

CENTRE D'ÉTUDE
& DE VALORISATION
DES ALGUES



ALGAE TECHNOLOGY
& INNOVATION
CENTRE

Compléments d'études sur les processus biologiques et sédimentologiques impliqués dans la marée verte (CIMAV P3, Volet 2)

Rapport final

Décembre 2024

Marine LASBLEIZ : Chef de projet Ecophysiologie et qualité de l'eau
Sébastien BOSC : Technicien environnement
Clément DANIEL : Ingénieur de projet Environnement
Anthony LE BRIS : Ingénieur de projet Environnement et Télédétection
Justine LOUIS : Cheffe de projet environnement marin
Sophie RICHIER : Responsable de Pôle EENV1



CEVA

The CEVA logo features a stylized, colorful graphic of a wave or a leaf-like shape in shades of blue, green, and red, positioned above the text 'CEVA'.



SOMMAIRE

FIGURES	1
TABLEAUX	2
CONTEXTE ET OBJECTIFS	3
METHODOLOGIE	5
1. CAMPAGNES DE PRELEVEMENT	5
1.1. <i>Sélection de la zone d'étude</i>	5
1.2. <i>Stratégie d'échantillonnage</i>	6
2. ACQUISITIONS DRONE	8
3. IDENTIFICATION TAXONOMIQUE	9
4. EXPERIMENTATIONS ECOPHYSIOLOGIQUES	10
5. RECHERCHE DE CORRELATIONS ENTRE LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET LES PROLIFERATIONS D'ULVES SUR LA VASIERE	11
5.1. <i>Compilation des données environnementales et biologiques</i>	11
5.2. <i>Analyses statistiques</i>	11
RESULTATS	12
1. CARACTERISATION DE L'EVOLUTION SURFACIQUE DES FRAGMENTS D'ALGUES VERTES EN PERIODE HIVERNALE	12
1.1. <i>Surface des fragments d'algues</i>	12
1.2. <i>Composition des biomasses d'ulves</i>	17
2. DETECTION DES MICROPROPAGULES	18
2.1. <i>Les cellules de reproduction</i>	18
2.1.1. Abondance	18
2.1.2. Identification taxonomique et contribution à l'abondance de germes	19
2.2. <i>Les micro-fragments d'ulves</i>	19
3. DETECTION DES PHENOMENES DE SPORULATION	21
4. DESCRIPTION DES PROLIFERATIONS D'ALGUES VERTES AU COURS DES SAISONS 2023 ET 2024.....	24
4.1. <i>Evolution des surfaces d'algues vertes échouées</i>	24
4.2. <i>Composition des biomasses algales</i>	24
4.3. <i>Evolution des quotas azotés et phosphorés des algues</i>	25
5. IDENTIFICATION DES FACTEURS DE CONTROLE DES PROLIFERATIONS D'ALGUES VERTES.....	25
5.1. <i>Compilation des paramètres</i>	25
5.2. <i>Analyse statistique</i>	28
DISCUSSION	29
1. DIVERSITE SPECIFIQUE SUR LA VASIERE DE CANTIZAC	29
2. IDENTIFICATION DES VECTEURS DE RECONDUCTION SUR LA PERIODE HIVERNALE	31
3. ROLE DES STOCKS RESIDUELS D'ULVES DANS L'INITIATION DU BLOOM AU PRINTEMPS	32
4. IDENTIFICATION DES FACTEURS DE CONTROLE DE LA DYNAMIQUE DE PROLIFERATION SUR LA VASIERE DE SENE-CANTIZAC... ..	33
5. IMPLICATION DANS LA GESTION DES MAREES VERTES	35
CONCLUSION & PERSPECTIVES	37
ANNEXE	43



FIGURES

- Figure 1. Couvertures d'ulves échouées observées de 2007 à 2012 dans la zone Nord-Est du Golfe du Morbihan. Localisation des sondes multi-paramètres de l'UBS / PNR du Golfe du Morbihan. 5
- Figure 2. Localisation des sites de prélèvement des échantillons de vase, d'eau de mer et de fragments d'algues vertes au cours de la campagne terrain du 30 janvier 2024. 7
- Figure 3. Exemple de chaîne de traitement Metashape..... 8
- Figure 4. Illustration de prises de vue à différents niveaux d'altitude (a : 49 m ; b :25 m ; c :10 m ; d : 8 m ; e : 8 m zoomé)..... 9
- Figure 5. Schéma du dispositif expérimental. EDM1-3 : échantillons d'eau de mer en trois points de la vasière, AG1-3 : échantillons de fragments d'ulves en trois points de la vasière, VASE1-6 : échantillons de vase en six points de la vasière..... 10
- Figure 6. Cartographie des surfaces d'algues vertes échouées au 14/12/2023 sur la vasière de Cantizac obtenue à partir d'images drone multispectrales. 13
- Figure 7. Cartographie des surfaces d'algues vertes échouées au 30/01/2024 sur la vasière de Cantizac obtenue à partir d'images drone multispectrales. 14
- Figure 8. Cartographie des surfaces d'algues vertes échouées au 27/02/2024 sur la vasière de Cantizac obtenue à partir d'images drone multispectrales. 15
- Figure 9. Evolution des surfaces d'algues vertes échouées sur la vasière de Cantizac sur la période hivernale ... 16
- Figure 10. Localisation des ulves par rapport à l'isobathe de 2 mètres. 16
- Figure 11. Photographies des fragments d'ulves prélevés en décembre 2023. La barre horizontale noire correspond à une échelle de 1 cm. 17
- Figure 12. Photographies des trois espèces d'ulves composant les biomasses d'ulves hivernales de décembre 2023 à février 2024. a : *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823) ; b : *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753) , c : *U. prolifera* (Müller 1778). La barre horizontale noire correspond à une échelle de 1 cm. 17
- Figure 13. Abondance de germes évaluée dans les échantillons d'eau de mer (a) et de vase (b) aux différents points de prélèvements sur la vasière (1-6). Les barres verticales correspondent aux écart-types (n = 3). 18
- Figure 14. Photographies des germes d'ulves détectés dans l'échantillon de vase prélevé au site 2 (a) et d'un germe isolé dans une boîte de Pétri (b). La barre noire correspond à une échelle de 1 cm 18
- Figure 15. Photographies des thalles issus du développement des germes d'ulves à l'issue des 68 jours d'incubation. a : *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753) , b : *U. prolifera* (Müller 1778), c : *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823). La barre noire horizontale correspond à une échelle de 1 cm. 19
- Figure 16. Composition des ulves issues de micro-fragments détectées dans les échantillons d'eau de mer (a) et de vase (b). 20
- Figure 17. Photographies des thalles détectés dans un des échantillons de vase (a) et composés d'amas de thalles filamenteux et tubulaires d'ulves (b) et de thalles en lame (c). 20
- Figure 18. Taux de croissance des ulves prélevés au niveau des sites 1, 4 et 6 à l'issue de 21 jours d'incubation. Les incubations ont été réalisées en triplicat pour chaque site. Les astérisques indiquent des phénomènes de sporulation, qui n'ont pas permis d'estimer le taux de croissance des ulves. 21



Figure 19. Photographies d'un des échantillons d'ulves qui s'est fragmenté dès le 5 ^e jour d'incubation (T5) au cours des 21 jours d'incubation aux conditions printanières (T0-T21).	21
Figure 20. Evolution morphologique des germes d' <i>U. pseudo-curvata</i> / <i>U. rigida</i> vers une forme en lame étoilée (a-j).	22
Figure 21. Evolution morphologique des germes d' <i>U. pseudo-curvata</i> / <i>U. rigida</i> vers une forme filamenteuse (a-f).	23
Figure 22. Evolution des surfaces d'algues vertes sur la vasière de Cantizac au cours des saisons 2023 et 2024 (d'avril à octobre).	24
Figure 23. Photographies des trois espèces d'ulves observées dans les biomasses d'ulves échouées au cours des saisons 2023-2024. a : <i>U. pseudo-curvata</i> (Koeman et Hoek 1981)/ <i>U. rigida</i> (Agardh, 1823) ; b : <i>U. intestinalis/linza</i> (Linnaeus 1753) , c : <i>U. prolifera</i> (Müller 1778).	24
Figure 24. Evolution saisonnière des quotas azotés (a) et phosphorés (b) des ulves prélevées au niveau du site 1 de mai à septembre (issus des suivis RCO/RCS). Les lignes pointillées correspondent aux quotas critique (Q ₁) et de subsistance (Q ₀).	25
Figure 25. Evolution saisonnière de la température des eaux de surface (a), des précipitations (b), de la durée d'ensoleillement (c) et du rayonnement global au cours des années 2023 et 2024. Les lignes grises correspondent aux normales saisonnières estimées de 2008-2022 pour la température de l'eau, de 1991 à 2022 pour la durée d'ensoleillement, le rayonnement global et les précipitations.	27
Figure 26. Evolution saisonnière du nombre de jours de vent modéré (7-10 m/s) et fort (>10 m/s) au cours des années 2023 et 2024. Les lignes grises correspondent aux normales saisonnières estimées de 2012 à 2022.	28
Figure 27. Projections des 8 variables (signification des intitulés détaillée dans le Tableau 4) selon les plans des dimensions 1x2 (a) et 1x3 (b) issues d'une analyse de composante principale comprenant 22 individus.	28
Figure 28. Diversité morphologique de spécimens d' <i>U. compressa</i> prélevés en mer de Wadden en septembre 2015 : (3) la morphologie holotype, (4) morphologie tubulaire et pseudo-foliacée, 5) la morphologie foliacée sans rhizoïde, (6) la forme foliacée avec rhizoïdes (tiré de Steinhagen et al. 2019).	30
Figure 29. Identification des vecteurs de reconduction sur une vasière type du Golfe du Morbihan et représentation schématique des mécanismes impliqués dans l'initiation du bloom d'algues vertes au printemps.	32
Figure 30. Photographies aériennes de la zone nord de la vasière de Séné-Cantizac aux mois d'octobre des années 2020 (a), 2021 (b), 2022 (c) et 2023 (d).	34

TABLEAUX

Tableau 1. Coordonnées GPS des six points de prélèvements.....	7
Tableau 2. Paramètres de vols effectués au cours des trois missions terrain	8
Tableau 3. Liste et description des paramètres météorologiques compilés de janvier 2023 à octobre 2024, et des données associées aux proliférations saisonnières (avril-octobre) de 2023 et 2024.	12
Tableau 4. Qualité de projection de chaque variable (cos ²) cumulée sur les trois dimensions (Dim.) successives et contribution respective à chacune des trois dimensions.	29



CONTEXTE ET OBJECTIFS

En complément du suivi des « marées vertes » sur le littoral breton, le CEVA mène, depuis 2007, des actions pour consolider, par méthodes expérimentales, les connaissances sur le fonctionnement écologique des blooms macro-algaux, sur les conditions de développement ainsi que sur les moyens de limitation des marées vertes. Ces actions, principalement inscrites dans le programme CIMAV P3, permettent également d'améliorer la précision de l'outil de modélisation écologique (MARS3D-Ulve) qui simule l'impact de scénarios de réduction de nitrates sur l'évolution de la prolifération d'ulves. Cet outil est aussi utilisé pour éclairer les gestionnaires de l'eau (SAGEs en particulier) dans la fixation des objectifs de limitation des concentrations et flux de nutriments.

À la demande des membres du COPIL des programmations CIMAV P1 et P3 2021 (Région Bretagne, Agence de l'eau Loire-Bretagne, CD22, CD35, CD56, CRESEB, Préfecture 22), le CEVA a rédigé une proposition de programmation qui détaille l'orientation des études CIMAV P3 envisagée sur les six prochaines années, dans l'optique de répondre aux objectifs de renforcement des jeux de données biologiques et écophysologiques destinées à l'opérationnalisation du modèle MARS3D-Ulve, et d'acquisition des connaissances des processus biologiques, hydrologiques et sédimentologiques impliqués dans les proliférations d'algues sur le littoral breton (cf. Proposition de programmation du CIMAV P3 sur six ans). Deux volets identifiés comme prioritaires ont été sélectionnés pour les années 2023-2024 :

1. Poursuivre la caractérisation des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates des ulves pour une troisième année consécutive.
2. Caractériser les vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes dans les vasières à « marée verte ».

Le volet 1 a été menée de mai à septembre 2023, et a déjà fait l'objet d'un premier rapport livré en janvier 2024. Le présent rapport concerne le volet 2, dont les suivis ont été réalisés sur la période hivernale (décembre 2023 à février 2024).

Les études menées par le CEVA depuis plusieurs années ont permis d'identifier différents paramètres/facteurs concourants à la mise en place des proliférations d'algues vertes plus ou moins intenses chaque année. Parmi ces facteurs, on compte notamment les stocks d'ulves résiduels présents en sortie d'hiver. Ces stocks peuvent être issus de la marée verte de la saison précédente du même secteur, ou peuvent provenir d'un autre site et être transportés par la circulation marine. Avec l'amélioration des conditions de lumière en fin d'hiver, ces stocks hivernaux permettent un démarrage précoce des proliférations dès lors que les conditions environnementales (température, lumière et nutriments) sont optimales pour leur croissance, puis l'accumulation d'un maximum de biomasse avant la période estivale de limitation par l'azote.

Sur la base des observations terrain du CEVA et de la littérature scientifique internationale, ces stocks d'ulves peuvent prendre la forme (1) de petits fragments visibles à l'œil nu et présents en petites quantités et de manière localisée sur l'estran ou la vasière ; et (2) de propagules microscopiques ou « micropropagules » (Hoffmann et Santelices 1991; Gao et al. 2010; Han et al. 2019). Ces micro-propagules sont définies comme tout fragment/débris/spore d'ulves, de taille microscopique, constituant une structure de dissémination et de reproduction sexuée. Elles peuvent se trouver en dépôt sur le sable/la vase, en pleine eau ou encore enfouie dans le sédiment. Le rôle de ces micro-propagules dans la formation des marées vertes a pu être mis en évidence dans les eaux côtières de Chine (e.g. Mer Jaune, Mer de Bohai), où des proliférations massives d'*Ulva prolifera* ont été régulièrement observées ces dernières années (Gao et al. 2010; Han et al. 2019; He et al. 2019).

Les observations terrain menées par le CEVA sur sites sableux et vaseux du littoral breton (e.g. baies de Saint-Brieuc, Saint-Michel-en-Grève, vasières du Pouldon, d'Auray) ont déjà pu mettre en évidence la présence localisée de petits fragments d'ulves de quelques centimètres en période hivernale (CIMAV P4 2013, 2014, 2015). En revanche, aucune information n'a à ce jour été collectée concernant l'autre forme de vecteur de reconduction, que représente les micro-propagules d'ulves. Par ailleurs, la contribution de chacune de ces formes à la formation des marées vertes saisonnières est méconnue.



Les suivis saisonniers des proliférations dans les baies sableuses semblent confirmer le rôle majeur des stocks résiduels hivernaux, sous forme de petits fragments, dans le redémarrage de la prolifération de la saison suivante (Louis et al. 2023). Afin d'anticiper l'intensité des marées vertes annuelles sur les baies sableuses du littoral breton, l'importance des stocks résiduels hivernaux est d'ailleurs évaluée aujourd'hui en considérant la taille de la prolifération d'algues vertes de la saison précédente et le caractère dispersif de l'hiver (via les données annuelles de houle de novembre à février ; données Windguru-Lannion). En revanche, dans les zones de vasière, le rôle des stocks d'ulves résiduels dans la reconduction des marées vertes est beaucoup moins évident. En comparaison des baies sableuses, la dynamique annuelle de prolifération des algues vertes dans les vasières est peu documentée : un unique suivi surfacique est réalisé à la date du « maximum annuel », en juillet, contre sept suivis dans les baies sableuses. Le redémarrage des marées vertes dans ces zones de vasières, et notamment le lien avec l'intensité de la prolifération de la saison précédente et les conditions climatiques de début de saison, reste donc à être mieux décrit dans ces systèmes.

Le volet 2 du programme CIMAV P3 2023 visait donc à **caractériser les vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes en zones de vasière, ainsi que leur rôle dans l'établissement de la marée verte de la saison suivante**. Des données d'observation terrain (localisation des fragments d'algues, surfaces des fragments d'algues, identification taxonomique des espèces associées) ont été collectées sur la période hivernale de mi-décembre 2023 à mi-février 2024 (Action 1). En parallèle, une expérimentation d'écophysiologie a été mise en place dans l'optique de détecter et de quantifier les micropropagules présentes dans l'eau de mer ou dans la vase, ainsi que d'identifier l'espèce correspondante (Action 2). L'ensemble de ces données a été mis en relation avec les données de suivi saisonnier (surfaces d'algues vertes échouées, identification des espèces présentes, contenus en azote des algues) obtenues dans le cadre des suivis RCO/RCS pour les deux saisons 2023 et 2024. La finalité étant de décrire la dynamique de prolifération des algues vertes de la zone d'étude à l'échelle annuelle, et de la mettre en contexte avec l'évolution des conditions climatiques (température, intensité lumineuse, données de houle) (Action 3).

METHODOLOGIE

1. Campagnes de prélèvement

1.1. Sélection de la zone d'étude

La vasière de Cantizac, adjacente à la ville de Séné, dans le Morbihan et localisée dans la masse d'eau « Rivière de Vannes » (FRGT24 ; Figure 1) a été sélectionnée pour les raisons suivantes :

- (1) elle héberge de très fortes proliférations d'algues vertes depuis plusieurs années. La constance des échouages d'algues vertes assure de pouvoir étudier ces phénomènes de reconduction. Il s'agit d'un site pilote dont les résultats pourront être transposés à d'autres vasières, du Golfe du Morbihan notamment.
- (2) elle fait l'objet d'un suivi saisonnier (acquisition de photographies aériennes, estimation des quotas d'avril à octobre) dans le cadre des suivis RCO/RCS depuis plusieurs années. En les combinant avec les données d'observation de la période hivernale, ces données permettront d'avoir un aperçu de la dynamique de la prolifération à l'échelle annuelle et de faire le lien entre les populations résiduelles d'hiver et celles qui prolifèrent au cours de la saison. De plus, les données de quotas, correspondant aux concentrations en azote et phosphore dans les tissus algaux, permettent de disposer d'éléments d'information sur l'état nutritionnel de la masse d'eau.

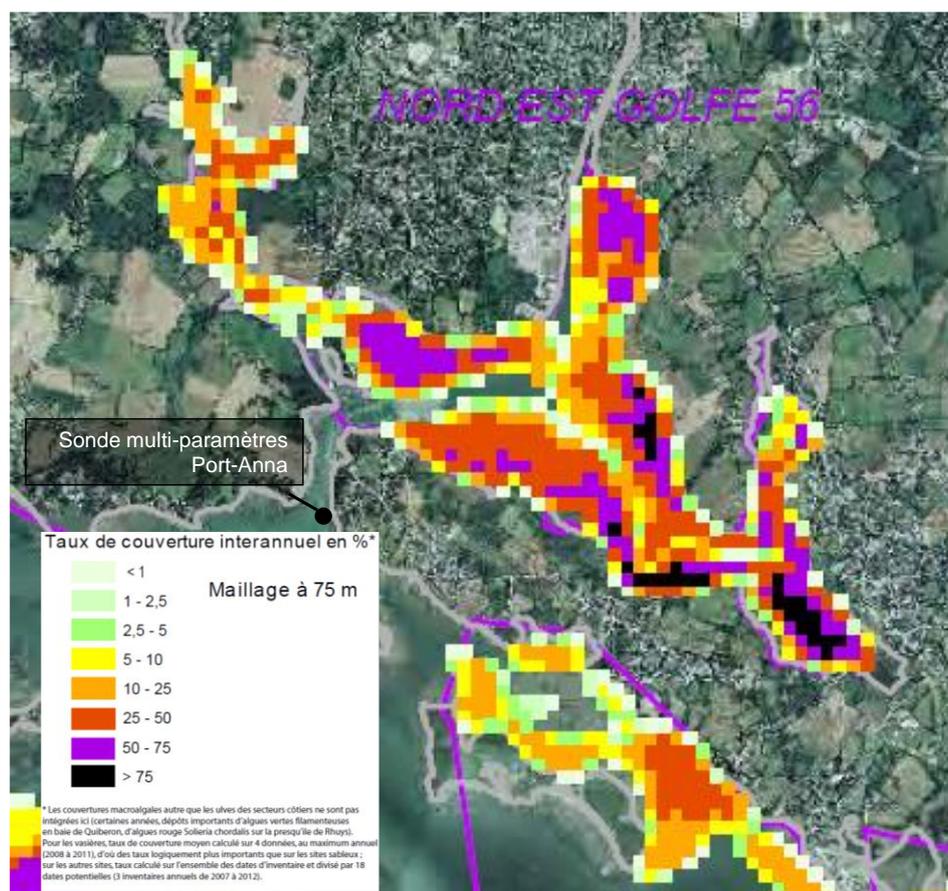


Figure 1. Couvertures d'ulves échouées observées de 2007 à 2012 dans la zone Nord-Est du Golfe du Morbihan. Localisation des sondes multi-paramètres de l'UBS / PNR du Golfe du Morbihan.



