



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

Rapport final
Mars 2021



CEVA



SOMMAIRE

FIGURES.....	1
TABLEAUX.....	2
CONTEXTE ET OBJECTIFS.....	3
OBJECTIF 1 – CARACTERISATION DES INDICES D’EUTROPHISATION Q ₀ ET Q ₁ DES MACROALGUES OPPORTUNISTES « AUTRES QUE LES ULVES ».....	5
1. Principe.....	5
2. Matériel et méthode.....	6
2.1. Prélèvement <i>in situ</i> et acclimatation des algues	6
2.2. Dispositif expérimental.....	6
2.3. Protocole expérimental	7
2.3.1. Suivi des biomasses et quotas internes en azote et phosphore des algues	7
2.3.2. Suivi des conditions d’incubation	7
2.3.3. Suivi des capacités photosynthétiques des algues	7
3. Résultats.....	8
3.1. Caractérisation des indices d’eutrophisation Q ₀ et Q ₁ d’ <i>Ulvaria obscura</i>	8
3.1.1. Suivi des taux de croissance et des quotas N et P	8
3.1.2. Estimation des quotas critique Q ₁ et de subsistance Q ₀	10
3.1.3. Remarques sur l’état physiologique des algues.....	10
3.2. Caractérisation des indices d’eutrophisation Q ₀ et Q ₁ de <i>Pylaiella littoralis</i>	11
3.2.1. Suivi des taux de croissance et des quotas N et P	11
3.2.2. Remarques sur l’état physiologique des algues et des conditions d’incubation	13
4. Discussion.....	14
4.1. Analyse des Q ₀ et Q ₁ azotés et phosphorés d’ <i>Ulvaria obscura</i>	14
4.2. Analyse des Q ₀ et Q ₁ azotés et phosphorés de <i>Pylaiella littoralis</i>	14
OBJECTIF 2 – ETUDE DE L’IMPACT DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES TELLE QUE LA COMPETITION INTER-ESPECES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D’ALGUES : APPROCHE EN MILIEU CONTROLE.....	16
1. Principe.....	16
2. Matériel et méthode.....	16
2.1. Prélèvement <i>in situ</i> et acclimatation des algues	16
2.2. Dispositifs expérimentaux	16
2.2.1. Compétition d’espèces U. obscura versus U. armoricana:	17
2.2.2. Compétition d’espèce P. littoralis versus U. armoricana :	17
2.3. Protocole	20
3. Résultats.....	20
3.1. Compétition <i>Ulvaria obscura</i> vs <i>Ulva armoricana</i>	20
3.1.1. Suivi temporel des concentrations en nutriments du milieu.....	20
3.1.2. Suivi temporel des biomasses algales.....	26
3.1.3. Suivi des quotas N et P et des quantités d’N et P fixés	26
3.1.4. Suivi temporel des capacités photosynthétiques	28
3.2. Compétition <i>P. littoralis</i> vs <i>U. armoricana</i>	28
3.2.1. Suivi temporel des concentrations en nutriments du milieu.....	28
3.2.2. Taux de croissance et état physiologique des algues	38



3.2.3. Quotas N et P, et des quantités de N et P fixés	40
4. Discussion	43
4.1. Compétition entre <i>U. obscura</i> et <i>U. armoricana</i>	43
4.2. Compétition entre <i>Pylaiella littoralis</i> et <i>Ulva armoricana</i>	44
OBJECTIF 3 – ESTIMATION DU FONCTIONNEMENT ECO-PHYSIOLOGIQUE DES « ALGUES AUTRES QUE LES ULVES » EN CONDITIONS CONTROLEES AU MOYEN DU MODELE OD.....	45
CONCLUSION	47
ANNEXES	52



