		C6	0.92	<0.1	0.31
		C7	360	<0.1	3.4
	30	R	1.3	<0.1	0.47
		C1	0.74	<0.1	3.5
		C2	1.6	<0.1	3.3
		C3	<0.1	<0.1	3.3
		C4	5.6	0.46	3.3
		C5	50	<0.1	3.6
		C6	130	<0.1	2.9
		C7	340	<0.1	3.3
	45	R	<0.1	<0.1	0.97
		C1	<0.1	<0.1	4.2
		C2	<0.1	<0.1	3.6
		C3	<0.1	<0.1	3.5
		C4	<0.1	<0.1	3.6
		C5	21	<0.1	3.5
		C6	77	<0.1	4
		C7	300	<0.1	3.6
	60	R	<0.1	<0.1	0.53
		C1	<0.1	<0.1	3.6
		C2	<0.1	<0.1	3.7
		C3	<0.1	<0.1	3.4
		C4	1.3	<0.1	3.1
		C5	16	<0.1	3.6
		C6	62	<0.1	4
		C7	270	<0.1	3.4
	120	R	<0.1	<0.1	0.54
		C1	<0.1	<0.1	3.2
		C2	<0.1	<0.1	3.8
		C3	<0.1	<0.1	3
		C4	<0.1	<0.1	3.3
		C5	3.3	<0.1	3.4
		C6	45	<0.1	3.4
		C7	250	<0.1	3.5



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
P+	0	R	0.28	<0.1	1
		C1	0.21	<0.1	0.51
		C2	72	50	3.8
		C3	69	48	6.6
		C4	72	49	15
		C5	130	150	23
		C6	82	68	33
	60	R	6.6	0.46	1.6
		C1	0.39	<0.1	0.61
		C2	34	45	3.6
		C3	36	43	6.5
		C4	27	44	13
		C5	28	40	19
		C6	28	43	36
	120	R	0.9	0.22	1
		C1	0.21	<0.1	0.77
		C2	18	41	3.8
		C3	19	39	6.5
		C4	13	41	13
		C5	12	37	19
		C6	14	41	32
	240	R	0.83	0.21	1.3
		C1	0.29	<0.1	0.48
		C2	7.1	35	3.7
		C3	6.9	36	6.7
		C4	4.1	37	13
		C5	3.1	34	19
		C6	3.2	37	33



Annexe 11. Expérimentation 2 - Données de concentrations en ammonium, nitrates et orthophosphates de l'eau de mer pour chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi pour *Cladophora* sp.

Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
N+	0	R	0.85	<0.1	0.75
		C1	0.39	<0.1	3.9
		C2	0.26	4.3	3.7
		C3	0.4	11	3.7
		C4	0.56	21	3.8
		C5	0.57	51	3.8
		C6	0.5	100	3.8
		C7	0.66	190	3.7
	30	R	0.76	<0.1	4
		C1	1	<0.1	3.5
		C2	0.91	<0.1	3.5
		C3	1.1	0.18	4
		C4	0.19	6.8	3.8
		C5	0.28	38	3.5
		C6	0.15	88	3.5
		C7	0.23	170	4.1
	60	R	0.76	<0.1	0.72
		C1	0.28	<0.1	3.2
		C2	0.39	<0.1	2.9
		C3	0.35	<0.1	3.2
		C4	0.57	0.48	3.5
		C5	0.41	25	3.2
		C6	0.69	79	4
		C7	0.81	160	3.3
	120	R	1.2	0.16	0.96
		C1	0.5	<0.1	3.3
		C2	0.41	<0.1	3.6
		C3	<0.1	<0.1	3
		C4	<0.1	<0.1	3.1
		C5	0.21	2	3
		C6	0.19	50	3.1
		C7	0.1	140	3.3
	180	R	1.6	0.29	3.3
		C1	0.15	<0.1	2.9
		C2	0.34	<0.1	3.2
		C3	0.2	<0.1	2.9
		C4	1.1	<0.1	2.7
		C5	1.8	<0.1	2.7
		C6	0.11	30	2.7
		C7	0.92	120	2.8