1.2. Stratégie d'échantillonnage

Période hivernale 2023-2024

Trois campagnes de prélèvement ont été menées au cours de l'hiver 2023-2024 (les 14 décembre 2023, 30 janvier 2024 et 27 février 2024) de manière à décrire l'évolution temporelle des fragments d'ulves en termes de localisation, de surface d'échouage et des espèces sur cette période hivernale. La localisation des stocks résiduels et leur composition (*e.g.* stock mono-spécifique ou mélange d'espèces) ont été relevées par un opérateur à pied. Des échantillons d'algues ont été prélevés pour identification taxonomique de l'espèce au microscope. Quelques individus ont été conditionnés et conservés dans l'optique d'une analyse moléculaire ultérieure (non budgétisée dans le cadre de ce programme). La température de l'eau de mer a été mesurée à chacune des trois missions. La zone a été également survolée par un drone au cours des trois campagnes hivernales afin d'acquérir une photographie aérienne permettant de caractériser l'évolution des stocks d'ulves sur la vasière en termes de surface. Le survol de la zone d'étude par drone a également permis de guider l'opérateur à pied pour les observations terrain.

Dans l'objectif de détecter et de quantifier la présence des micropropagules, des prélèvements de vase, d'eau de mer et d'algues vertes (macro-fragments) ont été réalisés le 30 janvier en plusieurs points de la vasière (Figure 2 ; Tableau 1) :

- Six points de prélèvement de vase ont été définis à partir des données de surface d'algues vertes échouées maximales acquises en juillet 2023 dans le cadre des suivis RCO/RCS, et correspondent aux zones les plus touchées par les proliférations. À chacun des points de prélèvement, trois échantillons de 30 g (masse humide) de vase ont été prélevés.
- En complément, de l'eau de mer a été collectée en trois points de la vasière (points 1, 4 et 6) de manière à détecter les micropropagules présentes en pleine eau, qui pourraient provenir du relargage de spores des fragments d'ulves résiduels sur la vasière. Les points de prélèvement d'eau de mer se situent au niveau des principales zones de dépôts des petits fragments d'ulves présents en décembre et janvier (qui correspondent par ailleurs aux zones les plus touchées par les proliférations au cours de la saison). À chacun des points de prélèvement, un volume d'1L d'eau de mer a été collecté en triplicat.
- Enfin, au niveau de ces trois mêmes zones (points 1, 4 et 6), une vingtaine de fragments d'algues ont également été prélevés afin d'étudier, en laboratoire, le potentiel de sporulation des spécimens collectés et soumis à des conditions printanières en milieu contrôlé.



Figure 2. Localisation des sites de prélèvement des échantillons de vase, d'eau de mer et de fragments d'algues vertes au cours de la campagne terrain du 30 janvier 2024.

Tableau 1. Coordonnées GPS des six points de prélèvements

Point de prélèvement	Coordonnées GPS
1	-2.7415, 47.6259
2	-2.74131, 47.6191
3	-2.73918, 47.6191
4	-2.73593, 47.6259
5	-2.73962, 47.6144
6	-2.74579, 47.6174



Périodes printanières et estivales 2023 et 2024

Au cours des saisons 2023 et 2024 (mai à août), des échantillons d'algues ont été prélevés mensuellement dans la zone d'étude pour une identification taxonomique des espèces responsables des proliférations saisonnières encadrant l'hiver 2023-2024. Ces échantillons ont été prélevés par les opérateurs terrain impliqués dans les suivis RCS/RCO marées vertes.

2. Acquisitions drone

Les survols drone ont permis de cartographier les stocks résiduels d'ulves, de surface très faible à cette époque de l'année, et composés d'ulves de tailles réduites partiellement recouvertes de sédiment, difficilement visibles par un survol aérien classique. Les paramètres de chaque vol sont détaillés dans le Tableau 2.

Tableau 2. Paramètres de vols effectués au cours des trois missions terrain

Mission	Drone utilisé	Nombre de photos acquises	Hauteur de vol (m)	Résolution au sol (mosaïque brute)	Résolution au sol (mosaïque traitée)	Surface acquise
1 14/12/2024	MAVIC2	> 999	40 (0,20-56m)	< 1 cm (0,899-0,945 cm)	3 cm	37,3 ha
2 30/01/2024	MAVIC2	113	10-120	Photos obliques et rapprochées ponctuelles		37,3 ha
	Matrice300	2610	100	2 cm	3 cm	
3 27/02/2024	MAVIC2			Photos obliques et rapprochées ponctuelles		37,3 ha
	Matrice300	1726	14-54 m	< 1 cm (0,844 cm)	3 cm	

Pour chaque mission, les clichés verticaux (NADIR) ont été mosaïqué grâce au logiciel de photogrammétrie Metashape2. La chaîne de traitement a consisté en l'alignement des photos, la construction d'un nuage de points, la construction d'un modèle de surface, et enfin la création de l'orthomosaïque haute résolution (3 cm) (Figure 3). Certaines prises de vue obliques complémentaires ont également été calées sous le logiciel Arcgis Pro notamment pour la mission 1 dont la mosaïque présentait quelques lacunes.

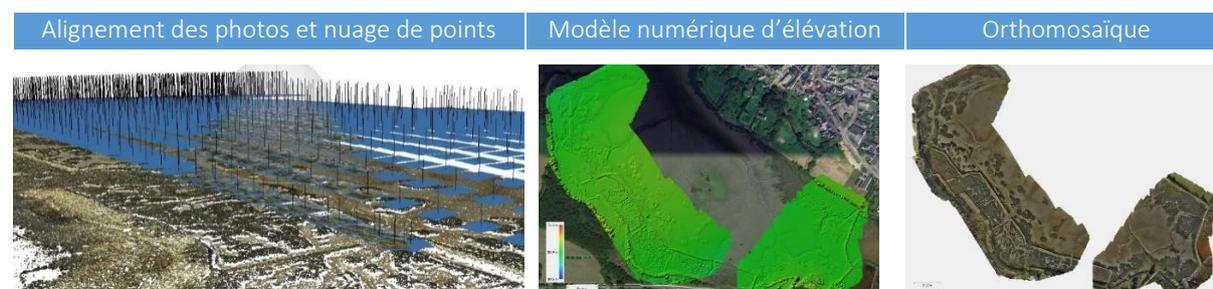


Figure 3. Exemple de chaîne de traitement Metashape.



En complément des observations réalisées lors des prélèvements, des photos ont été prises à différentes altitudes de vol afin de confirmer la présence d'algues vertes en lames (Figure 4). À 8m, les ulves étaient nettement identifiables malgré le film de limon qui les recouvrait en partie.

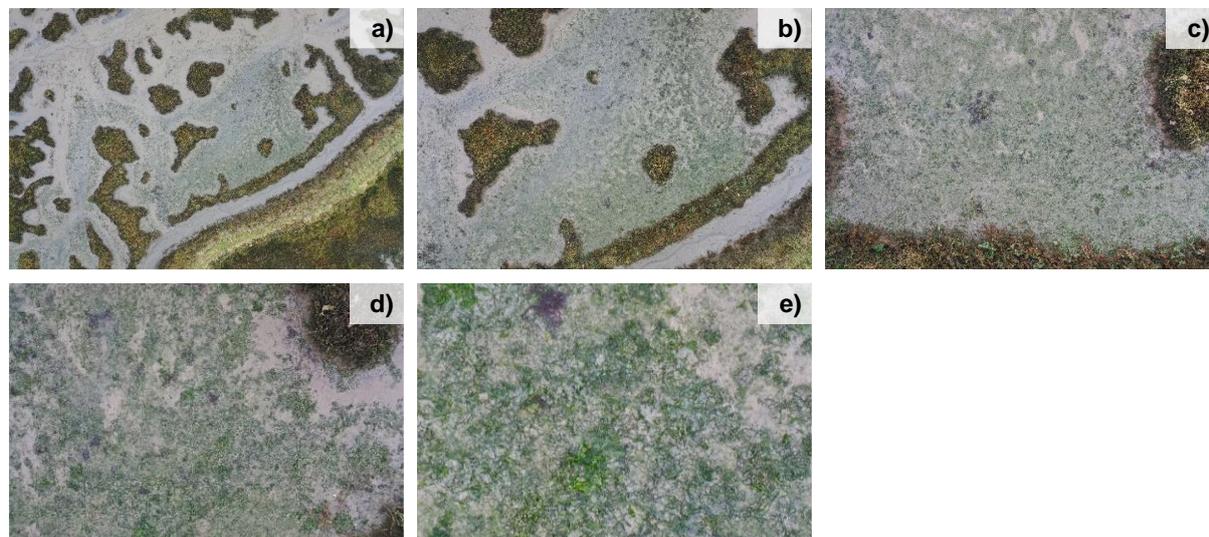


Figure 4. Illustration de prises de vue à différents niveaux d'altitude (a : 49 m ; b :25 m ; c :10 m ; d : 8 m ; e : 8 m zoomé).

La cartographie des ulves a été réalisée après traitement des orthomosaïques avec le logiciel Arcgis Pro, selon la méthode d'apprentissage supervisé basée sur les pixels et la technique machine à vecteurs de support (*Support Vector Machine, SVM*). Avec cette méthode, des échantillons d'entraînement identifiés visuellement ont été détournés sur la mosaïque et étiquetés selon leur classe (*i.e.* algues vertes, vase, schorre, eau, gracilaires) afin de générer un fichier de définition de classification. Après l'analyse du résultat de ce pré-traitement, les échantillons ont été modifiés jusqu'à ce que le résultat soit satisfaisant et l'image classée finale a été exportée.

Certains secteurs classés en ulves ont ensuite été affinés par photo interprétation (digitalisation manuelle) pour supprimer les erreurs de traitement (signature RVB de certains pixels de schorre très proches de celle des ulves par exemple).

3. Identification taxonomique

Sur le terrain, les biomasses prélevées ont été essorées avec précaution pour retirer l'excédent d'eau. Les échantillons d'eau de mer, d'algues et de vase ont été transportés en glacière à l'obscurité, et conservés à 4-5°C. Les algues ont été ensuite triées et rincées minutieusement plusieurs fois si nécessaire à l'eau de mer pour supprimer tout résidu de sable, de débris végétaux ou d'animaux.

L'identification morphologique a été réalisée sur quelques individus à l'aide du microscope ZEISS Axio Lab.A1 et du logiciel ZEN 2. Cette identification 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 clés de détermination fournies par le guide de Brodie et al. (2007) ont été suivies. Ce guide est consacré aux algues vertes marines des eaux bretonnes et irlandaises.

Le restant d'algues a été conditionné pour une analyse moléculaire future (non intégrée à ce programme pour des raisons budgétaires), visant à compléter l'analyse morphologique. Quelques thalles ont été rincés à l'eau douce quelques secondes et essorées. Les algues ont ensuite été congelées à -80°C avant d'être lyophilisées dans l'attente de l'analyse moléculaire des échantillons par un prestataire.



4. Expérimentations écophysiologicalues

L'expérimentation écophysiologicalue avait pour but (1) de détecter et quantifier les micropropagules d'ulves contenues dans les échantillons d'eau de mer et de vase, et (2) de mettre en évidence le potentiel de sporulation des fragments d'algues vertes résiduels soumis à des conditions printanières en laboratoire.

Les trois types d'échantillons ont été mis en culture sous conditions contrôlées de laboratoire comme décrit par Liu et al. (2012), de manière à faire germer et croître les micropropagules (Figure 5). Les échantillons ont été conditionnés différemment selon leur nature :

- Pour les échantillons d'eau de mer, un volume d'un litre a été directement placé dans un erlenmeyer. La croissance des diatomées a été inhibée par l'ajout de 500 μL de dioxyde de germanium saturé (GeO_2).
- Dans le cas des échantillons de vase, 20 g de vase (en poids humide) ont été mis en solution dans 2 L d'eau de mer stérile. Un volume de 200 mL de cette solution a ensuite été incubé dans 800 mL d'eau de mer contenue dans un erlenmeyer. Un volume de 400 μL de GeO_2 saturé a été ajouté.
- Pour les fragments d'algues, une biomasse de 0,30 g (poids essoré) a été mise en culture dans un litre d'eau de mer filtrée (1 μm) et stérilisée. Un volume de 400 μL de GeO_2 saturé a été ajouté.

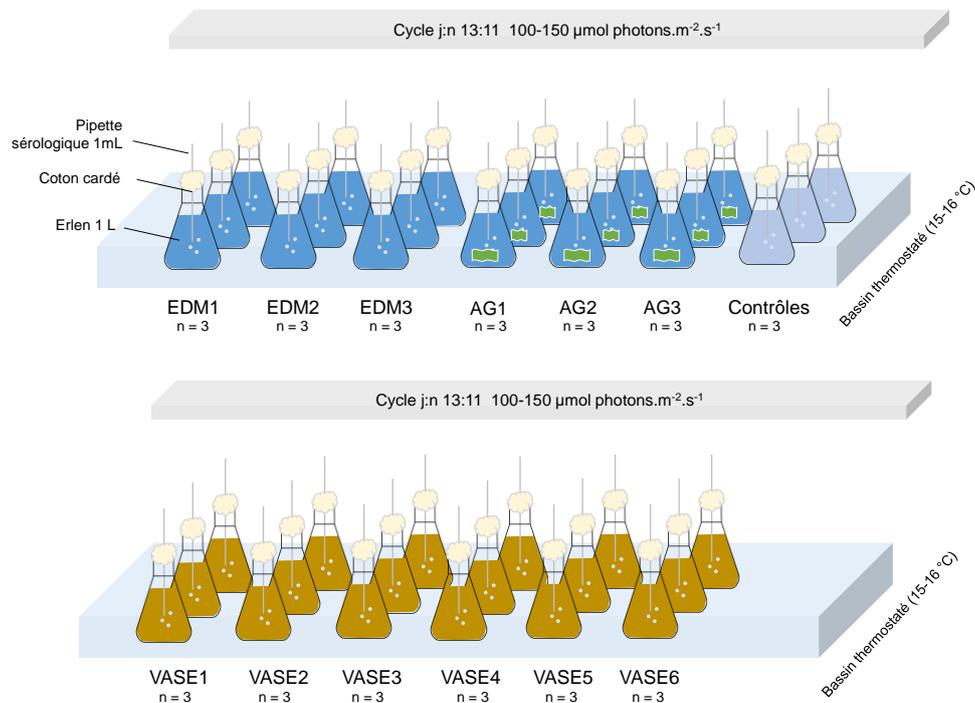


Figure 5. Schéma du dispositif expérimental. EDM1-3 : échantillons d'eau de mer en trois points de la vasière, AG1-3 : échantillons de fragments d'ulves en trois points de la vasière, VASE1-6 : échantillons de vase en six points de la vasière.

Les trois types d'échantillons ont été mis à incubés à une température de 16°C, sous une intensité lumineuse de 150 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ et un cycle de photopériode j:n 13:11, de manière à simuler les conditions printanières. Chaque milieu d'incubation a été enrichi en nitrates, phosphates et métaux (milieu de culture Provasoli F/2) en début d'expérimentation puis tous les 7 jours pour maintenir un niveau d'enrichissement suffisant à la croissance des algues. Chaque point de prélèvement a été mis en culture en triplicat.

L'abondance de micropropagules a été déterminée le 21^e et 22^e jour d'incubation par comptage. Deux types de micropropagules ont été comptés : les germes attachés à la paroi des erlenmeyers et les individus de taille > 2 cm. Après comptage et identification morphologique, les individus de taille > 2 cm ont été retirés des milieux de culture



et conditionnés pour une analyse moléculaire future, comme décrit plus haut (cf. paragraphe 3. Identification taxonomique). La culture des germes d'algues a été poursuivie jusqu'à l'obtention d'individus identifiables morphologiquement. Les milieux d'incubation ont été enrichis en nitrates, phosphates et métaux tous les 7 jours. Cette période de culture s'est étendue à 6 semaines pour les échantillons d'eau de mer et de vase, et à 10 semaines pour les échantillons d'algues vertes.

5. Recherche de corrélations entre les variables environnementales et les proliférations d'ulves sur la vasière

5.1. Compilation des données environnementales et biologiques

Afin de comprendre la dynamique d'établissement de la marée verte dans la vasière de Séné-Cantizac et d'identifier les potentiels facteurs de contrôle, plusieurs paramètres environnementaux ont été compilés de janvier 2023 à octobre 2024 pour compléter les acquisitions faites en période hivernale dans le cadre ce programme (Tableau 3) :

- **La température de l'eau de mer en surface** : le CEVA a bénéficié des données de température acquises par la sonde multi-paramètres (SAMBAT, NKE) de l'Université Bretagne Sud (UBS), localisée au niveau de Port-Anna (47°37'14.482" N, 2°46'47.664" O ; Figure 1), sur la période du 01 février 2022 à octobre 2023. Les mesures ont néanmoins été interrompues fin octobre 2023 pour cause de maintenance, et la sonde n'a ensuite pas pu être remise à l'eau faute de financement. Les données de température de l'eau de mer mesurées en surface à la station REPHY Roche Colas O61-P-073 (Ifremer) localisée plus en aval dans le Golfe du Morbihan (47°34'58.4"N, 2°49'14.6"O) ont été compilées de janvier 2023 à octobre 2024. Ces données étaient cohérentes et similaires aux données acquises par la sonde SAMBA, ce qui a permis de valider l'utilisation de la base de données REPHY pour décrire l'évolution de la température de l'eau de mer sur la zone d'étude.
- **La durée d'ensoleillement, la radiation globale et les précipitations** : correspondent à des données mensuelles issues de la station météorologique METAR/SYNOP de Vannes-Séné (47°36'16"N, 2°45'51"O).
- **Le nombre de jour de vent modéré à fort** : utilisé comme proxy pour la houle, correspond au nombre de jour où la vitesse du vent excède 7 m/s. Les données sont issues de la station météorologique METAR/SYNOP de Vannes-Séné (47°36'16"N, 2°45'51"O).
- **Les surfaces d'algues vertes échouées et les quotas azotés et phosphorés des algues** : les surfaces d'algues vertes ont été estimées à partir des photographies aériennes acquises au cours des deux saisons productives (avril - octobre) encadrant l'hiver 2023-2024, dans le cadre des suivis RCO/RCS marées vertes de la DCE financés par l'Agence de l'Eau Loire Bretagne. Les quotas azotés et phosphorés ont également été obtenus dans le cadre de ces suivis. Les analyses ont été réalisées sur des algues prélevées au niveau du point 1 (Figure 2 ; coordonnées 2,7415, 47,6259).

5.2. Analyses statistiques

Une analyse de composantes principales (ACP ; 22 individus, 8 variables) a été effectuée sur ces jeux de données afin de mettre en évidence des corrélations entre les différentes variables, et d'identifier plus précisément des corrélations entre les surfaces d'algues vertes échouées et les paramètres biotiques et abiotiques compilés (Tableau 3). Les analyses statistiques ont été réalisées au moyen du logiciel Statistica V. 14.0 (TIBCO Software Inc.)



Tableau 3. Liste et description des paramètres météorologiques compilés de janvier 2023 à octobre 2024, et des données associées aux proliférations saisonnières (avril-octobre) de 2023 et 2024.