FIGURES

Figure 1. Schéma du dispositif expérimental pour une espèce d'algue donnée	6
Figure 2. Suivi journalier des masses sèches (MS, a), des taux de croissance (b), des quotas azotés (c) et des quotas phosphorés (d) d' <i>Ulvaria obscura</i> mesurés chaque jour pour chacune des trois modalités testées.	9
Figure 3. Suivi journalier des rendements F_v/F_m des thalles d' <i>U. obscura</i> incubés dans chacune des trois modalités testées (T: enrichi en nitrates et phosphates, P-: enrichi en nitrates, N-: enrichi en phosphates). Les barres verticales indiquent les écart-types (n=2).....	11
Figure 4. Suivi journalier des masses sèches (MS, a), des taux de croissance (b), des quotas azotés (c) et des quotas phosphorés (d) de <i>Pylaiella littoralis</i> mesurés chaque jour pour chacune des trois modalités testées (T: enrichi en nitrates et phosphates, P-: enrichi en nitrates, N-: enrichi en phosphates).	12
Figure 5. Photographie de <i>P. littoralis</i> incubé dans un aquarium enrichi en nitrates illustrant un dépôt brun associé à une fragmentation de ses thalles (a) et photographies microscopiques des structures reproductives des thalles de cette algue (b et c).	11
Figure 6. Suivi journalier des rendements des thalles de <i>P. littoralis</i> incubés dans chacune des trois modalités testées (T: enrichi en nitrates et phosphates, P-: enrichi en nitrates, N-: enrichi en phosphates). Les barres verticales indiquent les écart-types (n=2).....	13
Figure 7. Schéma du dispositif expérimental pour la compétition <i>U. obscura</i> vs <i>U. armoricana</i>	17
Figure 8. Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.....	22
Figure 9. Taux de croissance d' <i>Ulvaria obscura</i> et d' <i>Ulva armoricana</i> estimés à l'issue des 7 jours d'incubation en conditions de mono- et co-culture. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4).....	26
Figure 10. Quotas azotés (a) et phosphorés (b) d' <i>Ulvaria obscura</i> et d' <i>Ulva armoricana</i> en début (J0) et fin d'expérimentation (J7) pour les conditions de mono- et co-culture, et les quantités d'azote (c) et de phosphore fixés (d) associés. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4).....	27
Figure 11. Suivi journalier des rendements F_v/F_m des thalles d' <i>U. armoricana</i> et d' <i>U. obscura</i> incubés en mono- et co-culture. Les barres verticales indiquent les écart-types (n ≥ 2)	28
Figure 12. Concentrations en nitrates relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.	30
Figure 13. Concentrations en phosphates relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.	33
Figure 14. Concentrations en ammonium relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.	36
Figure 15. Suivi journalier des rendements F_v/F_m (a-c) et taux de croissance (d-f) d' <i>U. armoricana</i> et de <i>P. littoralis</i> incubés en mono- et co-culture en conditions de début de saison, fin de printemps et fin de saison. Les barres verticales indiquent les écart-types (n =3).....	39
Figure 16. Quotas N et P (a, b) et quantités de N et P fixés (c, d) par <i>P. littoralis</i> et <i>U. armoricana</i> incubées en conditions de mono- et co-culture et pour les trois périodes de la saison testées. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4).	41



TABLEAUX

Tableau 1. Résumé statistique des données de concentrations en nitrates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.	23
Tableau 2. Résumé statistique des données de concentrations en ammonium et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.	24
Tableau 3. Résumé statistique des données de concentrations en phosphates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.	25
Tableau 4. Résumé statistique des données de concentrations en nitrates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.	31
Tableau 5. Résultats des tests statistiques comparant les concentrations journalières en nitrates entre les conditions de début de saison et de fin de printemps pour chaque modalité de culture (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon, risque d'erreur de 5 %). Deux médianes sont significativement différentes, à niveau de confiance de 95%, lorsque p-value < 0,5. Les valeurs < 0,5 sont identifiées par la couleur rouge.	32
Tableau 6. Résumé statistique des données de concentrations en phosphates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.	34
Tableau 7. Résultats des tests statistiques comparant les concentrations journalières en phosphates entre les trois conditions d'incubation testées pour chaque modalité de culture (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon, risque d'erreur de 5 %). Deux médianes sont significativement différentes, à niveau de confiance de 95%, lorsque p-value < 0,5. Les valeurs < 0,5 sont identifiées par la couleur rouge.	35
Tableau 8. Résumé statistique des données de concentrations en ammonium et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.	37
Tableau 9. Résultats des tests statistiques comparant les concentrations journalières en ammonium entre les trois conditions d'incubation testées pour chaque modalité de culture (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon, risque d'erreur de 5 %). Deux médianes sont considérées comme significativement différentes, à niveau de confiance de 95%, lorsque p-value < 0,5.	38
Tableau 10 : Paramètres écophysologiques utilisés pour modéliser la croissance des différentes espèces (Les valeurs en gras correspondent aux résultats de cette étude).	45