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
NH ₄ ⁺	0	R	0.96	<0.1	1.2
		C1	0.21	<0.1	0.34
		C2	6.4	<0.1	3.8
		C3	14	<0.1	4
		C4	29	<0.1	3.9
		C5	74	<0.1	3.6
		C6	170	<0.1	4.2
		C7	390	<0.1	3.7
	15	R	1	<0.1	1.1
		C1	0.51	2.2	1.5
		C2	1.5	<0.1	3.8
		C3	1.4	<0.1	3.5
		C4	8.5	<0.1	4.2
		C5	42	<0.1	3.6
		C6	88	<0.1	3.7
		C7	300	<0.1	3.8
	30	R	0.88	<0.1	0.87
		C1	1.4	<0.1	0.7
		C2	0.66	<0.1	3.6
		C3	0.46	<0.1	3.5
		C4	1.6	<0.1	3.6
		C5	17	<0.1	3.8
		C6	56	<0.1	3.6
		C7	250	<0.1	4
	45	R	0.83	0.11	0.78
		C1	0.33	<0.1	0.39
		C2	1.5	<0.1	3.6
		C3	0.1	<0.1	3.4
		C4	0.5	<0.1	3.6
		C5	4.6	<0.1	3.4
		C6	32	<0.1	3.6
		C7	190	<0.1	3.5
	60	R	1.1	<0.1	0.77
		C1	0.79	<0.1	0.38
		C2	0.52	<0.1	3.8
		C3	0.51	<0.1	3.7
		C4	0.39	<0.1	3.8
		C5	0.7	<0.1	3.5
		C6	16	<0.1	3.7
		C7	170	<0.1	3.5
	120	R	0.83	<0.1	1.1
		C1	0.34	<0.1	0.12
		C2	<0.1	<0.1	3.4
		C3	0.22	<0.1	3
		C4	0.22	<0.1	3.1
		C5	0.39	<0.1	3.1
		C6	0.7	<0.1	3.3
		C7	86	<0.1	3.6



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
P+	0	R	0.64	<0.1	0.81
		C1	0.41	<0.1	0.23
		C2	71	50	3.8
		C3	71	49	7.1
		C4	73	49	13
		C5	73	49	20
		C6	72	49	33
	60	R	0.92	<0.1	0.76
		C1	0.25	<0.1	0.14
		C2	2.7	46	4.1
		C3	2.2	44	6.7
		C4	4.3	44	13
		C5	1.9	42	20
		C6	2.6	40	32
	120	R	0.85	0.12	0.89
		C1	0.33	<0.1	0.42
		C2	0.28	37	3.4
		C3	1.4	33	7.1
		C4	0.69	34	13
		C5	0.64	28	19
		C6	0.66	25	32
	240	R	0.96	<0.1	0.84
		C1	0.26	<0.1	0.87
		C2	1.3	16	3.1
		C3	0.2	11	6.5
		C4	0.25	12	13
		C5	0.49	1.8	19
		C6	1.2	0.78	31



Annexe 12. Expérimentation 2 - Données de concentrations en ammonium, nitrates et orthophosphates de l'eau de mer pour chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi pour *Polysiphonia* sp.

Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
N+	0	R	1.2	<0.1	0.77
		C1	0.69	<0.1	0.48
		C2	0.64	4.4	3.8
		C3	0.52	11	3.8
		C4	0.94	21	3.8
		C5	0.79	52	3.8
		C6	0.54	110	3.8
		C7	0.68	210	3.9
	30	R	2	<0.1	1.2
		C1	1.2	<0.1	0.23
		C2	2.5	1.8	4.1
		C3	1.6	6.1	3.7
		C4	2	16	3.7
		C5	0.87	46	4.1
		C6	1.2	97	3.8
		C7	1.3	200	3.9
	60	R	1.6	<0.1	0.83
		C1	1.6	<0.1	0.24
		C2	0.55	0.28	3.6
		C3	0.17	3	3.5
		C4	0.39	12	3.5
		C5	0.29	42	3.6
		C6	0.43	93	3.8
		C7	0.92	200	3.9
	120	R	1.3	<0.1	0.87
		C1	0.17	2.7	0.16
		C2	0.52	<0.1	3.5
		C3	0.19	<0.1	3.4
		C4	0.17	6.8	3.1
		C5	0.21	35	3.4
		C6	0.31	86	3
		C7	0.21	190	2.9
	180	R	1.3	<0.1	0.82
		C1	0.2	<0.1	0.55
		C2	0.15	<0.1	2.6
		C3	0.47	<0.1	2.4
		C4	0.22	2.2	2.3
		C5	0.89	25	2.5
		C6	0.19	80	3.2
		C7	0.12	180	3.4



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
NH ₄ ⁺	0	R	1.4	<0.1	0.84
		C1	0.72	<0.1	0.21
		C2	6.8	<0.1	3.8
		C3	14	<0.1	4.5
		C4	26	<0.1	3.9
		C5	76	<0.1	3.8
		C6	170	<0.1	3.8
		C7	380	12	4.1
	15	R	2	<0.1	0.94
		C1	1.5	<0.1	0.28
		C2	2.1	<0.1	3.6
		C3	5.8	<0.1	4.3
		C4	19	<0.1	3.8
		C5	50	<0.1	3.8
		C6	160	<0.1	3.6
		C7	380	2.6	3.8
	30	R	1.3	<0.1	0.78
		C1	0.41	<0.1	0.25
		C2	1.4	<0.1	3.6
		C3	3	<0.1	3.6
		C4	13	<0.1	4.1
		C5	34	<0.1	3.8
		C6	150	<0.1	3.6
		C7	370	1.7	3.8
	45	R	1	<0.1	0.87
		C1	0.29	<0.1	0.2
		C2	1.1	<0.1	3.4
		C3	1.2	<0.1	4.6
		C4	8.7	<0.1	3.6
		C5	20	<0.1	4
		C6	130	0.58	3.7
		C7	350	1	3.8
	60	R	1.2	<0.1	0.93
		C1	0.33	<0.1	0.54
		C2	0.46	<0.1	3.6
		C3	0.77	<0.1	3.8
		C4	5.3	<0.1	3.6
		C5	13	<0.1	3.7
		C6	120	<0.1	3.7
		C7	330	0.2	3.7
	120	R	1	<0.1	0.84
		C1	0.36	<0.1	0.66
		C2	0.18	<0.1	4
		C3	0.55	<0.1	3.5
		C4	0.38	<0.1	3.5
		C5	<0.1	<0.1	3.3
		C6	71	<0.1	3.6
		C7	290	<0.1	3.7



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
P+	0	R	1.9	<0.1	0.75
		C1	0.75	<0.1	0.33
		C2	77	43	2.9
		C3	77	44	5.5
		C4	78	44	10
		C5	77	41	13
		C6	79	47	29
	60	R	3	0.28	0.84
		C1	0.53	<0.1	<0.1
		C2	41	45	3.7
		C3	36	45	6.5
		C4	42	41	11
		C5	39	45	19
		C6	46	41	26
	120	R	1.4	<0.1	0.75
		C1	0.5	<0.1	<0.1
		C2	22	38	3.1
		C3	24	40	5.1
		C4	24	43	10
		C5	28	43	17
		C6	25	43	25
	240	R	1	<0.1	0.72
		C1	0.41	<0.1	0.32
		C2	4.3	30	2.3
		C3	2.2	35	6.4
		C4	1.9	36	13
		C5	5.1	35	18
		C6	4.9	35	28



Annexe 13. Expérimentation 2 - Données de concentrations en ammonium, nitrates et orthophosphates de l'eau de mer pour chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi pour *Ulvaria* sp.

Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
N+	0	R	0.19	1.2	0.64
		C1	0.21	1.3	3.2
		C2	0.24	7	3.1
		C3	0.11	12	3.2
		C4	0.26	24	3.2
		C5	<0.1	55	3.2
		C6	<0.1	110	2.6
		C7	0.52	210	2.7
	30	R	1.9	3.3	0.46
		C1	<0.1	17	2.4
		C2	<0.1	8	1.2
		C3	<0.1	3.1	1.8
		C4	<0.1	14	2.5
		C5	0.16	44	3
		C6	0.66	92	3
		C7	<0.1	200	3
	60	R	0.96	6.1	0.65
		C1	1.1	31	2.5
		C2	<0.1	12	2.4
		C3	0.2	4.1	2.4
		C4	0.16	2.8	2.5
		C5	<0.1	32	2.6
		C6	0.48	74	2.6
		C7	0.19	180	2.5
	120	R	0.69	23	0.67
		C1	0.35	26	1.1
		C2	<0.1	2.8	1.3
		C3	0.11	1.1	1
		C4	0.92	2.7	0.83
		C5	0.55	3.5	0.77
		C6	<0.1	30	1.8
		C7	<0.1	130	1.1
	180	R	1	27	0.33
		C1	0.55	120	1.5
		C2	0.16	18	0.57
		C3	<0.1	9.4	0.95
		C4	<0.1	4.4	1.1
		C5	<0.1	1.6	1.3
		C6	<0.1	1.3	1.2
		C7	<0.1	84	0.96



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
NH ₄ ⁺	0	R	1.1	0.69	0.29
		C1	<0.1	0.49	2.5
		C2	3.7	0.46	2.1
		C3	6.3	0.9	2.7
		C4	14	0.75	3.2
		C5	33	0.47	3.4
		C6	70	0.56	3.2
		C7	170	0.79	3.2
	15	R	0.39	6.5	0.58
		C1	<0.1	59	3.2
		C2	1.9	21	2.9
		C3	4.1	31	3.1
		C4	4.6	8.1	3.6
		C5	21	2.1	3.2
		C6	51	4.5	3.1
		C7	130	3.3	2.2
	30	R	1.3	11	0.82
		C1	<0.1	59	3
		C2	0.78	7.2	2.6
		C3	3.7	11	2.6
		C4	1.8	9.8	2.7
		C5	9.5	2.3	2.3
		C6	39	0.86	2.2
		C7	99	2.4	2.2
	45	R	0.6	24	0.59
		C1	0.52	120	1.8
		C2	0.88	5.5	1.2
		C3	2.3	9.4	2.3
		C4	1.4	5	2.6
		C5	4.8	2.2	3
		C6	27	3.1	2.9
		C7	84	1.6	2.9
	60	R	0.69	27	0.55
		C1	<0.1	36	2.6
		C2	<0.1	12	2.6
		C3	0.87	4.7	2.6
		C4	0.34	1.2	2.4
		C5	1.7	0.68	2.7
		C6	20	2.1	2.6
		C7	71	0.27	1.8
	120	R	0.28	38	0.61
		C1	<0.1	26	1.7
		C2	<0.1	10	1.9
		C3	<0.1	2.6	1.7
		C4	<0.1	1.3	1.5
		C5	<0.1	2.7	1.8
		C6	1.3	0.94	2.3
		C7	27	0.21	2.1



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
P+	0	R	0.52	1.5	0.56
		C1	<0.1	57	0.2
		C2	0.17	56	3.2
		C3	0.2	55	5.7
		C4	0.59	59	13
		C5	0.27	56	19
		C6	<0.1	47	23
	60	R	1.2	5.4	0.42
		C1	<0.1	14	0.14
		C2	<0.1	27	1.5
		C3	<0.1	24	3.2
		C4	<0.1	9.6	8.1
		C5	<0.1	23	18
		C6	<0.1	17	18
	120	R	0.91	12	0.36
		C1	<0.1	5	0.19
		C2	<0.1	9.2	1.9
		C3	<0.1	7.4	4.9
		C4	0.29	<0.1	13
		C5	0.72	2.1	17
		C6	<0.1	0.51	28
	240	R	0.73	8.5	0.45
		C1	0.56	86	0.15
		C2	1.4	9.7	0.34
		C3	0.19	3.1	1.6
		C4	3.3	1.4	3.7
		C5	0.26	4.9	11
		C6	1.8	2.3	15



Annexe 14. Expérimentation 2 - Données de concentrations en ammonium, nitrates et orthophosphates de l'eau de mer pour chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi pour *Ulva* sp.

Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
N+	0	R	<0.1	2.6	0.73
		C1	<0.1	2.4	3.5
		C2	<0.1	6	2.2
		C3	<0.1	12	3.2
		C4	<0.1	18	2
		C5	<0.1	50	2.3
		C6	<0.1	91	2.7
		C7	<0.1	210	2.6
	30	R	0.11	4.9	0.7
		C1	<0.1	6.8	3.9
		C2	<0.1	3.8	3.3
		C3	0.46	4.1	2.2
		C4	<0.1	9.9	3.2
		C5	<0.1	40	3.1
		C6	<0.1	87	3.2
		C7	<0.1	190	3.2
	60	R	<0.1	5.2	0.82
		C1	<0.1	1	3.1
		C2	<0.1	0.2	2.9
		C3	<0.1	0.35	3.2
		C4	0.41	3.8	2.9
		C5	<0.1	20	2
		C6	<0.1	74	3
		C7	<0.1	160	3.1
	120	R	0.18	16	0.59
		C1	<0.1	18	1.7
		C2	<0.1	5	3.2
		C3	0.29	0.53	1.7
		C4	0.2	0.95	3.1
		C5	<0.1	3.5	2.3
		C6	<0.1	44	2.4
		C7	1.1	110	2.6
	180	R	0.38	22	0.54
		C1	<0.1	23	2.7
		C2	<0.1	0.51	2
		C3	1.2	2.9	1.6
		C4	<0.1	5.9	2.7
		C5	<0.1	4.2	3
		C6	<0.1	16	2.6
		C7	<0.1	78	2.8



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
NH ₄ ⁺	0	R	2	8.2	2.2
		C1	3.4	5.6	1.9
		C2	6.1	2.7	3.1
		C3	<0.1	15	0.48
		C4	12	1.5	3.2
		C5	33	0.44	3.2
		C6	66	2.4	3.4
		C7	170	2.5	3.1
	15	R	<0.1	23	0.74
		C1	<0.1	28	3.2
		C2	1.7	14	3.2
		C3	2.9	7.4	3.3
		C4	8.5	1.4	1.4
		C5	25	1.9	1.4
		C6	49	2.4	3.3
		C7	130	1.7	2
	30	R	0.17	34	0.61
		C1	1.1	28	2.3
		C2	0.58	13	3.6
		C3	2.8	1.4	1.9
		C4	4.3	3.1	2
		C5	14	3.4	2.8
		C6	36	2.6	1.8
		C7	89	1.8	2.1
	45	R	<0.1	62	0.95
		C1	<0.1	27	3.5
		C2	<0.1	8.3	3.5
		C3	0.7	1.9	3.5
		C4	2.9	2.5	2
		C5	6.6	2.2	3.1
		C6	28	3.2	2
		C7	76	3.6	2.4
	60	R	0.37	27	0.42
		C1	<0.1	31	3.6
		C2	<0.1	8.4	3.3
		C3	0.24	2.6	3.5
		C4	0.92	2.8	3.3
		C5	3.3	3.1	3.3
		C6	20	1.6	3.8
		C7	64	2.8	2.9
	120	R	0.31	60	0.34
		C1	<0.1	7.2	2.6
		C2	<0.1	3.1	3.3
		C3	<0.1	3.5	3
		C4	<0.1	2.3	3
		C5	<0.1	2	3.1
		C6	2.9	1.4	3.3
		C7	38	0.72	3.2