Paramètre	Unité	Description	Source
Température de l'eau de mer	°C	Température des eaux de surface	Station REPHY Roche Colas
Durée d'ensoleillement	h	Durée d'ensoleillement mensuelle	Station météorologique METAR/SYNOP de Vannes-Séné (Météo France)
Rayonnement global	W/m ²	Puissance solaire intégrée sur le mois	
Précipitations	mm	Hauteur des précipitations tombées sur un mois	
Jours de vent modéré-fort	jour	Nombre de jours par mois où la vitesse du vent excède 7 m/s	
Surface d'algues vertes échouées	ha	Somme des surfaces d'algues vertes échouées estimées mensuellement	Suivis marées vertes RCO/RCS DCE
Quotas azotés et phosphorés	g/100g MS	Contenu en azote et phosphore des ulves	

RESULTATS

1. Caractérisation de l'évolution surfacique des fragments d'algues vertes en période hivernale

1.1. Surface des fragments d'algues

Au cours des trois missions terrain (décembre 2023 à février 2024), des ulves de taille réduite (majoritairement < 5 cm) ont été observées sur la vasière (Figure 6 - Figure 8). Trois zones principales présentant des dépôts d'algues vertes ont été identifiées :

- Au nord de la zone d'étude (Cantizac)
- Au sud-est (le Goah Vèr)
- Au sud-ouest, la plus importante (Le Morboul)

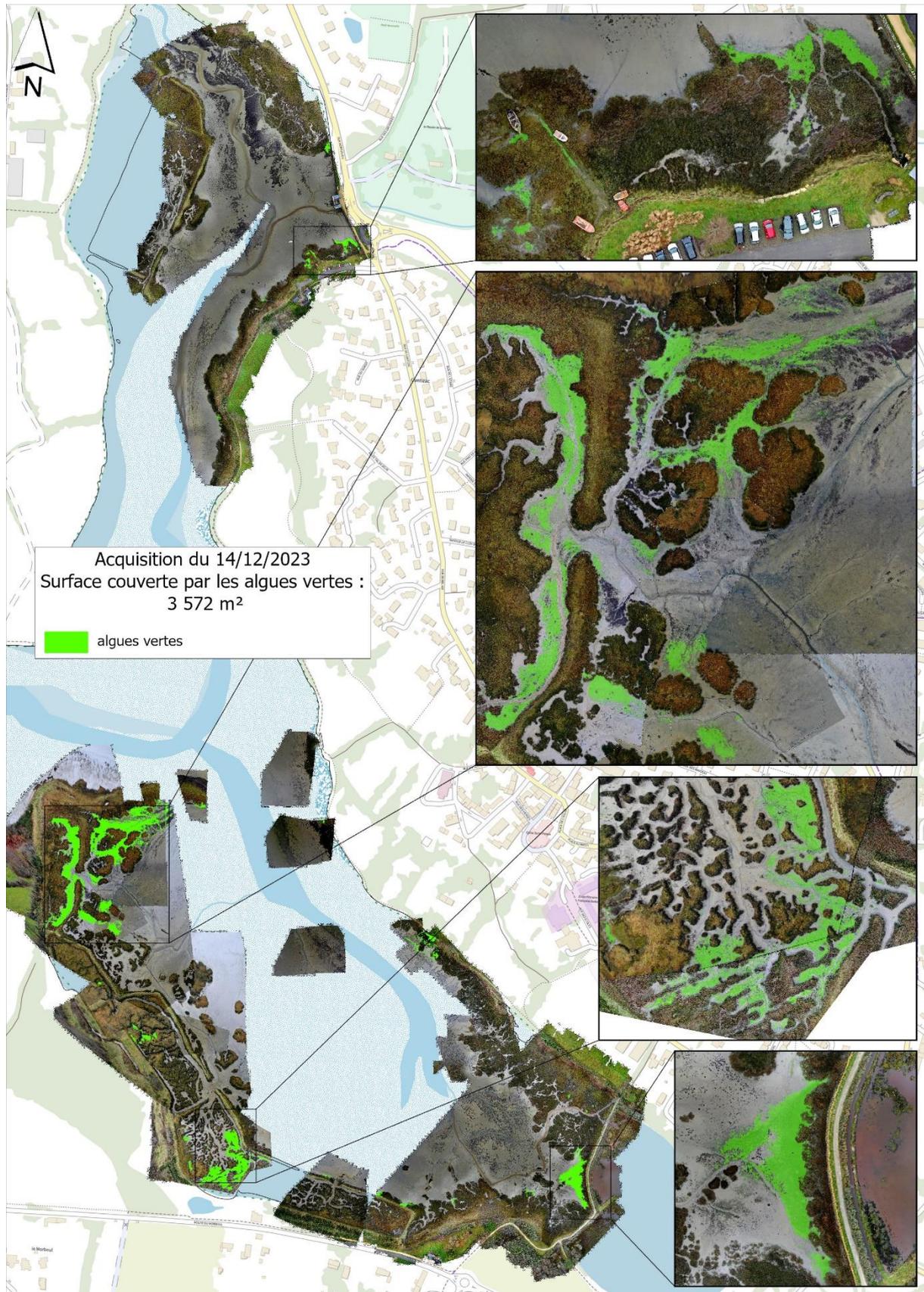


Figure 6. Cartographie des surfaces d'algues vertes échouées au 14/12/2023 sur la vasière de Cantizac obtenue à partir d'images drone multispectrales.



Figure 7. Cartographie des surfaces d'algues vertes échouées au 30/01/2024 sur la vasière de Cantizac obtenue à partir d'images drone multispectrales.

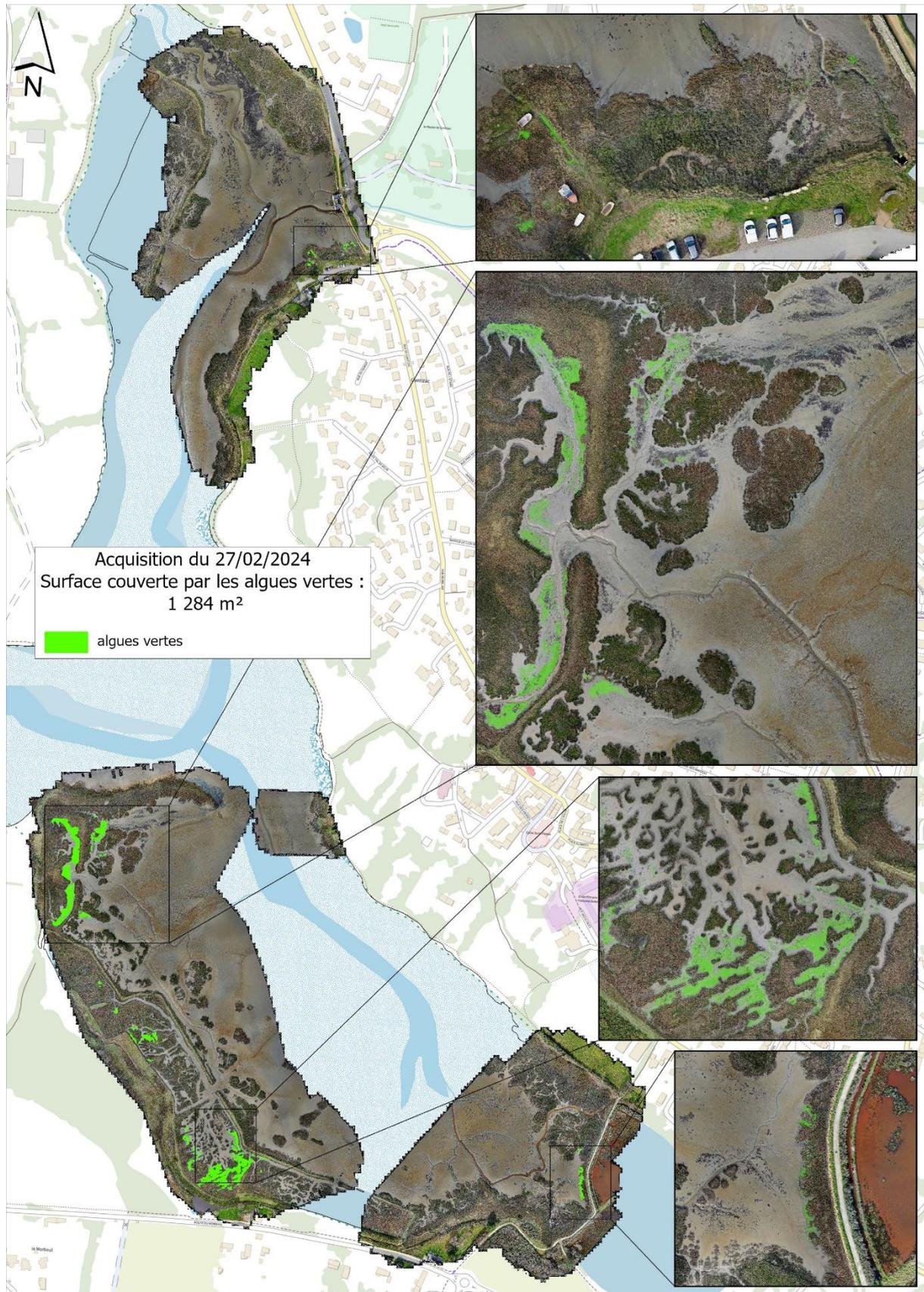


Figure 8. Cartographie des surfaces d'algues vertes échouées au 27/02/2024 sur la vasière de Cantizac obtenue à partir d'images drone multispectrales.



La surface de couverture maximale en ulves a été mesurée lors de la première mission le 14/12/2023, et atteignait 3572 m² (Figure 9). Une décroissance nette a pu être observée lors du deuxième survol le 30/01/2024 avec seulement 1157 m² de surface couverte. Une légère augmentation de surface en ulves (1284 m²) a ensuite été constatée lors du troisième et dernier vol drone le 27/02/2024.

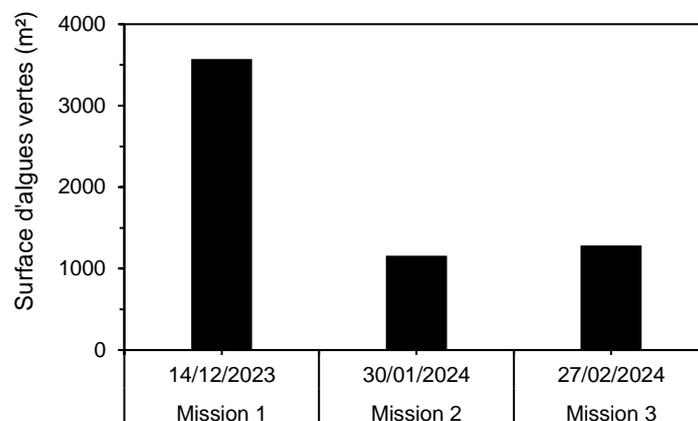


Figure 9. Evolution des surfaces d'algues vertes échouées sur la vasière de Cantizac sur la période hivernale

Les ulves étaient réparties exclusivement sur le plus haut niveau bathymétrique (en haut d'estran proche de l'isobathe 2 m), en bordure et dans les cuvettes des schorres, et au fond des anses où la courantologie est minimale.

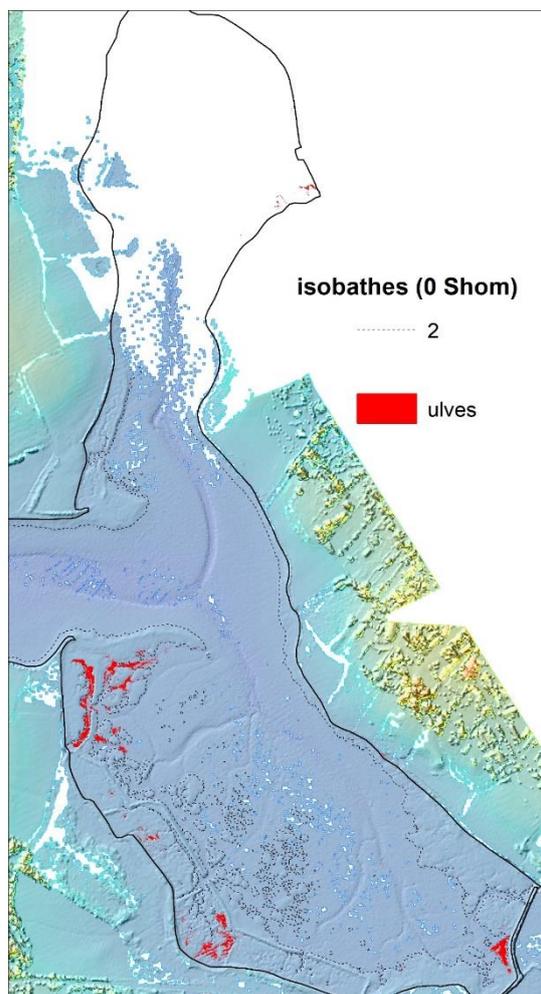


Figure 10. Localisation des ulves par rapport à l'isobathe de 2 mètres.



1.2. Composition des biomasses d'ulves

Les thalles d'ulves prélevés au cours de la période hivernale étaient majoritairement de taille < 5 cm fin décembre 2023, même si quelques thalles de plus de 10 cm ont pu être observés au niveau du site 6 (Figure 11). Sur ce site et au sud de la vasière de manière générale, une augmentation de la taille des fragments d'ulves a ensuite été notée jusque fin février 2024. Des thalles en lame de 20 cm ont pu être prélevés dans cette zone en février.



Figure 11. Photographies des fragments d'ulves prélevés en décembre 2023. La barre horizontale noire correspond à une échelle de 1 cm.

Au sein de cette biomasse, trois espèces ont été identifiées selon les clés d'identification fournies dans Brodie et al. (2007) au cours des trois missions (Figure 12) : l'ulve tubulaire *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753), l'ulve filamenteuse *U. prolifera* (Müller 1778) et l'ulve en lame *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823). Pour les ulves tubulaires et en lame, les critères morphologiques n'ont pas permis de discerner *U. intestinalis* d'*U. linza* ni *U. pseudo-curvata* d'*U. rigida* respectivement. Les ulves en lame dominaient la biomasse d'algues vertes présente sur la vasière sur la période hivernale.

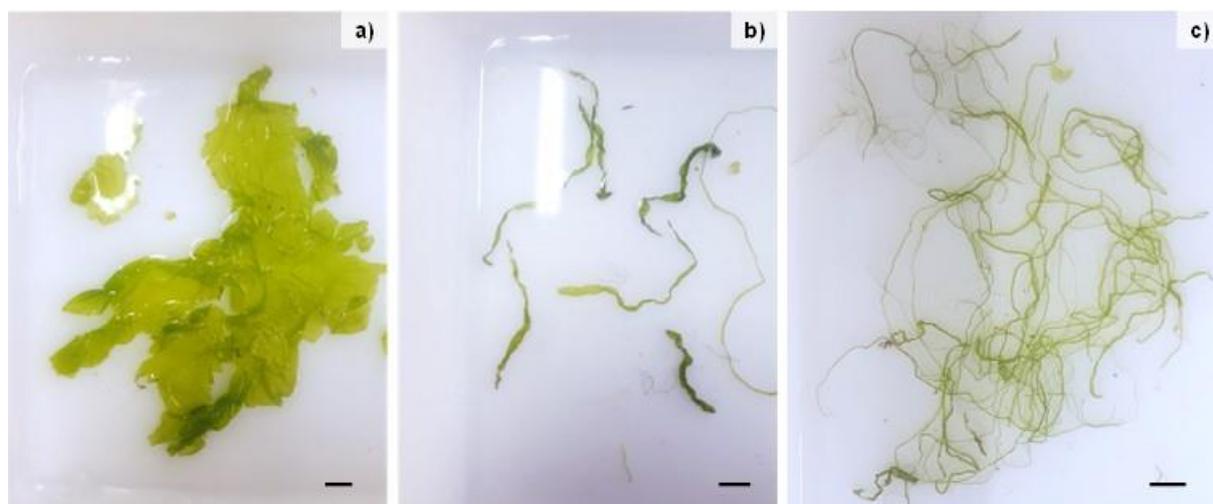


Figure 12. Photographies des trois espèces d'ulves composant les biomasses d'ulves hivernales de décembre 2023 à février 2024. a : *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823) ; b : *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753) , c : *U. prolifera* (Müller 1778). La barre horizontale noire correspond à une échelle de 1 cm.



2. Détection des micropropagules

2.1. Les cellules de reproduction

2.1.1. Abondance

Les germes d'ulves issus de cellules de reproduction ont été détectés dans l'ensemble des échantillons d'eau de mer et de vase prélevés sur la vasière (Figure 13). Une forte variabilité inter-site a été mise en évidence dans les deux types d'échantillon en termes d'abondance de germes.

Dans les échantillons d'eau de mer, l'abondance des germes atteignait en moyenne $7,5 \pm 3,5$ ind.L⁻¹ au niveau des sites 1 et 4, et des valeurs plus élevées au niveau du site 6 ($117,7 \pm 3,8$ ind.L⁻¹). Dans les échantillons de vase, l'abondance des germes était en moyenne de $13,5 \pm 8,9$ ind.g⁻¹ pour la majorité des sites, à l'exception du site 2 où une très forte quantité de germes a été détectée ($651,9 \pm 438,1$ ind.g⁻¹; Figure 14).

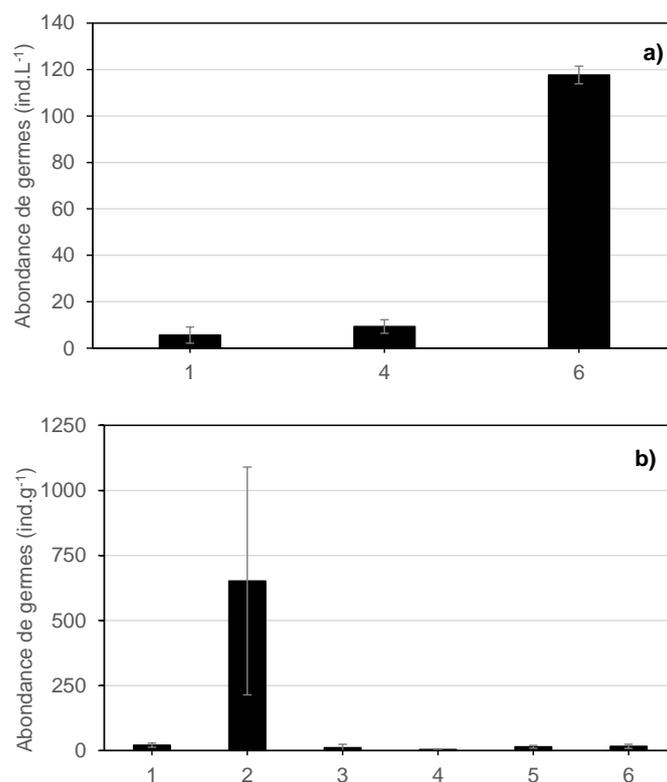


Figure 13. Abondance de germes évaluée dans les échantillons d'eau de mer (a) et de vase (b) aux différents points de prélèvements sur la vasière (1-6). Les barres verticales correspondent aux écart-types (n = 3).

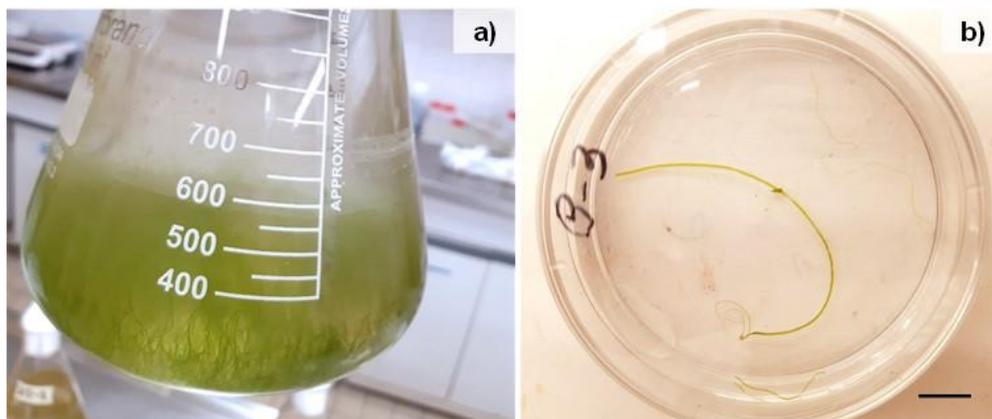


Figure 14. Photographies des germes d'ulves détectés dans l'échantillon de vase prélevé au site 2 (a) et d'un germe isolé dans une boîte de Pétri (b). La barre noire correspond à une échelle de 1 cm.



2.1.2. Identification taxonomique et contribution à l'abondance de germes

Les germes d'ulves étaient associés aux trois mêmes espèces d'ulves composant les stocks résiduels d'ulves hivernaux sur la vasière : l'ulve tubulaire *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753), l'ulve filamenteuse *U. prolifera* (Müller 1778) et l'ulve en lame *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823) (Figure 15).

La majorité des germes détectés (> 95 %) était associée aux formes filamenteuses et tubulaires. Seuls quelques thalles en lame ont été observés dans chaque milieu de culture. Par ailleurs ces ulves en lame atteignaient de plus faibles tailles (< 2 cm) que les ulves filamenteuses/tubulaires (> 10 cm) à l'issue des 43 jours d'incubation.