CONTEXTE ET OBJECTIFS

Dans la continuité des actions menées depuis 2008 dans le cadre des programmes CIMAV P3, destinées à l'opérationnalisation du modèle écologique Mars-ulves mais aussi d'une manière plus large, à la consolidation, par méthodes expérimentales, des connaissances sur le fonctionnement écologique des blooms macroalgaux, ce programme 2020 vise à poursuivre la caractérisation des algues opportunistes « autres que les ulves ».

En effet, depuis les années 90, le CEVA effectue, pour les collectivités bretonnes et l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, un suivi des « marées vertes » sur le littoral breton. Bien que ce suivi soit centré sur les proliférations d'ulves (*Ulva* spp.), le CEVA a constaté et enregistré (photos, fiches de suivi terrain) l'apparition de nouvelles algues proliférantes coexistant avec les ulves ou se substituant à celles-ci. Les premières proliférations massives de ces nouvelles espèces ont tout d'abord été observées sur les baies de l'est des Côtes d'Armor (Baies de la Fresnaye, de Lancieux) dès 2006, puis sur la baie de Saint-Brieuc à partir de 2011 et enfin en baie de Douarnenez depuis 2016 ; bien que des développements plus épisodiques aient déjà été relevés les années antérieures dans ces baies. Ces proliférations se composent d'algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales* (dont *Pylaiella littoralis* et *Ectocarpus* sp. sur les baies de l'est des Côtes d'Armor, la baie de Saint-Brieuc et la baie de Douarnenez), d'algues rouges filamenteuses (*Polysiphonia* spp. observé ponctuellement dans l'ensemble des baies ; *Asparagopsis/Falkenbergia* sp. dans l'anse de Dinan depuis plusieurs années et en baie de Douarnenez en 2017), d'algues vertes filamenteuses (*Cladophora* spp. ponctuellement sur la baie de Lancieux, de Binic ou de Douarnenez) ou d'algues vertes en lame (*Ulvaria obscura* sur la baie de la Fresnaye de 2007 à 2009 puis de 2015 à 2017). Les études écophysiologicals préliminaires (CIMAV P3 et données de la littérature) couplées à l'apparition de ces successions d'espèces dans les baies où la croissance des ulves était fortement limitée par l'azote, suggèrent un lien entre l'apparition de ces nouvelles espèces de macroalgues et la diminution des niveaux trophiques des baies. Entre 2012 et 2014, des suivis de la dynamique des populations ainsi que des études écophysiologicals sur les macroalgues brunes *Pylaiella littoralis* ont été initiées par le CEVA dans le but de comprendre l'origine de l'apparition de ces phénomènes.

Au printemps 2018 et pour une durée de 2 ans, le projet CARMA a été lancé dans l'objectif 1) de comprendre et d'expliquer l'apparition récente de ces nouvelles espèces dans les baies à marées vertes ainsi que la dynamique de ces populations par rapport à l'espèce emblématique *Ulva* spp., mais aussi 2) d'estimer la nécessité de faire évoluer l'indicateur biologique « algues opportunistes » en place pour l'évaluation la qualité des masses d'eau dans le cadre de la DCE. En accord avec les premières hypothèses, les résultats confortent une corrélation de l'apparition de ces nouvelles espèces proliférantes avec une baisse générale des niveaux d'azote dans le milieu. En effet, les algues vertes, telles que *Cladophora* sp. ou *Ectocarpus* sp., présentent des vitesses d'absorption en nutriments supérieures à *Ulva* spp., dans des milieux à faibles concentrations en nitrates. Par ailleurs, les résultats montrent que *Cladophora* sp., *Ectocarpus* sp., et *Ulvaria obscura* possèdent de fortes capacités d'absorption en nutriments et des taux de croissance comparables à ceux des ulves en milieu non-limitant. De fait, l'apparition de ces espèces en début de saison, à de forts niveaux de concentration en azote suggère que la seule diminution des flux d'azote ne permet pas d'expliquer cette nouvelle dynamique de population observée sur les côtes bretonnes, et que d'autres paramètres biotiques ou abiotiques (température, intensité lumineuse, interactions biologiques) doivent contrôler ces nouvelles proliférations.