Modalité d'enrichissement	Temps d'incubation (minutes)	Niveau de concentration (C) / Référence (R)	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
P+	0	R	0.24	8.3	0.58
		C1	36	56	0.13
		C2	36	56	2.4
		C3	36	43	3
		C4	32	56	13
		C5	36	60	16
		C6	32	73	28
	60	R	<0.1	84	0.72
		C1	6.4	46	<0.1
		C2	7.6	52	3.4
		C3	5.8	38	5.7
		C4	2.7	36	13
		C5	2.8	44	18
		C6	4.7	56	29
	120	R	0.72	21	0.52
		C1	0.61	15	0.21
		C2	5.5	16	1.3
		C3	3.2	11	3.2
		C4	1.3	9.3	9.7
		C5	1.6	10	10
		C6	1.1	22	18
	240	R	<0.1	46	0.54
		C1	0.88	3.8	0.11
		C2	0.5	18	2.6
		C3	<0.1	3	3.3
		C4	<0.1	1.1	11
		C5	<0.1	2.5	18
		C6	0.19	0.88	18



Annexe 15. Expérimentation 2 – Données de quotas azotés (N) et phosphorés (P) à l'issue des 4h d'incubation dans chaque milieu d'incubation (C1-C7) et pour chacune des cinq algues étudiées

	Niveau de concentration	<i>Ectocarpus</i> sp.		<i>Cladophora</i> sp.		<i>Polysiphonia</i> sp.		<i>Ulvaria</i> sp.		<i>Ulva</i> sp.	
		Quotas N (g/100g de MS)	Quotas P (g/100g de MS)	Quotas N (g/100g de MS)	Quotas P (g/100g de MS)	Quotas N (g/100g de MS)	Quotas P (g/100g de MS)	Quotas N (g/100g de MS)	Quotas P (g/100g de MS)	Quotas N (g/100g de MS)	Quotas P (g/100g de MS)
Enrichissement en nitrates	C1	1.49	0.255	2.14	0.165	1.61	0.092	1.60	0.166	1.58	0.236
	C2	1.51	0.249	2.30	0.173	1.47	0.087	1.48	0.166	1.95	0.224
	C3	1.45	0.241	2.12	0.152	1.61	0.099	1.57	0.169	1.83	0.211
	C4	1.53	0.240	2.32	0.165	1.48	0.087	1.57	0.172	2.08	0.200
	C5	1.70	0.220	2.40	0.154	1.66	0.096	1.66	0.167	2.13	0.207
	C6	1.84	0.279	2.60	0.158	1.60	0.091	1.84	0.159	2.10	0.194
	C7	1.92	0.268	2.44	0.157	1.67	0.096	2.16	0.171	2.59	0.180
Enrichissement en ammonium	C1	1.47	0.261	2.20	0.148	1.68	0.117	1.61	0.161	2.07	0.202
	C2	1.53	0.261	2.21	0.152	1.66	0.095	1.49	0.156	2.10	0.194
	C3	1.71	0.284	2.41	0.157	1.71	0.093	1.52	0.159	1.84	0.175
	C4	1.68	0.252	2.35	0.154	1.79	0.102	1.54	0.157	1.75	0.190
	C5	2.18	0.249	2.78	0.172	1.86	0.108	1.58	0.150	2.19	0.188
	C6	2.46	0.263	2.78	0.151	1.94	0.101	1.92	0.166	2.27	0.225
	C7	2.99	0.270	3.44	0.162	2.17	0.101	2.30	0.171	2.46	0.221
Enrichissement en phosphates	C1	1.47	0.242	2.13	0.145	1.61	0.105	1.63	0.145	2.62	0.268
	C2	2.40	0.256	2.85	0.148	1.96	0.095	1.61	0.166	2.68	0.245
	C3	2.25	0.244	2.77	0.157	1.88	0.100	1.63	0.168	2.66	0.252
	C4	2.26	0.257	2.76	0.149	2.00	0.101	1.45	0.158	2.60	0.251
	C5	2.35	0.276	2.54	0.145	2.06	0.097	1.71	0.172	2.37	0.209
	C6	2.43	0.285	2.85	0.164	1.98	0.097	1.45	0.159	2.53	0.226