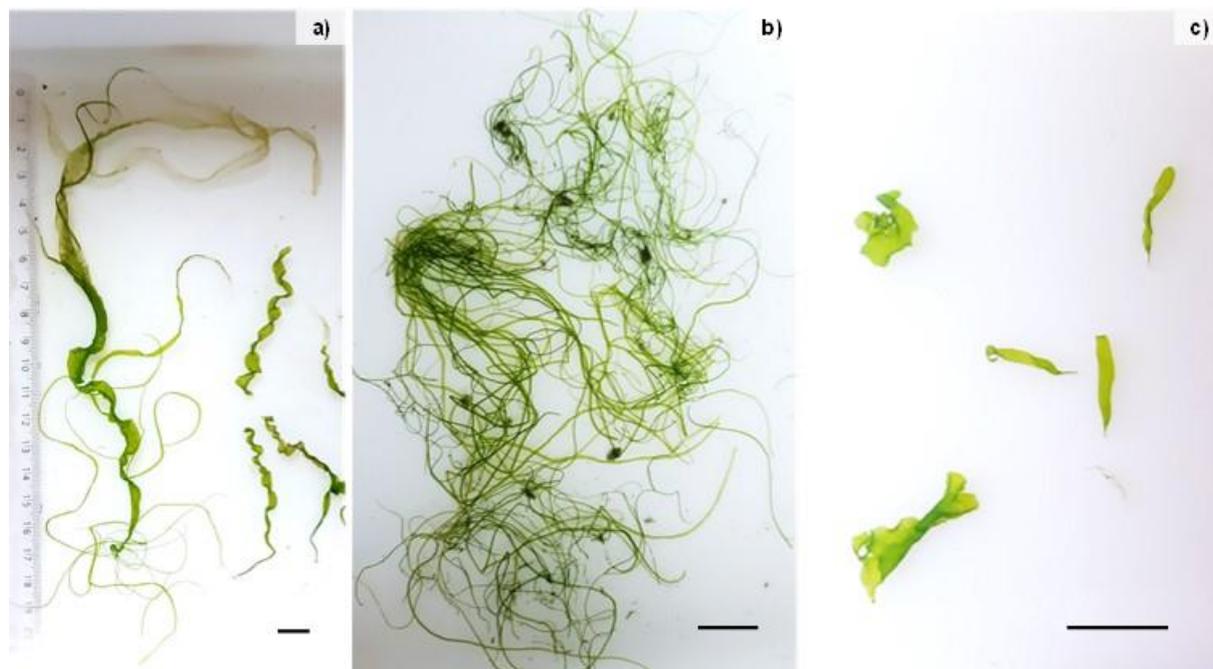


Figure 15. Photographies des thalles issus du développement des germes d'ulves à l'issue des 68 jours d'incubation. a : *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753) , b : *U. prolifera* (Müller 1778), c : *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823). La barre noire horizontale correspond à une échelle de 1 cm.

2.2. Les micro-fragments d'ulves

En plus des germes fixés aux parois de l'erenmeyer, des thalles d'ulves ont été observés dans la majorité des échantillons d'eau de mer et de vase mis en culture dès le 14^e jour d'expérimentation (Figure 16). Ces thalles traduisent la présence de micro-fragments dans les échantillons. Aucun micro-fragment d'ulve n'a été détecté dans l'eau de mer au niveau du site 4 ni dans la vase au niveau du site 2.

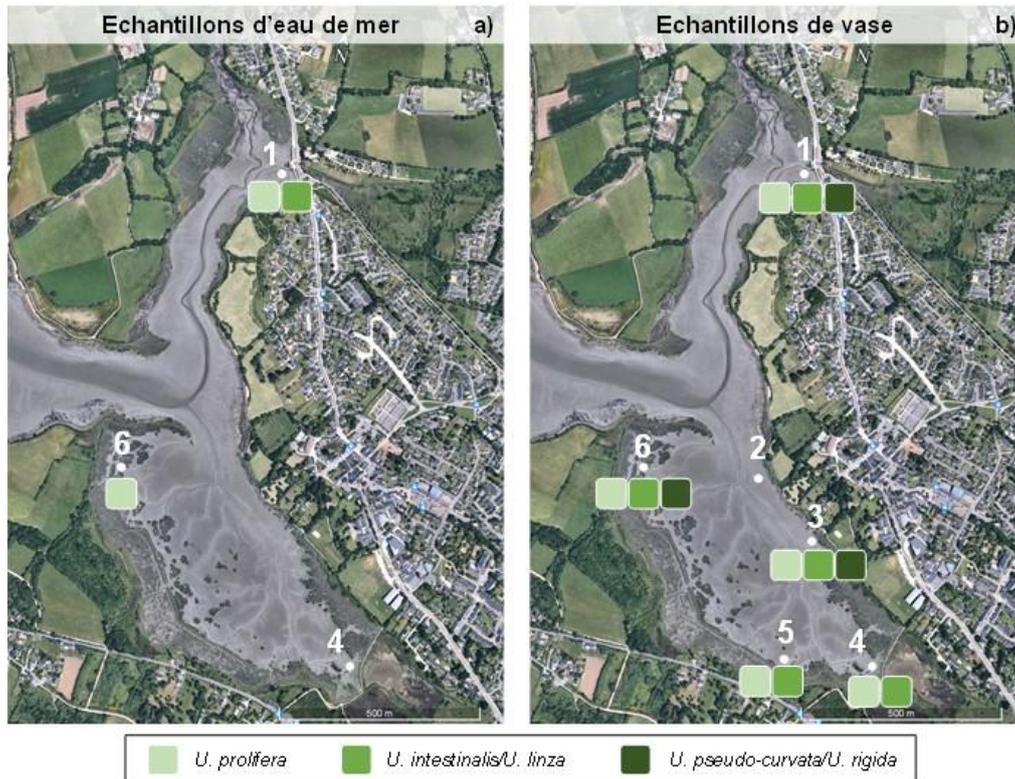


Figure 16. Composition des ulves issues de micro-fragments détectées dans les échantillons d'eau de mer (a) et de vase (b).

Lorsque présents, les micro-fragments étaient majoritairement associés à l'ulve tubulaire *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753) et l'ulve filamenteuse *U. prolifera* (Müller 1778), qui atteignaient des tailles > 5 cm à l'issue des 21 jours d'incubation (Figure 17b). Quelques ulves en lame de petites tailles (< 1 cm), associées à *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823), ont aussi été détectées dans trois échantillons de vase au niveau des sites 1, 3 et 6 (Figure 17c).



Figure 17. Photographies des thalles détectés dans un des échantillons de vase (a) et composés d'amas de thalles filamenteux et tubulaires d'ulves (b) et de thalles en lame (c).

3. Détection des phénomènes de sporulation

Les fragments de thalles d'*U. pseudo-curvata/U. rigida* prélevés en janvier à trois endroits de la vasière ont été mis en culture en simulant des conditions de température et de lumière printanières. Sur la période d'incubation de 21 jours, les algues se sont développées et ont gagné en biomasse. Sur les neuf échantillons mis en culture (*i.e.* trois échantillons par site), quatre lots d'algues se sont en partie fragmentés dès le 5^{ème} jour d'expérimentation (Figure 18 et Figure 19). Pour les cinq échantillons restants, les taux de croissance étaient en moyenne de $15,2 \pm 2,2 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ à l'issue des 21 jours d'incubation (Figure 18).

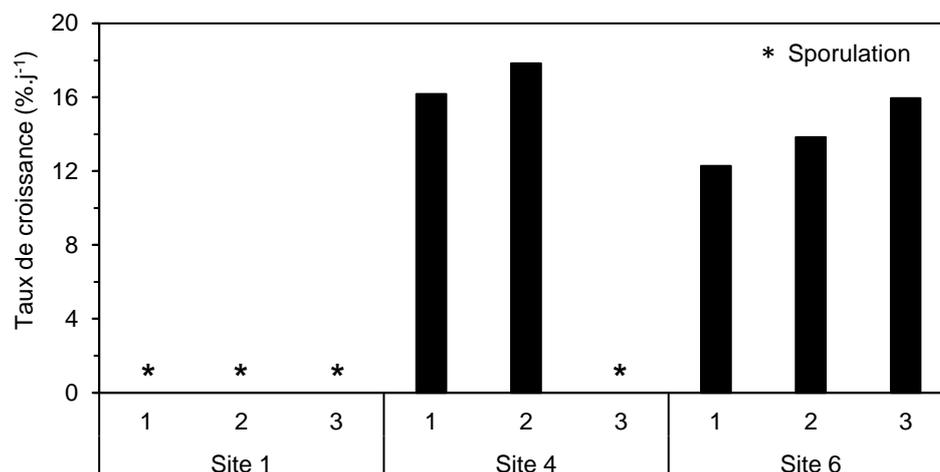


Figure 18. Taux de croissance des ulves prélevés au niveau des sites 1, 4 et 6 à l'issue de 21 jours d'incubation. Les incubations ont été réalisées en triplicat pour chaque site. Les astérisques indiquent des phénomènes de sporulation, qui n'ont pas permis d'estimer le taux de croissance des ulves.

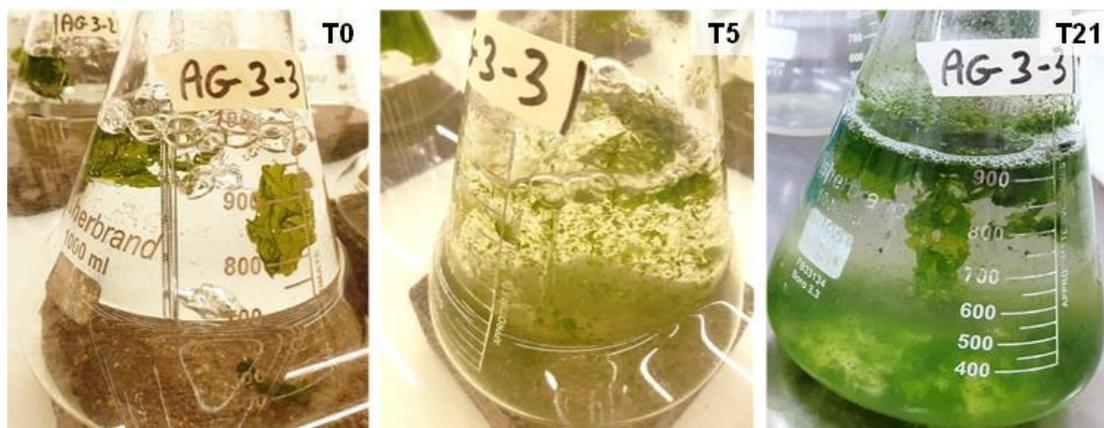


Figure 19. Photographies d'un des échantillons d'ulves qui s'est fragmenté dès le 5^e jour d'incubation (T5) au cours des 21 jours d'incubation aux conditions printanières (T0-T21).

Des germes d'ulves ont été détectés dans les milieux d'incubation où les ulves s'étaient fragmentées (Figure 20a et Figure 21a), suggérant que les phénomènes de fragmentation se sont accompagnés d'un relargage de cellules de reproduction (*i.e.* spores/gamètes) dans le milieu. Au 21^{ème} jour d'incubation, ces germes étaient de taille microscopiques ($< 200 \mu\text{m}$) et différents stades de développement ont pu être observés (Figure 20a-d et Figure 21a-b). La culture de ces échantillons d'algues a été poursuivie ce qui a permis de mettre en évidence le développement de deux morphologies d'ulves : une forme filamenteuse et une forme en lame étoilée. La forme filamenteuse était associée aux germes fixés (Figure 21) tandis que la forme en lame étoilée était associée aux germes mis en suspension dans le milieu d'incubation (Figure 20).

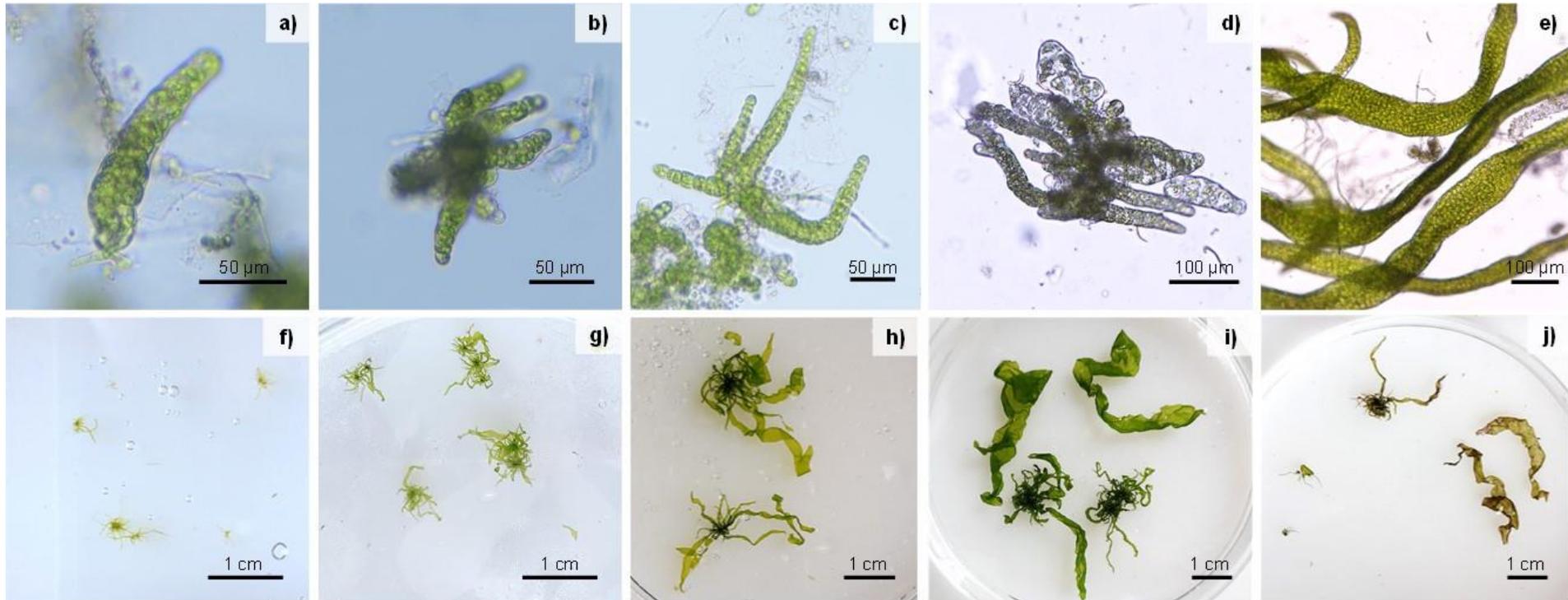


Figure 20. Evolution morphologique des germes d'*U. pseudo-curvata*/*U. rigida* vers une forme en lame étoilée (a-j).

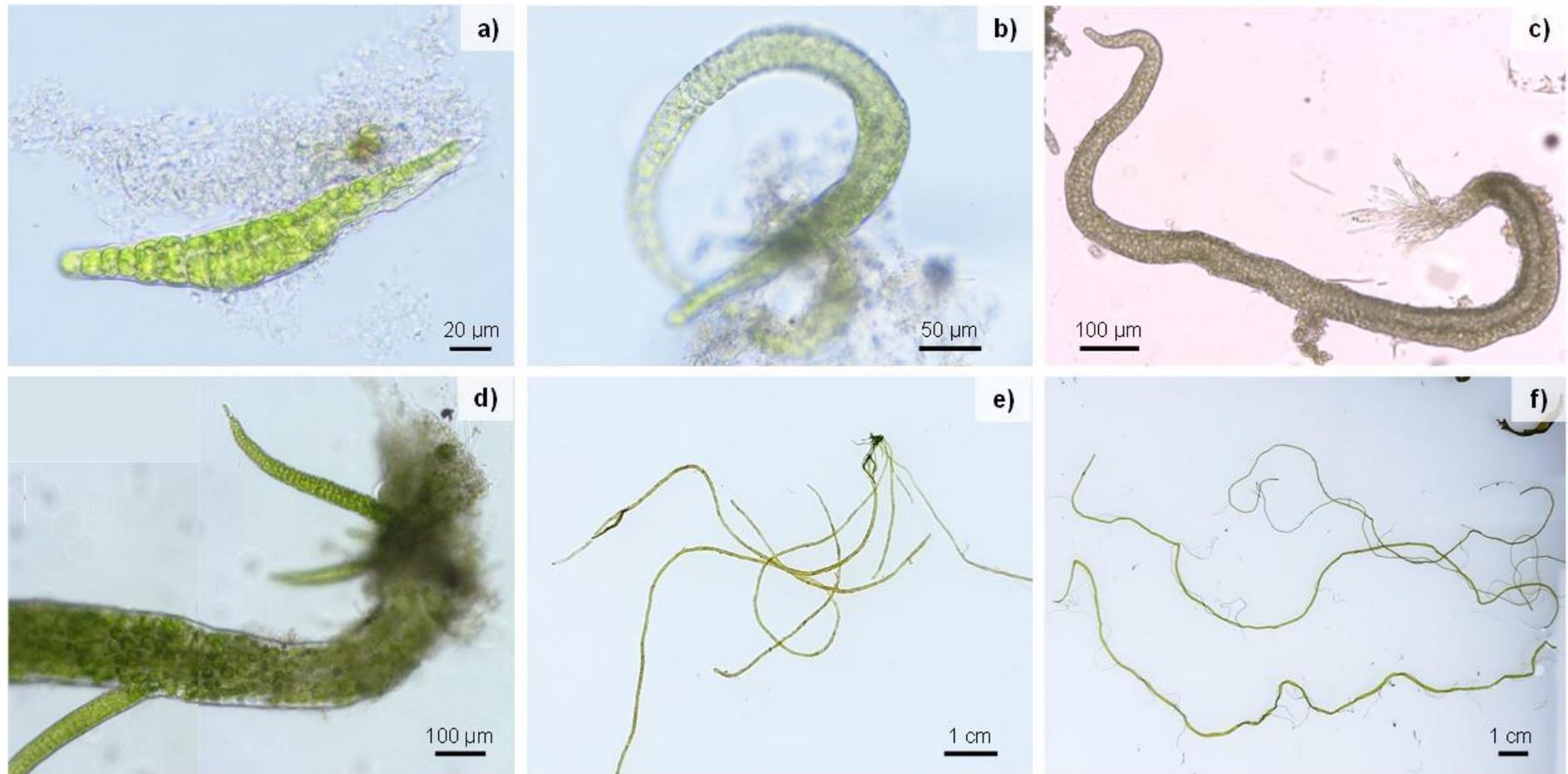


Figure 21. Evolution morphologique des germes d'*U. pseudo-curvata/U. rigida* vers une forme filamenteuse (a-f).

4. Description des proliférations d'algues vertes au cours des saisons 2023 et 2024

4.1. Evolution des surfaces d'algues vertes échouées

En 2023, les surfaces d'algues vertes échouées ont augmenté dès le printemps, passant de 0,9 à 4,8 ha d'avril à juin (Figure 22). Une forte augmentation a ensuite été observée en juillet (15,9 ha) avec un maximum de surface couverte en août (18,1 ha). Les surfaces d'ulves ont progressivement diminué de septembre (15,7 ha) à octobre (10,4 ha).

En 2024, la prolifération d'ulves a été moins précoce ; les surfaces d'algues vertes étaient < 0,5 ha en avril et mai. Les biomasses ont ensuite progressivement augmenté du mois de juin au mois de septembre, passant de 4,0 à 11,6 ha. En octobre, les surfaces d'algues vertes ont rapidement régressé pour atteindre 6,1 ha.

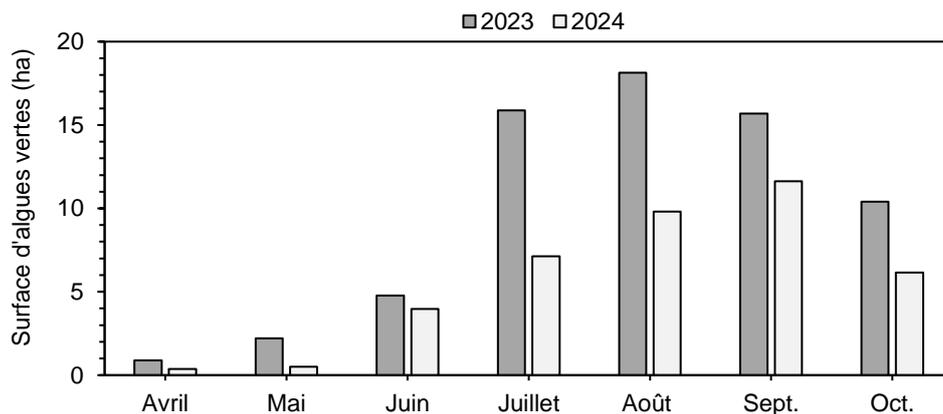


Figure 22. Evolution des surfaces d'algues vertes sur la vasière de Cantizac au cours des saisons 2023 et 2024 (d'avril à octobre).

4.2. Composition des biomasses algales

Au cours de deux saisons 2023 et 2024, trois espèces ont été identifiées selon les critères morphologiques décrits dans Brodie et al. (2007) (Figure 23) : l'ulve tubulaire *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753), l'ulve filamenteuse *U. prolifera* (Müller 1778) et l'ulve en lame *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823). Ces espèces correspondent à celles observées dans les stocks résiduels d'ulves en période hivernale (macro-fragments et micropropagules).

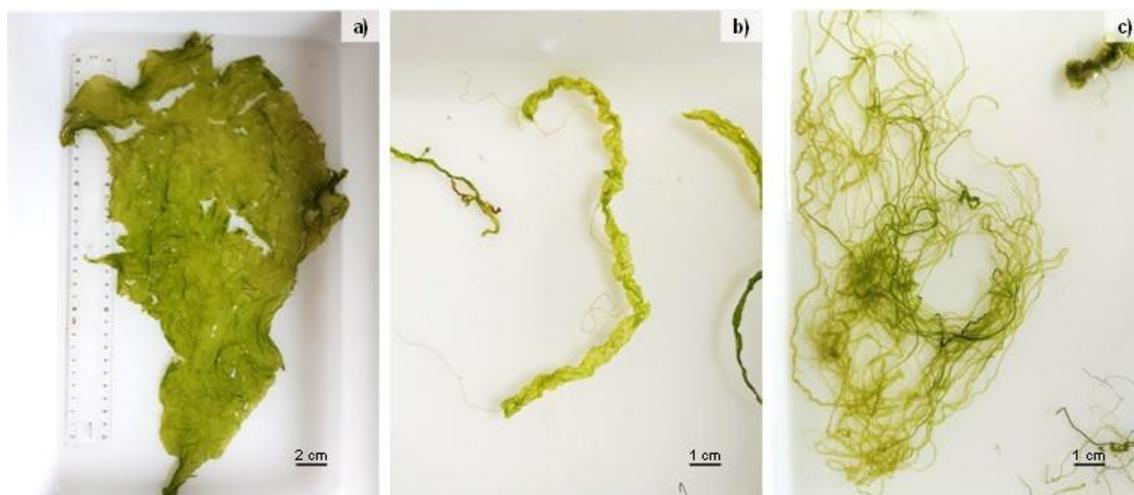


Figure 23. Photographies des trois espèces d'ulves observées dans les biomasses d'ulves échouées au cours des saisons 2023-2024. a : *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823) ; b : *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753) , c : *U. prolifera* (Müller 1778).



4.3. Evolution des quotas azotés et phosphorés des algues

En 2023 et 2024, les quotas azotés et phosphorés des algues sont restés généralement supérieurs aux quotas critique Q_1 (> 2 g N/100g MS et $> 0,2$ g P/100g MS respectivement), excepté en juin 2023 pour l'azote et le phosphore (1,86 g N/100g MS et 0,198 g P/100g MS respectivement) et en juin 2024 pour le phosphore ($0,171 \pm 0,036$ g P/100g MS ; $n = 2$) (Figure 24). Ces résultats indiquent que les algues n'ont pas été limitée par l'azote et le phosphore au cours des deux saisons, mais une réduction du taux de croissance a eu lieu en juin.

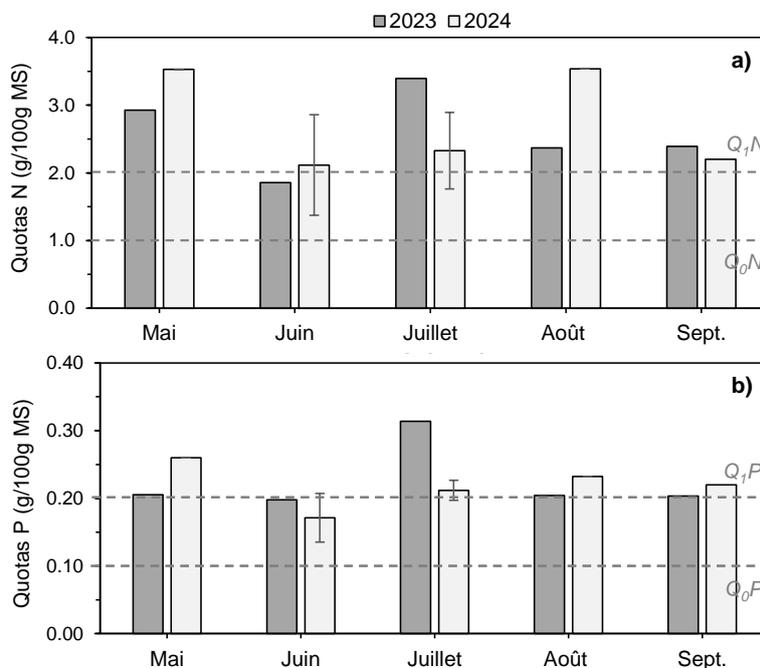


Figure 24. Evolution saisonnière des quotas azotés (a) et phosphorés (b) des ulves prélevées au niveau du site 1 de mai à septembre (issus des suivis RCO/RCS). Les lignes pointillées correspondent aux quotas critique (Q_1) et de subsistance (Q_0).

5. Identification des facteurs de contrôle des proliférations d'algues vertes

5.1. Compilation des paramètres

En 2023 et 2024, la température de l'eau de surface, les radiations globales et la durée d'ensoleillement ont suivi une évolution saisonnière typique (Figure 25) : les paramètres ont augmenté progressivement dès le mois de février pour atteindre des maximums en été (juin-septembre) avant de rediminuer jusqu'en décembre. On notera néanmoins que la saison 2023 s'est caractérisée par des durées d'ensoleillement et un rayonnement global supérieurs à la moyenne saisonnière aux mois de mai et juin ainsi qu'une température des eaux de surface supérieure aux normales de saison au mois de juin. En termes de précipitations, les deux années successives ont suivi des tendances très différentes (Figure 25). En 2023, la fin de printemps a été relativement sèche, avec des hauteurs d'eau inférieures à la moyenne saisonnière en mai et juin tandis que l'été a été plutôt pluvieux, le mois de juillet affichant une pluviométrie très supérieure aux normales de saison. En 2024, les précipitations ont globalement suivi les tendances saisonnières, même si des hauteurs relativement faibles ont été relevées en juin et septembre.

¹ Le quota critique (Q_1) correspond à la concentration interne en nutriments des tissus algaux à partir de laquelle la croissance est ralentie. Le quota de subsistance (Q_0) correspond à la concentration interne en nutriments des tissus algaux à partir de laquelle la croissance est arrêtée.



De manière générale, le nombre de jours de vent modéré-fort est minimal au cours de la période estivale (juin-septembre) puis celui-ci augmente au cours de l'automne pour atteindre un maximum au cours de l'hiver (Figure 26). Mais les conditions de vent de 2023 et 2024 n'ont pas suivi parfaitement cette tendance. En janvier et mars 2023, le nombre de jours de vent modéré-fort était supérieur à la moyenne saisonnière tandis que le mois de février suivant a été particulièrement calme. L'automne-hiver 2023-2024 s'est également caractérisé par des conditions particulièrement venteuses : le nombre de jours de vent modéré était supérieur à la moyenne saisonnière et un nombre important de jours de vent fort ont été observés.

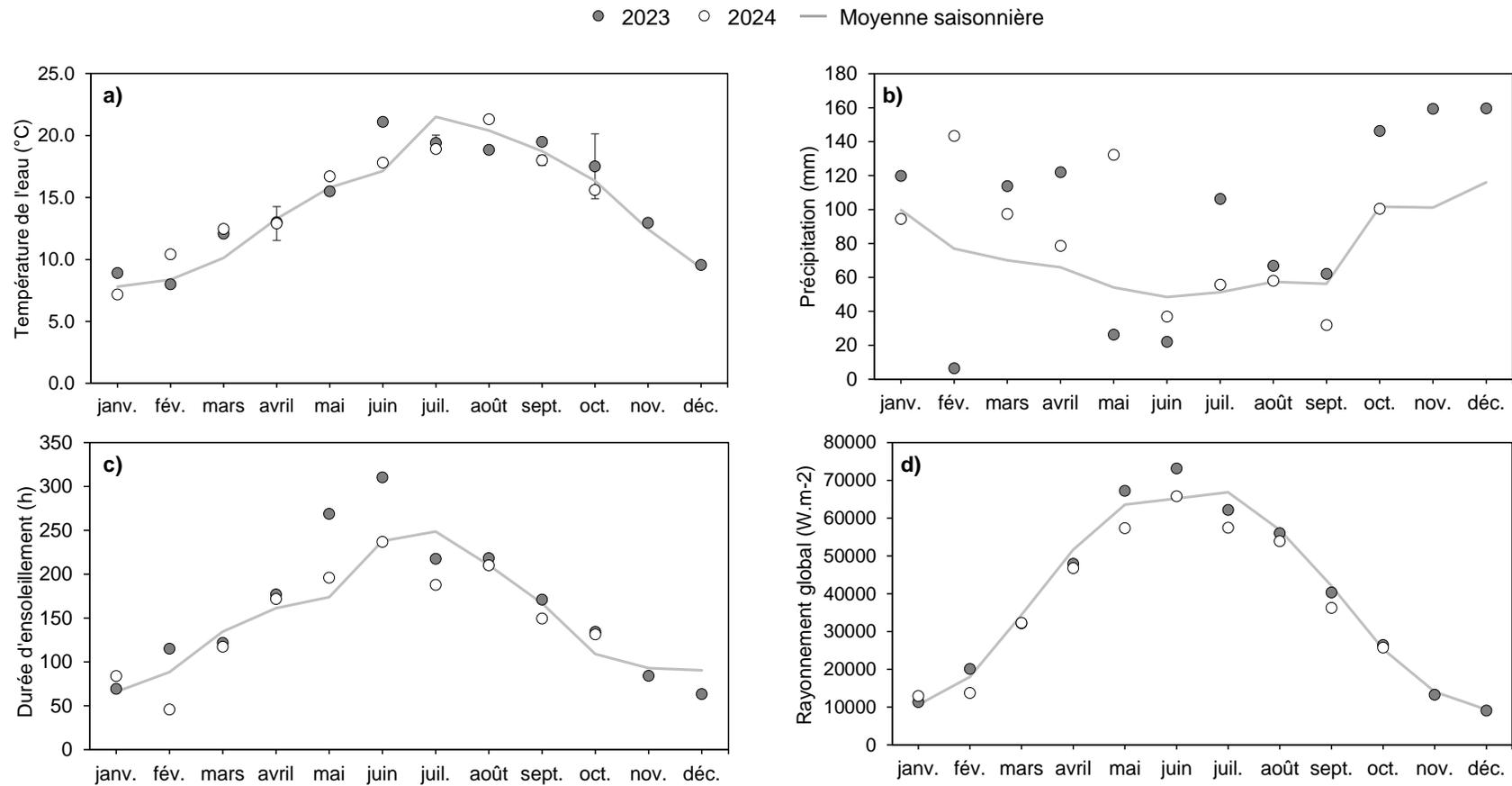


Figure 25. Evolution saisonnière de la température des eaux de surface (a), des précipitations (b), de la durée d'ensoleillement (c) et du rayonnement global au cours des années 2023 et 2024. Les lignes grises correspondent aux normales saisonnières estimées de 2008-2022 pour la température de l'eau, de 1991 à 2022 pour la durée d'ensoleillement, le rayonnement global et les précipitations.

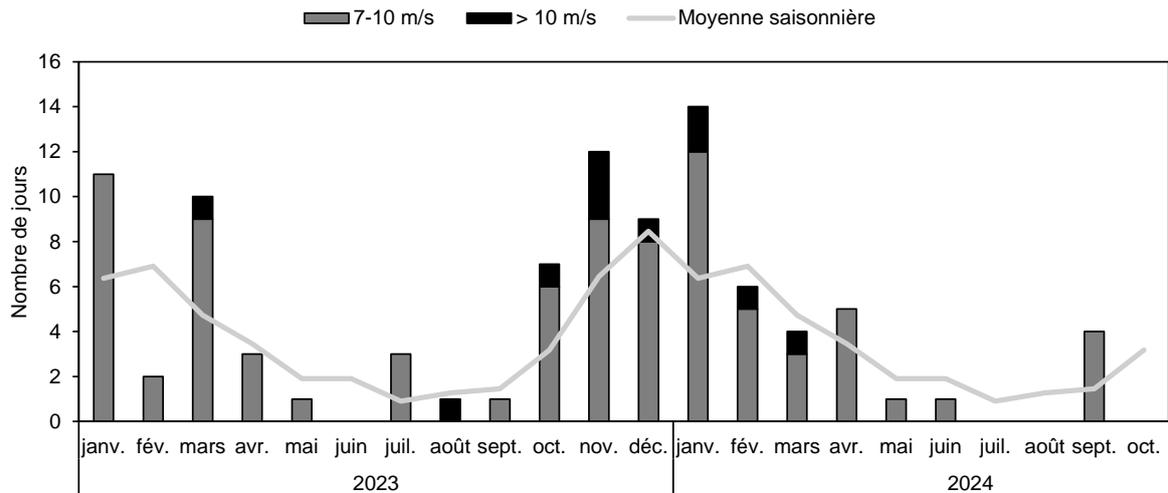


Figure 26. Evolution saisonnière du nombre de jours de vent modéré (7-10 m/s) et fort (>10 m/s) au cours des années 2023 et 2024. Les lignes grises correspondent aux normales saisonnières estimées de 2012 à 2022.

5.2. Analyse statistique

Une ACP (Analyse en Composantes Principales) a été réalisée sur un jeu de données comprenant 22 individus (22 mois de janvier 2023 à octobre 2024) et 8 variables (Tableau 3).

Les trois premières dimensions expliquent respectivement 62,2 %, 12,2 %, et 11,2 % de l'inertie des variables, soit 85,6 % en cumulés (Figure 27). La qualité de projection de la surface d'algues vertes échouées était suffisante pour les trois dimensions ($\cos^2 > 0,40$) mais sa contribution à leur création n'était significative que pour la dimension 2 ($> 0,25$). Néanmoins, aucune autre variable testée n'était liée significativement à cette dimension (Tableau 4). En conséquence, l'ACP réalisée ne permet pas d'identifier de corrélation entre la surface d'algues vertes et les facteurs biotiques et abiotiques sélectionnés.

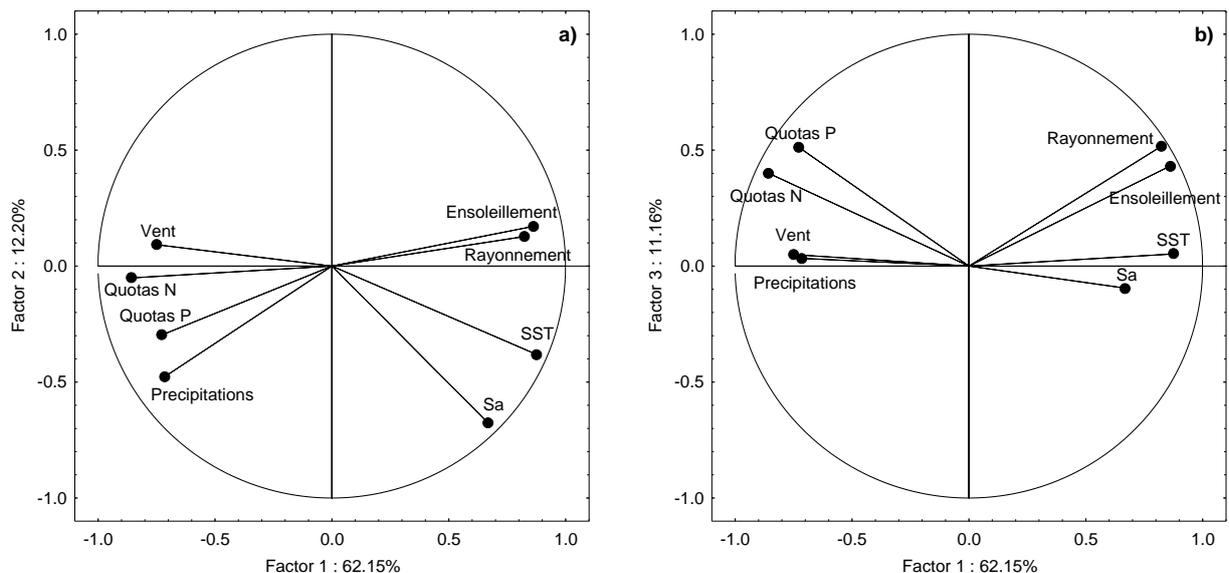


Figure 27. Projections des 8 variables (signification des intitulés détaillée dans le Tableau 4) selon les plans des dimensions 1x2 (a) et 1x3 (b) issues d'une analyse de composante principale comprenant 22 individus.



Tableau 4. Qualité de projection de chaque variable (\cos^2) cumulée sur les trois dimensions (Dim.) successives et contribution respective à chacune des trois dimensions.

Variable	Description	Cos ²			Contribution		
		Dim. 1	Dim. 2	Dim. 3	Dim. 1	Dim. 2	Dim. 3
Precipitations	Hauteur d'eau mensuelle (mm)	0.513	0.741	0.742	0.103	0.233	0.001
Ensoleillement	Durée d'ensoleillement (h)	0.742	0.771	0.958	0.149	0.030	0.209
Rayonnement	Rayonnement global mensuel (W.m ⁻²)	0.677	0.693	0.960	0.136	0.017	0.299
Vent	Nombre de jours de vents modérés à forts	0.560	0.568	0.570	0.113	0.009	0.003
SST	Température de l'eau de mer en surface (°C)	0.764	0.909	0.912	0.154	0.148	0.003
Quotas N	Contenu en azote des algues (g/100g MS)	0.739	0.742	0.903	0.149	0.003	0.181
Quotas P	Contenu en phosphore des algues (g/100g MS)	0.530	0.619	0.881	0.107	0.091	0.294
Sa	Surface d'algues vertes échouées (ha)	0.448	0.906	0.915	0.090	0.470	0.010

DISCUSSION

1. Diversité spécifique sur la vasière de Cantizac

Le genre *Ulva* (*Ulvaceae*, Chlorophyte) comprend approximativement 130 espèces (Guiry et Guiry 2023). Ce genre comprend des morphologies foliacées distromatiques et tubulaires/filamenteuses monostromatiques, qui étaient traditionnellement classifiées en deux genres distincts : *Ulva* et *Enteromorpha*. L'émergence de l'outil moléculaire a permis de révéler une similarité génétique entre ces deux genres ne justifiant plus cette distinction (Hayden et al. 2003). Les espèces d'ulves sont connues pour leur grande plasticité morphologique et leur spéciation cryptique (Chavez-Sanchez et al. 2019 ; Zhong et al. 2024). De par leur tolérance à une large gamme de conditions environnementales, ces algues se développent dans des environnements soumis à de fortes fluctuations de température, de lumière, de salinité, d'hydrodynamisme ou encore de concentrations en nutriments (Tan et al. 1999 ; Dan et al. 2002 ; Cohen et Fong 2006 ; Gao et al. 2016). Or ces fluctuations peuvent induire des variations morphologiques intra- et inter-espèces (Taylor et al. 2001 ; Leskinen et al. 2004 ; Gao et al. 2016 ; Steinhagen et al. 2019 ; Guan et al. 2022). Le manque de caractéristiques morphologiques non-variables permettant de différencier les espèces d'ulves rend ainsi l'identification taxonomique complexe, pouvant résulter en une mauvaise évaluation de la diversité spécifique (Malta et al. 1999 ; Tan et al. 1999 ; Leskinen et al. 2004). Grâce à l'outil moléculaire, des modifications taxonomiques fréquentes ont été réalisées pour les espèces du genre *Ulva* ces dernières années (Chavez-Sanchez et al. 2019 ; Hughey et al. 2019 et 2022 ; Fort et al. 2021).

Sur la vasière de Cantizac, plusieurs morphologies d'ulves ont été observées : des formes tubulaires, filamenteuses et en lame. D'après les clés d'identification morphologiques de Brodie et al. (2007) ciblant les algues vertes de Bretagne et d'Irlande, les ulves ont été identifiées respectivement comme étant *U. intestinalis/linza* (Linnaeus 1753), *U. prolifera* (Müller 1778) et *U. pseudo-curvata* (Koeman et Hoek 1981)/*U. rigida* (Agardh, 1823). La culture de germes d'ulves issue de la sporulation de l'espèce en lame *U. pseudo-curvata/U. rigida* a abouti au développement de deux morphotypes : l'un filamenteux principalement sous forme fixée et l'autre en lame principalement sous forme libre, questionnant alors l'exactitude de l'identification taxonomique réalisée sur la base de la morphologie des individus. Plusieurs études ont en effet révélé, à partir d'analyses moléculaires, une forte similarité génétique entre l'espèce foliacée *U. pseudo-curvata* et l'espèce filamenteuse *U. compressa* (Linnaeus 1753), concluant qu'*U. pseudo-curvata* était une variation morphologique de *U. compressa* (Tan et al. 1999, Blomster et al. 2002, Maggs et al. 2024). Cette espèce est en effet connue pour sa grande plasticité phénotypique et morphologique (Leskinen et al. 2004 ; Steinhagen 2019 ; Liu et al. 2020 ; Figure 28). Leskinen et al. (2004) ont observé que les spécimens d'*U. compressa* étaient pratiquement tous composés de branches en milieu marin tandis qu'elles ne l'étaient pas dans les eaux mésohalines.

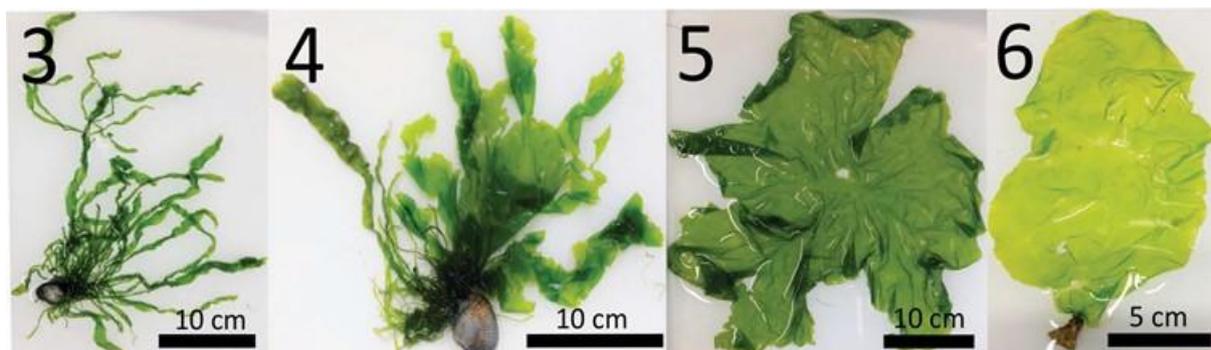


Figure 28. Diversité morphologique de spécimens d'*U. compressa* prélevés en mer de Wadden en septembre 2015 : (3) la morphologie holotype, (4) morphologie tubulaire et pseudo-foliacée, 5) la morphologie foliacée sans rhizoïde, (6) la forme foliacée avec rhizoïdes (tiré de Steinhagen et al. 2019).

U. prolifera est également une espèce hautement polymorphe (Blomster et al. 2002 ; Zhang et al. 2013 ; Gao et al. 2016 ; Huan et al. 2023). Zhang et al. (2013) ont notamment mis en évidence quatre morphologies différentes de l'espèce *U. prolifera* composant les marées vertes en Mer Jaune : une forme filamenteuse, tubulaire, kystique et foliacée. Des variations spatiales ont été relevées associées aux variations de conditions environnementales ; les formes filamenteuses dominant le sud de la Mer Jaune tandis que les formes tubulaires et kystiques étant prédominantes au nord. Enfin *U. intestinalis* et *U. linza* se caractérisent aussi par des changements morphologiques en réponse à des variations de conditions environnementales telles que la salinité (Leskinen et al. 2004) ou la température de l'eau (Kwang et al. 1991).

Ainsi, la morphologie de toutes les espèces identifiées dans notre étude apparait dépendante des conditions environnementales. La diversité spécifique évaluée dans la présente étude pourrait en conséquence être biaisée, certaines espèces pouvant correspondre à plusieurs morphotypes d'une seule et même espèce. Les variations de formes pourraient être induites par des variations locales des conditions environnementales (*i.e.* température, salinité, apports en nutriments), possiblement induites par l'apport d'eau douce ou des différences d'hydrodynamisme. Selon Rybak et al. (2015), les eaux mésohalines (5-18 PSU) favoriseraient les formes tubulaires tandis que les formes foliacées préféreraient les eaux euhalines (30-40 PSU) et polyhalines (18-30 PSU). La disponibilité de substrat pour la fixation des thalles pourrait également favoriser un morphotype plutôt qu'un autre. Les espèces fixées sont en effet soumises à des conditions environnementales différentes de celles des espèces dérivantes, impliquant une adaptation morphologique spécifique (Bermejo et al. 2019 ; Steinhagen 2019 ; Huan et al. 2023).

Dans notre étude, la majorité des germes d'ulves en lame qui étaient fixés s'est développée sous forme filamenteuse tandis que les formes foliacées étaient majoritairement sous forme libre dans le milieu d'incubation. Le bullage appliqué pourrait avoir mis en suspension certains germes, expliquant l'obtention des deux morphotypes dans un milieu soumis aux mêmes conditions physico-chimiques. La culture des algues dans des erlenmeyers pourrait également avoir impliqué un gradient de lumière de la surface au fond, engendrant des conditions lumineuses favorables à l'une ou l'autre des formes d'ulve. Un autre paramètre important pouvant expliquer l'obtention d'une ulve filamenteuse à partir de la germination de cellules de reproduction issues d'une ulve en lame concerne la composition bactérienne du milieu d'incubation. Plusieurs études ont en effet montré le rôle crucial des bactéries dans la morphogénèse des ulves (Matsuo et al. 2005 ; Wichard et al. 2015, 2023). Dans notre étude, des conditions stériles ont été appliquées modifiant en conséquence la composition bactérienne *in situ* des spécimens prélevés. Enfin, l'obtention de deux morphotypes différents issus d'un même individu d'ulve pourrait être due à l'existence de deux types de cellules de reproduction différentes au sein d'un même thalle (Reddy et al. 1989 ; Cardoso et al. 2024).



2. Identification des vecteurs de reconduction sur la période hivernale

De décembre à février, de petits thalles/fragments d'ulves ont été observés en plusieurs endroits de la vasière de Séné-Cantizac. Dans l'eau et la vase ont également été détectées des micropropagules d'ulves, associées à la fois à des cellules de reproduction (*i.e.* gamètes/spores) et des fragments de thalles microscopiques. Les analyses taxonomiques ont montré que les espèces associées à ces structures hivernales (*U. pseudo-curvata/U. rigida*, *U. intestinalis/U. linza*, *U. prolifera*) étaient celles qui composaient les marées vertes des deux saisons encadrant l'hiver 2023-2024. Ces résultats suggèrent que les fragments d'ulves et les micropropagules constituent des vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes sur la vasière de Séné-Cantizac, et probablement sur les vasières du Golfe du Morbihan de manière générale (Figure 29). Nos résultats concordent avec les observations faites dans les eaux côtières de Chine (*e.g.* Mer Jaune, Mer de Bohai), où ces différents vecteurs de reconduction sont connus pour jouer un rôle déterminant dans l'initiation des proliférations d'*U. prolifera* chaque année (Gao et al. 2010 ; Liu et al., 2012; Han et al., 2018 ; Cao et al. 2023). En fin de saison, en réponse à la diminution saisonnière de la température de l'eau et de l'intensité lumineuse, les thalles constituant la marée verte et les micropropagules présentes dans le milieu sont capables de ralentir leur métabolisme et d'entrer en état de dormance tout l'hiver, en attendant le retour des conditions printanières plus favorables à leur croissance (Li et al. 2024). Plusieurs expérimentations en conditions contrôlées de laboratoire ont démontré leur capacité à survivre plusieurs mois à l'obscurité et à de faibles températures (Vermaat et Sand-Jensen 1987 ; Schories, 1995 ; Huo et al. 2021). Dans la zone d'étude, la température de l'eau se maintient généralement à des niveaux non-délétères pour les ulves ($> 7^{\circ}\text{C}$, station REPHY Roche Colas 061-P-073 d'Ifremer). Au cours de l'hiver 2023-2024 plus particulièrement, la température de l'eau de mer s'élevait en moyenne à $9,0 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$.

Les fragments d'ulves, principalement associés aux ulves en lame, étaient localisés dans le haut bathymétrique, en bordure et dans les cuvettes des schorres. Dans ces zones, le transport des thalles hors de la vasière est limité par une faible courantologie et la présence de végétation qui agit comme une barrière physique. Le sud-ouest de la vasière (Le Morboul) est la zone où les dépôts d'algues vertes étaient les plus importants et où les thalles d'ulves étaient les plus développés. Il s'agit en effet d'une zone particulièrement abritée du vent et des courants de par sa configuration, favorisant en conséquence l'accumulation des algues et leur développement. On notera néanmoins une évolution saisonnière de ces surfaces d'algues vertes au cours de l'hiver 2023-2024 : de décembre à janvier, une forte diminution des stocks d'algues a été observée. Seuls les stocks présents dans les niveaux bathymétriques les plus hauts se sont maintenus, suggérant une évacuation des fragments d'ulves hors de la vasière entre les deux missions de suivis. La fin du mois de décembre et le mois de janvier se sont caractérisés par (1) des conditions particulièrement venteuses (Figure 26), ainsi que par (2) des vents dominants orientés nord et nord-est au moment des plus grands coefficients de marée, qui ont pu favoriser le transport des ulves. Ces conditions de vents (force et orientation) et de coefficients de marée ont pu engendrer une plus forte courantologie, qui a favorisé le transport des ulves hors de la vasière.

L'abondance de micropropagules d'ulves présentes dans l'eau au nord et sud-est de la vasière de Séné-Cantizac était du même ordre de grandeur que celles estimées sur la période hivernale en Mer Jaune (< 30 individus. L^{-1} ; Han et al. 2019 ; 2022). En comparaison, les micropropagules étaient plus abondantes dans le nord-ouest de la vasière (> 100 individus. L^{-1}). Dans cette zone, les dépôts d'algues vertes étaient les plus importants et les algues y étaient les plus développées, suggérant une production plus importante de cellules de reproduction et de microfragments dans le milieu. Mais ces valeurs restent relativement faibles par rapport aux abondances attendues en périodes printanières et estivales (jusqu'à 2700 individus. L^{-1} ; Han et al. 2015, 2019 ; Miao et al. 2020 ; Zhao et al. 2022). La production de spores et de gamètes est généralement faible voire quasi-nulle en hiver, tandis qu'elle est maximale à la fin du printemps et début d'été en lien avec l'augmentation de la biomasse algale saisonnière (Lotze et al. 1999; Han et al. 2015 ; Han et al. 2019). D'autre part, la faible abondance de microfragments dans l'eau de mer serait induite par la faible pression de broutage et les faibles biomasses algales qui caractérisent la période hivernale (Santelices et Paya 1989). La détection de ces micropropagules dans l'eau de mer en hiver implique que les fragments d'ulves résiduels peuvent poursuivre une dissémination de cellules de reproduction au cours de l'hiver (moins intense qu'au printemps et en été), même si ces cellules ne germeront qu'au retour des conditions printanières.



Une variabilité spatiale du nombre de micropropagules dans le sédiment a également été mise en évidence dans notre étude, mais ne semble pas corrélée à la variabilité spatiale observée pour les échantillons d'eau de mer. De manière générale, l'abondance de micropropagules dans le sédiment était inférieure à 21 individus.g⁻¹, en accord avec les résultats de Liu et al. (2012) en Mer Jaune. Une abondance beaucoup plus élevée (652 individus.g⁻¹) a été observée au niveau du site 2, localisé au sud-est de la vasière (Figure 2). Il s'agissait du seul site caractérisé par un sédiment sablo-vaseux, les autres sites étant plutôt vaseux. Le sédiment sablo-vaseux se caractérise par une taille de particules et une perméabilité plus élevées que le sédiment vaseux. Ces caractéristiques pourraient d'une part favoriser l'enfouissement des micropropagules, limitant en conséquence l'ingestion par les organismes filtreurs (Schories 1995). Park et Hwang (2011) ont en effet montré que le taux de survie des micropropagules d'*U. prolifera* diminuait avec la taille des particules du sédiment. D'autre part, la nature du sédiment sablo-vaseux pourrait accroître le succès de fixation des germes d'ulves en début de printemps.

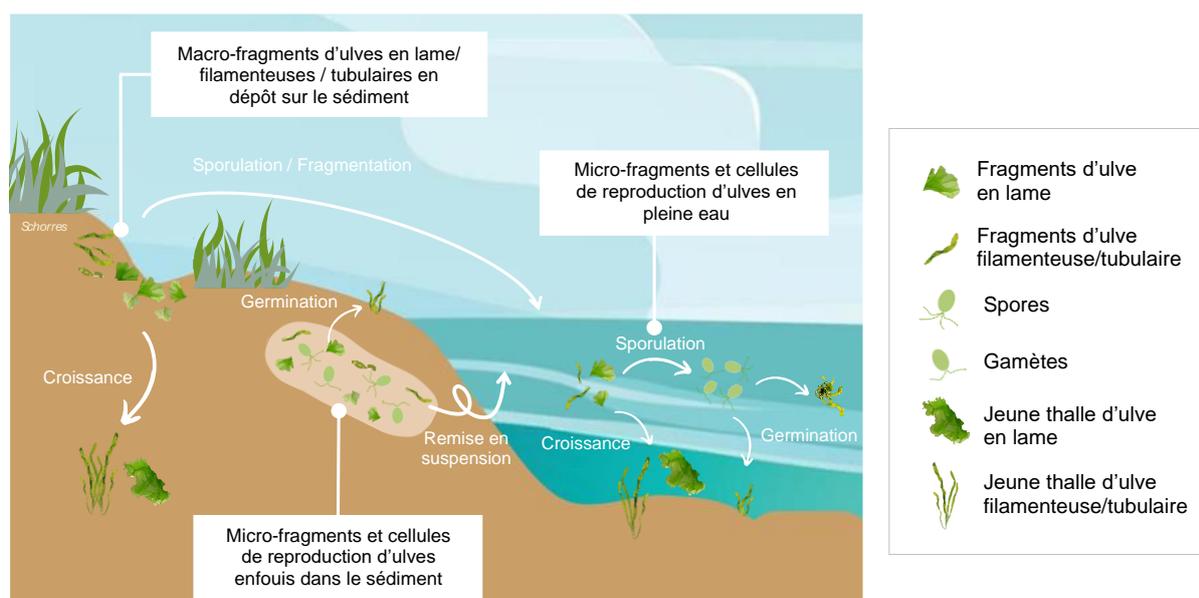


Figure 29. Identification des vecteurs de reconduction sur une vasière type du Golfe du Morbihan et représentation schématique des mécanismes impliqués dans l'initiation du bloom d'algues vertes au printemps.

3. Rôle des stocks résiduels d'ulves dans l'initiation du bloom au printemps

Notre expérimentation en laboratoire a mis en évidence deux processus biologiques distincts en réponse à des conditions printanières de température et de lumière à savoir une forte croissance des fragments d'ulves (macro et microscopiques) dès les premiers jours d'incubation ou une sporulation. Ceci suggère le déclenchement de ces deux processus (croissance végétative ou reproduction) dans le milieu en début de printemps (Figure 29). La croissance végétative engendrera un gain de biomasse rapide sur la vasière, tandis que la sporulation permettra une dissémination des cellules de reproduction dans l'eau de mer et le développement de nouveaux individus. Selon Zhang et al. (2013), un fragment de thalle de 1 cm² d'*U. prolifera* a le potentiel de libérer 2,84–6,62×10⁶ spores ou 1,14–2,65×10⁷ gamètes selon qu'il s'agisse d'un sporophyte ou d'un gamétophyte (cf. le cycle de reproduction des ulves en Annexe). Lotze et al. (1999) ont démontré que les ulves étaient capables d'émettre en continu jusqu'à 1,2.10⁶ spores.m⁻².h⁻¹ d'avril à octobre. Dans notre étude, les jeunes individus d'*Ulva pseudo-curvata* issus de la germination de micropropagules, ont eux-mêmes libéré des spores/gamètes dans le milieu d'incubation à l'issue de 60 jours d'expérimentation, illustrant la rapidité de reproduction des espèces présentes sur la vasière. Ces performances de reproduction ont pu également être observées dans le nord de l'Allemagne : *U. pseudo-curvata* est capable d'émettre des gamètes toutes les semaines au cours de l'été pendant 1 à 5 jours et tous les 15 jours au cours des périodes les plus froides ; chaque phase de reproduction étant séparée par une phase de croissance végétative (Lüning et al. 2008). Après l'émission des spores/gamètes, les taux de germination sont par ailleurs généralement très élevés (> 90 % ; Zhang et al. 2013 ; Huo et al. 2021).



Les conditions printanières appliquées dans notre expérimentation ont également déclenché la germination des cellules de reproduction qui étaient déjà présentes en sortie d'hiver dans l'eau et le sédiment. La température et la lumière seraient les facteurs de contrôle les plus déterminants pour la germination des espèces d'ulves. En milieu contrôlé de laboratoire, il a été montré que les espèces *U. prolifera*, *U. intestinalis*, *U. linza* et *U. compressa* ne germaient ni à des températures inférieures ou égales à 5°C, ni à l'obscurité (Lotze et al. 1999 ; Song et al. 2015 ; Huo et al. 2021). D'après les données de la littérature, la germination des cellules nécessite une température minimale de 10°C environ, et une faible intensité lumineuse ($> 1 \mu\text{mol.photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Les températures et les intensités lumineuses optimales seraient comprises entre 10-25°C et 80-160 $\mu\text{mol.photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivement. Mais ces conditions varient en fonction des espèces (Song et al. 2015). Dans notre étude, la température (15°C) et l'intensité lumineuse (150 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) appliquées pour simuler les conditions printanières sur la vasière de Cantizac étaient donc suffisantes pour déclencher la germination des spores/gamètes présents dans le milieu en hiver. La majorité des germes était associée à des ulves filamenteuses/tubulaires (*U. linza/U.intestinalis* et *U. prolifera*), ce qui peut laisser supposer que ces conditions étaient particulièrement favorables à ces espèces. À l'inverse, les germes d'ulves en lame (*U. pseudocurvata/U. rigida*) étaient peu abondants ce qui pourrait traduire (1) soit une plus faible abondance de cellules de reproduction de ces espèces dans le milieu en sortie d'hiver, (2) soit des conditions de lumière et de température non optimales pour la germination de ces espèces en début de printemps.

En résumé, en fin d'hiver et début de printemps, l'augmentation de la température de l'eau de mer et de l'intensité lumineuse permet une croissance rapide des fragments résiduels d'ulves qui persistent sur la vasière au cours de l'hiver et déclenche des phénomènes de sporulation qui disséminent des cellules de reproduction dans le milieu (Figure 29). Ces conditions environnementales engendrent en parallèle une germination des micropropagules présentes dans le sédiment et l'eau. Il est probable que les événements de vent fort, encore nombreux au cours de cette période (Figure 26), contribuent également à mettre en suspension dans la colonne d'eau les micropropagules enfouies dans le sédiment. En mer Jaune, l'hydrodynamisme du milieu joue un rôle clé en début de saison dans la dissémination des micropropagules d'*U. prolifera* contenues dans le sédiment sous-jacent aux radeaux de culture de *Neopyropia yezoensis* (Song, 2009; Wang et al., 2010). Les cellules de reproduction remises en suspension aboutissent à des germes fixés ou dérivants, qui poursuivent leur croissance et peuvent rapidement constituer une nouvelle source de gamètes/spores pour le milieu (Cao et al. 2023). Les conditions hydrodynamiques agitées engendrent également une fragmentation des thalles, la reproduction végétative (production de nouveaux individus) et stimule l'émission de spores dans le milieu (Santelices et Paya, 1989 ; Gao et al. 2010 ; He et al. 2019). Les stocks résiduels d'ulves présents en fin d'hiver sur la vasière de Séné-Cantizac permettent ainsi une reconduction efficace de la marée verte en début de saison.

4. Identification des facteurs de contrôle de la dynamique de prolifération sur la vasière de Séné-Cantizac

Les dynamiques saisonnières des proliférations d'algues vertes sur la vasière de Séné-Cantizac observées au cours de deux années successives (2023 et 2024) correspondent à ce qui est typiquement documenté dans la littérature pour les estuaires en zone tempérée (Jeffrey et al., 1995; Malta et Verschuure, 1997 ; Bermejo et al. 2022). Le bloom s'amorce généralement en début de printemps (avril/mai), atteint des biomasses algales maximales sur la période estivale (juillet-septembre) et décline rapidement en automne (fin septembre-octobre) en lien avec l'évolution de la température et de l'ensoleillement. Des différences de dynamique saisonnière ont néanmoins été observées entre les deux saisons étudiées. La saison 2023 s'est caractérisée par une initiation du bloom dès le mois d'avril, par une rapide augmentation des biomasses de juin à juillet et par un maintien de fortes surfaces d'algues échouées de juillet à septembre. En comparaison, la prolifération d'algues vertes a débuté plus tardivement la saison suivante (juin) et les biomasses ont ensuite augmenté progressivement jusqu'à septembre. Les surfaces d'algues vertes échouées en 2024 étaient par ailleurs significativement inférieures à celles relevées de 2023 au cours de la période estivale.

Au cours des deux saisons productives 2023 et 2024, les conditions nutritives (en azote et phosphore) ont été non limitantes pour la croissance des ulves de la vasière de Séné-Cantizac, écartant la disponibilité en nutriments

comme facteur de contrôle de la prolifération. Par ailleurs, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre les surfaces d'algues vertes échouées et les différents paramètres abiotiques compilés (Figure 27 et Tableau 4). Ce résultat suggère que la dynamique de prolifération des algues vertes sur la vasière de Séné-Cantizac n'est pas directement contrôlée par un des facteurs analysés. Il est probable que d'autres facteurs, non pris en compte dans l'analyse statistique entrent en jeu et/ou que les interactions entre les différents facteurs soient trop complexes pour être mis en évidence statistiquement avec le jeu de données à disposition. En particulier, la quantité d'ulves résiduelle présente en début de printemps semble un facteur déterminant dans l'initiation de la prolifération. Cette quantité d'ulves résiduelle dépend des biomasses algales produites la saison précédente mais aussi des conditions environnementales de l'hiver (notamment en termes de vent, de température de l'eau, d'ensoleillement). Les faibles surfaces d'algues vertes observées en 2024 en comparaison de 2023 pourraient effectivement résulter de faibles stocks d'ulves résiduels présents en début de saison. En octobre 2023, les biomasses algales présentes sur la vasière étaient particulièrement faibles en comparaison des années précédentes (Figure 30). Par ailleurs, la période hivernale 2023-2024 s'est caractérisée par des conditions de vent non favorables (en termes de force et d'orientation) au maintien des ulves sur la vasière, qui ont abouti à une forte réduction des stocks présents de décembre à janvier (cf. Discussion, partie 2). En février, les stocks d'ulves présents avaient peu évolué, probablement à cause des conditions d'ensoleillement non-optimales (Figure 25). En 2023, nous pouvons supposer que les stocks résiduels d'ulves au printemps étaient relativement plus importants qu'en 2024 : les surfaces d'algues vertes échouées d'octobre 2022 étaient en effet supérieures à celles d'octobre 2023 (Figure 30), et les conditions hivernales de vent ont été plus favorables qu'au cours de l'hiver 2023-2024 (*i.e.* moins de jours de vent modéré-fort et orientation des vents sud et sud-ouest). Par ailleurs, les mois de mai et juin se sont caractérisés par une température de l'eau et un ensoleillement supérieurs aux normales de saison, ce qui a probablement stimuler la croissance des ulves et initier la prolifération.



Figure 30. Photographies aériennes de la zone nord de la vasière de Séné-Cantizac aux mois d'octobre des années 2020 (a), 2021 (b), 2022 (c) et 2023 (d).

Trois morphologies d'ulves (*i.e.* tubulaires, filamenteuses et en lame) composaient les proliférations d'algues vertes sur la vasière en 2023 et 2024. Ces trois morphologies se sont distinguées par des dynamiques de croissance



différentes au cours de la saison : les biomasses algales étaient dominées par les ulves filamenteuses/tubulaires au printemps et début d'été, puis elles étaient ensuite co-dominées par les trois morphologies en été et début d'automne. Des dynamiques de développement très similaires ont été précédemment observées dans plusieurs estuaires irlandais (Jeffrey et al., 1995 ; Bermejo et al., 2019 ; Bermejo et al., 2022), ainsi que dans d'autres vasières bretonnes (e.g. vasière du Lédano, Lézardrieux) suivies dans le cadre de projets menés par le CEVA (CIMAV P3 2018-2021 ; Rantrans). Ces observations suggèrent que les blooms d'algues vertes se composent de différentes espèces/morphotypes d'ulves possédant des caractéristiques écophysiologiques distinctes nécessitant des conditions environnementales spécifiques ainsi que des réponses distinctes à des facteurs de stress (Bermejo et al., 2019). Dans le cadre de notre expérimentation écophysiologique, les ulves filamenteuses/tubulaires cultivées dans des conditions printanières se sont développées plus rapidement que les ulves en lame : à l'issue de 14 jours d'incubation aux conditions printanières, elles atteignaient généralement des tailles supérieures à 10 cm tandis que les thalles en lame faisaient 1-2 cm. Ces résultats suggèrent que les conditions printanières appliquées étaient plus favorables à la croissance des ulves filamenteuses/tubulaires qu'à celle des ulves en lame. Cela pourrait également expliquer que la majorité des germes quantifiés dans notre étude était associée à des ulves filamenteuses/tubulaires. Song et al. (2015) ont d'ailleurs montré que les conditions environnementales déclenchant la germination des cellules de reproduction étaient spécifiques à chaque espèce d'ulves composant les proliférations d'algues vertes en mer Jaune (*U. prolifera*, *U. linza* et *U. compressa*), justifiant probablement les successions d'espèces observées au cours de la saison. La pré-dominance saisonnière des morphologies tubulaires/filamenteuses sur la vasière en début de saison pourrait par ailleurs être liée à l'hydrodynamisme de la zone (Bermejo et al., 2022). Les morphologies en lame sont en effet majoritairement présentes sous forme libre, contrairement aux formes filamenteuses/tubulaires qui sont principalement fixées à un substrat. Elles seraient donc plus susceptibles d'être exportées hors de la vasière, sous l'action des courants, des vagues et du balancement des marées. La diminution saisonnière des coups de vent sur la période s'étendant de mai à août favoriserait le maintien des thalles sur la vasière et la prise de biomasse observée au cours de la saison (Figure 26).

En automne (octobre 2023 et 2024), la prolifération d'algues vertes sur la vasière a diminué rapidement en réponse à la diminution de l'ensoleillement et de la température. Le retour de conditions plus venteuses est susceptible de favoriser la fragmentation des thalles et leur transport hors de la vasière. Les conditions de température et de lumière automnales ralentissent le métabolisme des fragments d'ulves résiduels, et les micropropagules présents en pleine eau ou dans le sédiment entrent en dormance, jusqu'au printemps suivant (Lotze et al. 1999 ; Cao et al. 2023).

5. Implication dans la gestion des marées vertes

Notre étude apporte de nouveaux éléments de connaissance sur la dynamique des proliférations des algues vertes sur les vasières, et met plus particulièrement l'accent sur le rôle des vecteurs de reconduction dans l'établissement des marées vertes. La prévention et le contrôle des stocks résiduels d'ulves pourraient potentiellement retarder le démarrage des proliférations en début de saison et limiter leur intensité (Cao et al. 2023). Néanmoins, la mise en place de moyens d'élimination des stocks résiduels hivernaux nécessiterait au préalable d'évaluer la contribution de chaque type de vecteur à la biomasse produite au printemps suivant.

Le ramassage des thalles sur la période hivernale/début de printemps au niveau des zones principales d'accumulation constitue une approche intéressante visant à supprimer/limiter la contribution des macro-fragments à l'initiation de la marée verte suivante. Les vasières constituant des milieux difficiles d'accès, l'exploration de systèmes de ramassage par la voie maritime reste à privilégier. Les principaux critères à considérer étant : le rendement, l'impact environnemental et le coût ainsi que le potentiel de transposition aux différentes configurations des sites touchés par les marées vertes.

L'autre levier d'action concerne l'éradication des micropropagules (He et al. 2019). Cette action s'avère néanmoins plus complexes. Plusieurs stratégies basées sur des méthodes de contrôle chimiques, biologiques et physiques ont été envisagées ces dernières années pour limiter la contribution des micropropagules aux marées vertes de Chine (Xia et al. 2022 ; Li et al. 2024). En termes de méthode chimique, l'utilisation d'argile modifiée



s'est récemment montrée efficace pour éliminer les micropropagules d'*U. prolifera* par floculation et inhiber leur germination (Li et al. 2015 ; 2020). Cependant, une étude d'impact reste encore nécessaire pour évaluer les potentiels effets négatifs associés à l'apport d'argile dans le milieu. Les méthodes de contrôle biologique ciblent la prédation par des organismes filtreurs (moules, huîtres), les compétitions interspécifiques et interactions allélopathiques (Liu et al., 2015; Liu et al., 2018 ;Gao et al. 2018 ; Fu et al. 2022). Gao et al. (2018) ont montré que l'huître *Crassostrea gigas* et la moule *Mytilus edulis* étaient capables de filtrer environ $63,7.10^4$ de micropropagules d'*U. prolifera* par jour, réduisant en conséquence le nombre de micropropagules présentes dans le milieu. La macroalgue *N. yezoensis* aurait la capacité, en produisant des substances allélopathiques, d'inhiber la germination des cellules de reproduction d'*U. prolifera* et sa croissance (Fu et al. 2022). La fixation des gamètes d'*U. prolifera* pourrait également être inhibée par des microalgues telles qu'*Alexandrium* spp., *Prorocentrum lima* ou *Karenia mikimotoi* (Liu et al., 2015; Liu et al., 2018). Néanmoins, la complexité des interactions biologiques *in situ* questionne sur l'efficacité de ces méthodes pour éliminer totalement les micropropagules du milieu (Liu et al., 2018 ; Cao et al. 2023). Les méthodes de contrôle physique documentées dans la littérature concernent plus particulièrement les radeaux de culture de *N. yezoensis* en Chine, qui favorisent la fixation des micropropagules d'*U. prolifera*, et l'initiation des marées vertes (Cao et al. 2023). Plusieurs études ont montré que l'utilisation de matériaux lisses, peu rugueux (*e.g.* poteaux en bambou, caoutchouc, sacs de farine de poisson) et de revêtements anti-adhésifs sur les cordes des lignes de culture de *N. yezoensis* (*e.g.* fluor organique) permettrait de limiter la fixation des micropropagules d'ulves sur les radeaux et d'inhiber leur germination (Geng et al. 2018 ; Liu et al. 2018 ; Song et al. 2018). Cette stratégie pourrait constituer une base de réflexion pour nos pratiques locales, telles que les concessions conchylicoles, dont les structures représentent certainement un substrat propice à la fixation des micropropagules d'ulves, qui pourront ensuite germer, se développer et être source de nouvelles cellules de reproduction.

Ces mesures de gestion associées au contrôle des stocks résiduels d'ulves ne pourraient à elles-seules éliminer les phénomènes de marées vertes. Elles représentent un moyen de lutte curatif, au même titre que les activités de ramassage réalisées sur le littoral breton au cours de la saison, pour limiter la biomasse saisonnière produite. Le levier d'action pour lutter contre les marées vertes reste la réduction des apports nutritifs dans le milieu. Les mesures de gestion évoquées dans ce rapport s'intégreraient donc dans un contexte de poursuite des efforts de limitation des fuites d'azote issues des bassins versants.



CONCLUSION & PERSPECTIVES

Deux types de vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes ont été identifiés sur la vasière de Séné-Cantizac : les fragments de thalles visibles à l'œil nu et les micropropagules comprenant à la fois des fragments et des cellules de reproduction (*i.e.* gamètes/spores) de taille microscopique. Ces stocks résiduels hivernaux réagissent à l'établissement des conditions de température et de lumière printanières, qui stimulent leur croissance, et déclenchent des épisodes de sporulation et de germination des cellules de reproduction. Ces différents processus permettent aux ulves de gagner rapidement en biomasse et de disséminer efficacement de nouveaux individus sur la vasière. Notre étude ciblait le site pilote de Séné-Cantizac, mais apporte plus largement de nouveaux éléments de connaissance sur la dynamique des proliférations des algues vertes sur les vasières du Golfe du Morbihan, et plus généralement sur les vasières de Bretagne.

La dynamique saisonnière des proliférations d'algues vertes sur la vasière de Séné-Cantizac est typiquement celle décrite pour les estuaires en zone tempérée. Au cours des deux années successives, les proliférations étaient composées de plusieurs espèces d'ulves (identifiées à partir de leur morphologie) l'algue filamenteuse *U. prolifera*, l'ulve tubulaire *U. intestinalis/linza* et l'algue en lame *U. pseudo-curvata/rigida*. Néanmoins, la plasticité morphologique et phénotypique qui caractérise ces espèces en réponse aux conditions environnementales, questionne l'exactitude de ces identifications taxonomiques basées sur des critères morphologiques. La diversité spécifique évaluée sur la vasière ne pourrait être confirmée qu'au moyen de l'outil moléculaire. Cette confirmation serait par ailleurs d'intérêt pour mieux caractériser la dynamique de prolifération sur la vasière. En effet, des dynamiques de croissance différentes ont pu être mises en évidence entre ces trois formes d'ulves ; le développement des ulves tubulaires/filamenteuses étant rapidement initié au printemps, tandis que la prolifération des ulves en lame semble retardée au début de l'été. Les facteurs de contrôle de la composition spécifique des proliférations d'algues vertes restent à être identifiés. Nos résultats suggèrent que les conditions printanières de lumière et de température semblent plus favorables à la croissance des formes filamenteuses et tubulaires. Par ailleurs, les ulves en lame, majoritairement présentes sous forme libre, seraient plus mobiles et soumises à l'influence des courants, des vagues et du balancement des marées. L'établissement et la prise de biomasse des ulves en lame pourrait donc être plus lente que pour les ulves filamenteuses/tubulaires, qui sont principalement fixées à un substrat.

La mise en relation de l'évolution saisonnière des surfaces d'algues vertes avec l'évolution des paramètres environnementaux sur deux années consécutives, suggère que les stocks d'ulves résiduels (associés au macro-fragments) en sortie d'hiver conditionnent la dynamique et l'intensité de la marée verte dans cette vasière. Afin de confirmer le rôle clé de ce vecteur de reconduction dans l'initiation des marées vertes dans ces systèmes de vasière, l'analyse pourrait être reproduite sur d'autres années et intégrer d'autres vasières caractérisées par des dynamiques saisonnières de prolifération différentes en termes d'intensité ou de succession d'espèces notamment. Dans cette optique, le CEVA pourrait exploiter sa base de données contenant les photographies aériennes acquises sur le littoral breton d'avril à octobre depuis 2008 dans le cadre des suivis RCO/RCS marées vertes (DCE). Les surfaces d'algues vertes échouées pourraient être évaluées sur plusieurs vasières aux dynamiques distinctes et sur une période de temps donnée, puis mises en relation avec l'évolution des conditions environnementales.

Nos résultats confirment les observations faites dans les baies sableuses concernant le rôle du stock hivernal associé aux macro-fragments dans la reconduction de la prolifération au printemps suivant. Mais, ils démontrent pour la première fois l'existence d'un stock d'ulves résiduel invisible, présent dans le sédiment et en pleine eau. Ces nouveaux résultats interrogent le niveau de contribution de chaque type de vecteur de reconduction (*i.e.* macro-fragments et micropropagules) à la biomasse saisonnière produite. Ces informations sont en effet essentielles à la définition de mesures de gestion adaptées à la lutte contre les marées vertes. Tandis que le ramassage des thalles sur la période hivernale/début de printemps au niveau des zones principales d'accumulation constitue une approche intéressante pour limiter la contribution des macro-fragments à l'initiation de la marée verte suivante, la gestion des micropropagules s'avère plus complexe. Parmi les méthodes d'éradication documentées dans la littérature, les méthodes physiques visant à limiter la fixation des



micropropagules s'avèrent les plus pertinentes à l'heure actuelle. Néanmoins, une identification des substrats favorisant la fixation de ces micropropagules serait au préalable nécessaire au niveau des vasières bretonnes, avant d'envisager une application de ces méthodes. Par analogie aux marées vertes de Chine où les radeaux de culture de *Neopyropia yezoensis* soutiennent l'initiation des proliférations, les structures associées aux activités humaines présentes sur le littoral (e.g. structures conchylicoles) pourraient constituer des substrats propices à la fixation des micropropagules. L'intensification des marées vertes actuellement observée en zones de vasière, où les activités conchylicoles continuent de se développer, justifierait d'orienter les pistes de recherche vers ces structures. Par ailleurs, identifier les facteurs qui favorisent l'enfouissement et la conservation des micropropagules dans le sédiment permettrait de pouvoir localiser les zones de forte abondance et d'orienter les mesures de gestion. Dans cette optique, la densité des micropropagules dans l'eau et le sédiment pourrait être caractérisée au sein de vasières possédant 1) différents types de substrats potentiellement propices à la fixation de ces micropropagules (e.g. structures conchylicoles) et 2) différentes natures de sédiment pouvant influencer l'enfouissement de ces structures de dissémination microscopiques, tout en considérant l'hydrodynamisme. Nos résultats suggèrent en effet que le sédiment sablo-vaseux favoriserait l'enfouissement des micropropagules et potentiellement leur fixation. En parallèle, l'évolution temporelle des stocks hivernaux de macro-fragments pourrait être suivie. Mise en relation avec la dynamique des proliférations d'algues vertes au cours de la période productive et l'évolution des conditions environnementales, ces données permettraient également d'évaluer le rôle respectif des deux types de vecteurs de reconduction dans l'établissement de la marée verte au cours de la saison suivante. Une cartographie des vasières intégrant les couvertures d'algues vertes, la granulométrie du sédiment, la courantologie ainsi que les zones d'activités conchylicoles pourrait être établie afin d'étendre la réflexion à l'échelle de la Bretagne. Les mesures de gestion évoquées dans ce rapport, ne pourront à elles-seules éradiquer les proliférations d'algues vertes sur le littoral breton, mais pourraient, dans un contexte de poursuite des efforts réalisés par les bassins versants pour limiter les niveaux d'eutrophisation des eaux côtières, contribuer à limiter les biomasses produites sur le long-terme.



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agardh, C. A. (1823) *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis*. In : Lund., p. 399–531.
- Bermejo, Ricardo; Golden, Nessa; Schrofner, Elena; Knöller, Kay; Fenton, Owen; Serrão, Ester; Morrison, Liam (2022) Biomass and nutrient dynamics of major green tides in Ireland: Implications for biomonitoring. In : *Marine pollution bulletin*, vol. 175, p. 113318. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2021.113318.
- Bermejo, Ricardo; Heesch, Svenja; Mac Monagail, Michéal; O'Donnell, Moya; Daly, Eve; Wilkes, Robert J.; Morrison, Liam (2019) Spatial and temporal variability of biomass and composition of green tides in Ireland. In : *Harmful Algae*, vol. 81, p. 94–105. DOI: 10.1016/j.hal.2018.11.015.
- Blomster, Jaanika; Bäck, Saara; Fewer, David P.; Kiirikki, Mikko; Lehvo, Annamaija; Maggs, Christine A.; Stanhope, Michael J. (2002) Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) forming green tides. In : *American journal of botany*, vol. 89, n° 11, p. 1756–1763. DOI: 10.3732/ajb.89.11.1756.
- Juliet Brodie, Christine A. Maggs, David M. John, éd. (2007) *The green seaweeds of Britain and Ireland* : British Phycological Society.
- Cao, Jiaxing; Liu, Jinlin; Zhao, Shuang; Tong, Yichao; Li, Shuang; Xia, Zhangyi et al. (2023) Advances in the research on micropropagules and their role in green tide outbreaks in the Southern Yellow Sea. In : *Marine pollution bulletin*, vol. 188, p. 114710. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2023.114710.
- Cardoso, Isabel Luisa de Avelar (2024) Strain selection and optimization of *Ulva* spp. for land-based recirculating cultivation systems. Université de Bremen, Allemagne.
- CEVA, CIMAV P3 (2018, 2019, 2020, 2021). Complément d'étude sur les processus biologiques, hydrologiques et sédimentologiques impliqués dans les blooms macroalgues. Rapports de synthèse des études.
- CEVA, CIMAV P4 (2013, 2014, 2015). Programme d'intervention du CEVA en faveur de l'action régionale et interdépartementale pour la maîtrise des phénomènes de marées vertes, Projet 4 . Rapports de synthèse des études.
- CEVA, RaNTrans (2023). Rapid reduction of Nutrients in Transitional waters project. WP T1 Mise en oeuvre – Une nouvelle méthode mécanique de ramassage du dépôt d'algues. Rapports de synthèse de l'étude 62 pages.
- Chávez-Sánchez, Tonatiuh; Piñón-Gimate, Alejandra; Melton III, James T.; López-Bautista, Juan Manuel; Casas-Valdez, Margarita (2019) First report, along with nomenclature adjustments, of *Ulva ohnoi*, *U. tepida* and *U. torta* (Ulvaceae, Ulvales, Chlorophyta) from northwestern Mexico. In : *botm*, vol. 62, n° 2, p. 113–123. DOI: 10.1515/bot-2018-0007.
- Cohen, Risa A.; Fong, Peggy (2006) Using opportunistic green macroalgae as indicators of nitrogen supply and sources to estuaries. In : *Ecological applications* : a publication of the Ecological Society of America, vol. 16, n° 4, p. 1405–1420. DOI: 10.1890/1051-0761(2006)016[1405:uogmai]2.0.co;2.
- DAN, AKINORI; Hiraoka, Masanori; OHNO, MASAO; CRITCHLEY, ALAN T. (2002) Observations on the effect of salinity and photon fluence rate on the induction of sporulation and rhizoid formation in the green alga *Enteromorpha prolifera* (Muller) J. Agardh (Chlorophyta, Ulvales). In : *Fisheries science*, vol. 68, n° 6, p. 1182–1188. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2002.00553.x.
- Fort, Antoine; McHale, Marcus; Cascella, Kevin; Potin, Philippe; Usadel, Björn; Guiry, Michael D.; Sulpice, Ronan (2021) Foliose *Ulva* Species Show Considerable Inter-Specific Genetic Diversity, Low Intra-Specific Genetic Variation, and the Rare Occurrence of Inter-Specific Hybrids in the Wild. In : *Journal of phycology*, vol. 57, n° 1, p. 219–233. DOI: 10.1111/jpy.13079.
- Gao, Guang; Zhong, Zhihai; Zhou, Xianghong; Xu, Juntian (2016) Changes in morphological plasticity of *Ulva prolifera* under different environmental conditions: A laboratory experiment. In : *Harmful Algae*, vol. 59, p. 51–58. DOI: 10.1016/j.hal.2016.09.004.
- Gao, Shan; Chen, Xiaoyuan; Yi, Qianqian; Wang, Guangce; Pan, Guanghua; Lin, Apeng; Peng, Guang (2010) A strategy for the proliferation of *Ulva prolifera*, main causative species of green tides, with formation of sporangia by fragmentation. In : *PLOS ONE*, vol. 5, n° 1, e8571. DOI: 10.1371/journal.pone.0008571.
- Geng, Huixia; Yan, T.; Yu, Rencheng; Zhang, Qingchun; Kong, Fan-zhou; Zhou, M.-J (2018) Comparative study on germination of *ulva prolifera* spores on different substrates. In : *Oceanologia et Limnologia Sinica*, vol. 49, p. 1006–1013. DOI: 10.11693/hyh20180400075.
- Guan, Chen; Zhao, Xinyu; Qu, Tongfei; Zhong, Yi; Hou, Chengzong; Lin, Zhihao et al. (2022) Physiological functional traits explain morphological variation of *Ulva prolifera* during the drifting of green tides. In : *Ecology and evolution*, vol. 12, n° 1, e8504. DOI: 10.1002/ece3.8504.
- Guiry, M. D.; Guiry, G. M. (2004-2023) *AlgaeBase*. <https://www.algaebase.org>, éd.



- Han, H. B.; Hua, L.; Huo, Y. Z. (2015) The distribution features of *Ulva* microscopic propagules in Jiangsu Porphyra aquaculture regions before the outbreak of the green tides in Yellow Sea. In : J. Shanghai Ocean Univ., vol. 24, n° 3, p. 365–374.
- Han, Hongbin; Song, Wei; Wang, Zongling; Ding, Dewen; Yuan, Chao; Zhang, Xuelei; Li, Yan (2019) Distribution of green algae micro-propagules and their function in the formation of the green tides in the coast of Qinhuangdao, the Bohai Sea, China. In : Acta Oceanologica Sinica, vol. 38, n° 8, p. 72–77. DOI: 10.1007/s13131-018-1278-1.
- Han, Hong-bin; Song, Wei; HE, Pei-min; WANG, Zong-ling; DING, De-wen (2018) Tempo-spatial distribution of green algae micro-propagules in the Yellow Sea after the outbreak of the green tide in 2014. In : Chinese Journal of MARINE ENVIRONMENTAL SCIENCE, vol. 37, n° 6, p. 801–807. DOI: 10.12111/j.mes20180601.
- Hayden, Hillary S.; Blomster, Jaanika; Maggs, Christine A.; Silva, Paul C.; Stanhope, Michael J.; Waaland, J. Robert (2003) Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. In : European Journal of Phycology, vol. 38, n° 3, p. 277–294. DOI: 10.1080/1364253031000136321.
- He, Yanli; Wang, Yanhui; Hu, Chaoyang; Sun, Xue; Li, Yahe; Xu, Nianjun (2019) Dynamic metabolic profiles of the marine macroalga *Ulva prolifera* during fragmentation-induced proliferation. In : PLOS ONE, vol. 14, n° 5, e0214491. DOI: 10.1371/journal.pone.0214491.
- He, Pei-min; Zhang, Jianheng; Huo, Yuanzi; Cai, Chuner; ren, Xu; Qinqin, Lu et al. (2019) Green Tides of China.
- Hoffmann, A. J.; Santelices, B. (1991) Banks of algal microscopic forms: hypotheses on their functioning and comparisons with seed banks. In : Marine Ecology Progress Series, vol. 79, p. 185–194. DOI: 10.3354/meps079185.
- Huan, Li; Shi, Mengmeng; Wang, Xulei; Gu, Wenhui; Zhang, Baoyu; Liu, Xuehua et al. (2023) Morphological characteristics and genetic diversity of floating and attached *Ulva prolifera*--A case study in the Yellow Sea, China. In : Marine pollution bulletin, vol. 195, p. 115468. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2023.115468.
- Hughey, Jeffery R.; Gabrielson, Paul W.; Maggs, Christine A.; Mineur, Frédéric (2022) Genomic analysis of the lectotype specimens of European *Ulva rigida* and *Ulva lacinulata* (Ulveae, Chlorophyta) reveals the ongoing misapplication of names. In : European Journal of Phycology, vol. 57, n° 2, p. 143–153. DOI: 10.1080/09670262.2021.1914862.
- Hughey, Jeffery R.; Maggs, Christine A.; Mineur, Frédéric; Jarvis, Charlie; Miller, Kathy Ann; Shabaka, Soha Hamdy; Gabrielson, Paul W. (2019) Genetic analysis of the Linnaean *Ulva lactuca* (Ulveae, Chlorophyta) holotype and related type specimens reveals name misapplications, unexpected origins, and new synonymies. In : Journal of phycology, vol. 55, n° 3, p. 503–508. DOI: 10.1111/jpy.12860.
- Huo, Yuanzi; Kim, Jang Kyun; Yarish, Charles; Augyte, Simona; He, Peimin (2021) Responses of the germination and growth of *Ulva prolifera* parthenogametes, the causative species of green tides, to gradients of temperature and light. In : Aquatic Botany, vol. 170, p. 103343. DOI: 10.1016/j.aquabot.2020.103343.
- Jeffrey, D. W.; Brennan, M. T.; Jennings, E.; Madden, B.; Wilson, J. G. (1995) Nutrient sources for in-shore nuisance macroalgae: The Dublin Bay case. In : Ophelia, vol. 42, n° 1, p. 147–161. DOI: 10.1080/00785326.1995.10431501.
- Koeman, R.P.T.; van den Hoek, C. (1981) The taxonomy of *Ulva* (Chlorophyceae) in the Netherlands. In : British Phycological Journal, vol. 16, n° 1, p. 9–53. DOI: 10.1080/00071618100650031.
- Kwang Young, Kim; Young S.; In Kyu L. (1991) Growth and Morphology of *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. and *E. prolifera* (Muller) J. Ag. (Ulveae, Chlorophyceae). In : Algae, vol. 6, n° 1, p. 31–45. En ligne : <https://www.e-algae.org/journal/view.php?number=1948>.
- Leskinen, E.; Alstrom-Rapaport, C.; Pamilo, P. (2004) Phylogeographical structure, distribution and genetic variation of the green algae *Ulva intestinalis* and *U. compressa* (Chlorophyta) in the Baltic Sea area. In : Molecular ecology, vol. 13, n° 8, p. 2257–2265. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02219.x.
- Li, Aiqin; Zhao, Shuang; Sun, Jingyi; Liu, Hongtao; Sun, Yuqing; Bi, Fangling et al. (2024) Overwintering and summer survival of *Ulva prolifera* in sediments: Indoor simulation of temperature impacts. In : Marine pollution bulletin, vol. 201, p. 116233. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2024.116233.
- Li, Jin; Song, X. X. (2015) Removal of microscopic propagule and its germination of *Ulva prolifera* with modified clay. In : Oceanologia et Limnologia Sinica, vol. 46, n° 2, p. 345–350. En ligne : <https://www.semanticscholar.org/paper/REMOVAL-OF-MICROSCOPIC-PROPAGULE-AND-ITS-OF-ULVA-Jin/9eaf858311f0414b35c96b63e6db8067a41127c3>.
- Li, Jing; Song, Xiuxian; Fan, Xin; Yu, Zhiming (2020) Flocculation of *Ulva* microscopic propagules using modified clay: a mesocosm experiment. In : Journal of Oceanology and Limnology, vol. 38, n° 4, p. 1283–1291. DOI: 10.1007/s00343-020-9348-6.
- Linnaeus C., éd. (1753) Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Holmiae: Laurentii Salvii.



- Liu, Feng; Melton, James T., III; Lopez-Bautista, Juan M.; Chen, Nansheng (2020) Multiple Intraspecific Variations of Mitochondrial Genomes in the Green-Tide Forming Alga, *Ulva compressa* Linnaeus (Ulvophyceae, Chlorophyta). In : *Frontiers in Marine Science*, vol. 7, p. 565860. DOI: 10.3389/fmars.2020.00714.
- Liu, Feng; Pang, Shao; Zhao, Xiao; Hu, Chuan (2012) Quantitative, molecular and growth analyses of *Ulva* microscopic propagules in the coastal sediment of Jiangsu province where green tides initially occurred. In : *Marine environmental research*, vol. 74, p. 56–63. DOI: 10.1016/j.marenvres.2011.12.004.
- Liu, Qing; Yan, Tian; Yu, Rencheng; Zhang, Qingchun; Zhou, Mingjiang (2018) Interactions between selected microalgae and microscopic propagules of *Ulva prolifera*. In : *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, vol. 98, n° 7, p. 1571–1580. DOI: 10.1017/S0025315417001345.
- Liu, Qing; Yan, Tian; Zhou, Ming-Jiang; Zhang, Qing-Chun; Lin, Jia-Ning (2015) Interactions between microscopic propagules of *Ulva prolifera* and *Alexandrium*. In : *Oceanologia et Limnologia Sinica*, vol. 46, n° 6. DOI: 10.11693/hyhz20141200351.
- Lotze, Heike K.; Schramm, Winfrid; Schories, Dirk; Worm, Boris (1999) Control of macroalgal blooms at early developmental stages: *Pilayella littoralis* versus *Enteromorpha* spp. In : *Oecologia*, vol. 119, n° 1, p. 46–54. DOI: 10.1007/s004420050759.
- Lotze, Heike K.; Worm, Boris; Sommer, Ulrich (2000) Propagule banks, herbivory and nutrient supply control population development and dominance patterns in macroalgal blooms. In : *Oikos*, vol. 89, n° 1, p. 46–58. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.890106.x.
- Louis, Justine; Ballu, Sylvain; Rossi, Nadège; Lasbleiz, Marine; Perrot, Thierry; Daniel, Clément et al. (2023) Multi-year renewal of green tides: 18 years of algal mat monitoring (2003-2020) on French coastline (Brittany region). In : *Marine pollution bulletin*, vol. 193, p. 115173. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2023.115173.
- Lui, Caicai; Ji, Xiao; Xiang, Lingyun; Liu, Shouhai; Qin, Yutao; Deng, Bangping; Xu, Ren (2018) Preliminary study on prevention of adhesion and growth of green tide algae. In : *Journal of shanghai ocean university*, vol. 27, n° 2, p. 230–237. DOI: 10.12024/jsou.20170502054.
- Lüning, Klaus; Kadel, Petra; Pang, Shaojun (2008) Control of reproduction rhythmicity by environmental and endogenous signals in *Ulva pseudocurvata* (Chlorophyta). In : *Journal of phycology*, vol. 44, n° 4, p. 866–873. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2008.00535.x.
- Ma, Xiaojun; Miao, Xiaoxiang; Fan, Shiliang; Zang, Yu; Zhang, Baotang; Li, Mei et al. (2024) Dynamics of green macroalgal micro-propagules and the influencing factors in the southern Yellow Sea, China. In : *The Science of the total environment*, vol. 940, p. 173658. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.173658.
- Maggs, Christine A.; Bunker, Anne R.; St. Bunker, Francis P. D.; Harries, David; Kelly, John; Mineur, Frédéric et al. (2024) Updating the Ulvaceae in the green seaweeds of Britain and Ireland. In : *botm*, vol. 67, n° 2, p. 181–203. DOI: 10.1515/bot-2023-0078.
- Malta, E.-J.; Draisma, S., G. A.; Kamermans, P. (1999) Free-floating *Ulva* in the southwest Netherlands: species or morphotypes? A morphological, molecular and ecological comparison. In : *European Journal of Phycology*, vol. 34, n° 5, p. 443–454. DOI: 10.1017/S0967026299002474.
- Malta, E.-J.; Verschuure, J. M. (1997) Effects of environmental variables on between-year variation of *Ulva* growth and biomass in a eutrophic brackish lake. In : *Journal of Sea Research*, vol. 38, n° 1-2, p. 71–84. DOI: 10.1016/S1385-1101(97)00039-7.
- Matsuo, Yoshihide; Imagawa, Hiroshi; Nishizawa, Mugio; Shizuri, Yoshikazu (2005) Isolation of an algal morphogenesis inducer from a marine bacterium. In : *Science (New York, N.Y.)*, vol. 307, n° 5715, p. 1598. DOI: 10.1126/science.1105486.
- Messyasz, B.; Rybak, Andrzej S. (2011) Abiotic factors affecting the development of *Ulva* sp. (Ulvophyceae; Chlorophyta) in freshwater ecosystems. In : *Aquatic Ecology*. En ligne : <https://www.semanticscholar.org/paper/Abiotic-factors-affecting-the-development-of-Ulva-Messyasz-Rybak/1baf6972ac9b97a881b8212485f04a7a1435186a>.
- Miao, Xiaoxiang; Xiao, Jie; Xu, Qinzeng; Fan, Shiliang; Wang, Zongling; Wang, Xiao; Zhang, Xuelei (2020) Distribution and species diversity of the floating green macroalgae and micro-propagules in the Subei Shoal, southwestern Yellow Sea. In : *PeerJ*, vol. 8, e10538. DOI: 10.7717/peerj.10538.
- Müller, O. F. (1778) *Flora danica*. In : *Havniae [Copenhagen]*, vol. 5, n° 13, p. 7.
- Park, Chan Sun; Hwang, Eun Kyoung (2011) An investigation of the relationship between sediment particles size and the development of green algal mats (*Ulva prolifera*) on the intertidal flats of Muan, Korea. In : *Journal of Applied Phycology*, vol. 23, n° 3, p. 515–522. DOI: 10.1007/s10811-010-9620-9.
- Reddy, C. R. K.; Migita, S.; Fujita, Y. (1989) Protoplast Isolation and Regeneration of Three Species of *Ulva* in Axenic Culture. In : *botm*, vol. 32, n° 5, p. 483–490. DOI: 10.1515/botm.1989.32.5.483.



- Santelices, Bernabe; Paya, Ignacio (1989) Digestion survival of algae some ecological comparisons between free spores and propagules in fecal pellets. In : Journal of phycology, vol. 25, n° 4, p. 693–699. DOI: 10.1111/j.0022-3646.1989.00693.x.
- Schories, Dirk (1995) Sporulation of *Enteromorpha* spp. (Chlorophyta) and overwintering of spores in sediments of the Wadden Sea, Island Sylt, North Sea. In : Netherland Journal of Aquatic Ecology, vol. 29, n° 3-4, p. 341–347. DOI: 10.1007/BF02084233.
- Song, Wei; Jiang, Meijie; Wang, Zongling; Wang, Hongping; Zhang, Xuele; Fu, Mingzhu (2018) Source of propagules of the fouling green macroalgae in the Subei Shoal, China. In : Acta Oceanologica Sinica, vol. 37, n° 4, p. 102–108. DOI: 10.1007/s13131-018-1169-5.
- Song, Wei; Peng, Keqin; Xiao, Jie; Li, Yan; Wang, Zongling; Liu, Xiangqing et al. (2015) Effects of temperature on the germination of green algae micro-propagules in coastal waters of the Subei Shoal, China. In : Estuarine Coastal and Shelf Science, vol. 163, p. 63–68. DOI: 10.1016/j.ecss.2014.08.007.
- Song Jian-lian (2009) Initial understand of *Enteromorpha prolifera* Occurred in Yancheng Coastal Waters in 2008. En ligne : <https://www.semanticscholar.org/paper/Initial-understand-of-Enteromorpha-prolifera-in-in-Jian-lian/5dfb6ceafecbfff4dd608a3e83ec3138b99c9dd43>.
- Steinhagen, Sophie; Barco, Andrea; Wichard, Thomas; Weinberger, Florian (2019) Conspicuity of the model organism *Ulva mutabilis* and *Ulva compressa* (Ulvophyceae, Chlorophyta). In : Journal of phycology, vol. 55, n° 1, p. 25–36. DOI: 10.1111/jpy.12804.
- Steinhagen, Sophie; Karez, Rolf; Weinberger, Florian (2019) Surveying seaweeds from the Ulvales and Fucales in the world's most frequently used artificial waterway, the Kiel Canal. In : botm, vol. 62, n° 1, p. 51–61. DOI: 10.1515/bot-2018-0020.
- 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.
- Taylor, R.; Fletcher, R. L.; Raven, J. A. (2001) Preliminary Studies on the Growth of Selected 'Green Tide' Algae in Laboratory Culture: Effects of Irradiance, Temperature, Salinity and Nutrients on Growth Rate. In : botm, vol. 44, n° 4, p. 327–336. DOI: 10.1515/BOT.2001.042.
- Vermaat, J. E.; Sand-Jensen, K. (1987) Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle. In : Marine Biology, vol. 95, n° 1, p. 55–61. DOI: 10.1007/BF00447485.
- Wang, Jinfeng; Jiang, Peng; Cui, Yulin; Li, Nan; Wang, Mingqing; Lin, Hanzhi et al. (2010) Molecular analysis of green-tide-forming macroalgae in the Yellow Sea. In : Aquatic Botany, vol. 93, n° 1, p. 25–31. DOI: 10.1016/j.aquabot.2010.03.001.
- Wichard, Thomas (2023) From model organism to application: Bacteria-induced growth and development of the green seaweed *Ulva* and the potential of microbe leveraging in algal aquaculture. In : Seminars in cell & developmental biology, vol. 134, p. 69–78. DOI: 10.1016/j.semcdb.2022.04.007.
- Wichard, Thomas; Charrier, Bénédicte; Mineur, Frédéric; Bothwell, John H.; Clerck, Olivier de; Coates, Juliet C. (2015) The green seaweed *Ulva*: a model system to study morphogenesis. In : Frontiers in plant science, vol. 6, p. 72. DOI: 10.3389/fpls.2015.00072.
- Xia, Zhangyi; Yuan, Huanqing; Liu, Jinlin; Sun, Yuqing; Tong, Yichao; Zhao, Shuang et al. (2022) A review of physical, chemical, and biological green tide prevention methods in the Southern Yellow Sea. In : Marine pollution bulletin, vol. 180, p. 113772. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2022.113772.
- Zhang, Jian Heng; Huo, Yuan Zi; Zhang, Zheng Long; Yu, Ke Feng; He, Qing; Zhang, Lin Hui et al. (2013) Variations of morphology and photosynthetic performances of *Ulva prolifera* during the whole green tide blooming process in the Yellow Sea. In : Marine environmental research, vol. 92, p. 35–42. DOI: 10.1016/j.marenvres.2013.08.009.
- Zhang, Jianheng; Huo, Yuanzi; Yu, Kefeng; Chen, Qunfang; He, Qing; Han, Wei et al. (2013) Growth characteristics and reproductive capability of green tide algae in Rudong coast, China. In : Journal of Applied Phycology, vol. 25, n° 3, p. 795–803. DOI: 10.1007/s10811-012-9972-4.
- Zhao, Jin; Kong, Fanzhou; Liu, Qianchun; Li, Fengjie; Wei, Xiu; Yan, Tian; Jiang, Peng (2022) Tempo-spatial distribution of *Ulva* spp. micro-propagules in the Yellow Sea during and after green tide in 2019. In : Journal of Oceanology and Limnology, vol. 40, n° 6, p. 2462–2472. DOI: 10.1007/s00343-022-1365-1.
- Zhong, Kai-Le; Hiraoka, Masanori; Gao, Xu; Russell, Bayden; Hu, Zi-Min; Chen, Weizhou et al. (2024) Environmental gradients influence geographic differentiation and low genetic diversity of morphologically similar *Ulva* species in the Northwest Pacific. In : botm, vol. 67, n° 2, p. 139–151. DOI: 10.1515/bot-2023-0073.



ANNEXE

Schéma du cycle de reproduction d'*Ulva* spp (Costa et al. 2024)