Sur la base de ces résultats, il semble ainsi nécessaire de faire évoluer l'indicateur biologique « macroalgues opportunistes » DCE, ne prenant actuellement en compte que les algues vertes de type *Ulva* spp., en incluant le suivi de ces nouvelles algues proliférantes. Par ailleurs, il semblerait qu'*a minima* l'apparition de ces nouvelles espèces étende la période de prolifération algale sur le littoral breton. Afin de consolider ce postulat, et de disposer de l'ensemble des paramètres permettant l'évaluation de la qualité des masses d'eau, la poursuite de la caractérisation de ces algues apparaît nécessaire.

Ainsi, dans la continuité des actions menées dans le cadre de la convention ONEMA-CEVA (2014-2016) et des programmes CIMAV P3 (2009-2011), DAOS (2019), et CARMA (2018-2020), et afin d'affiner la caractérisation de ces nouvelles algues opportunistes, il a été proposé en 2020 d'engager la caractérisation de leurs quotas (azotés et phosphorés) de subsistance Q_0 et critique Q_1 spécifiques. À ce jour, ces indicateurs biochimiques sont uniquement établis pour *Ulva* sp. (identifiée comme *U. armoricana* selon les critères morphologiques de Dion *et al.* 1998) et sont utilisés pour la mesure du niveau d'eutrophisation des différents sites suivis dans le cadre du Plan de Lutte contre les marées vertes (PLAV2 2017-2021) ainsi que dans le cadre de la Surveillance DCE des marées vertes du littoral Grand Ouest. La prise en compte de ces nouvelles espèces pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau implique donc une meilleure connaissance de ces indicateurs pour chacune d'entre-elles (**Objectif 1**).

D'autre part, afin de comprendre ces successions/substitutions d'espèces observées dans les baies à marées vertes bretonnes, il a été proposé de poursuivre l'identification des paramètres autres que les flux de nutriments impliqués dans le contrôle de ces dynamiques de population. L'étude des interactions biologiques telles que la compétition inter-espèces sur des ressources limitantes comme les nutriments apparaît des plus pertinentes. Plus spécifiquement, la succession de l'algue verte *Ulva* sp. par l'algue verte *Ulvaria obscura* en baie de La Fresnaye ou encore par l'algue brune *Pylaiella littoralis* en baies de Saint Brieuc, de La Fresnaye et de Douarnenez questionnent sur le rôle des interactions biologiques sur ce nouveau paysage du littoral breton (**Objectif 2**).

Enfin, dans le cadre de l'opérationnalisation du modèle écologique Mars3D-Ulve, il a également été prévu de poursuivre la mise au point de modules biologiques spécifiques des espèces « autres que les ulves » (*e.g.* *Pylaiella littoralis* et *Ulvaria obscura*) engagée dans le projet CARMA (**Objectif 3**). L'objectif à terme étant d'intégrer au modèle Mars3D-Ulve, l'ensemble de ces nouveaux modules biologiques et ainsi améliorer la prédiction des proliférations des macroalgues opportunistes sur le littoral de la région Bretagne.



OBJECTIF 1 – CARACTERISATION DES INDICES D’EUTROPHISATION Q_0 ET Q_1 DES MACROALGUES OPPORTUNISTES « AUTRES QUE LES ULVES »

1. Principe

Le premier objectif de cette étude est de déterminer les quotas critiques (notés Q_1N pour l’azote et Q_1P pour le phosphore), et de subsistance (notés Q_0N pour l’azote et Q_0P pour le phosphore) de deux espèces d’algues opportunistes autres que les ulves, *Ulvaria obscura* et *Pylaiella littoralis*, proliférant régulièrement dans l’ensemble des baies emblématiques à marées vertes de la région Bretagne.

La mesure d’un niveau d’eutrophisation d’un site de prolifération « à marée verte » est aujourd’hui effectuée à partir d’une analyse saisonnière des teneurs internes des algues en azote et phosphore par rapport aux indices d’eutrophisation Q_0 et Q_1 définis. Le principe d’utilisation de cet indicateur biochimique repose sur l’existence d’une relation entre ces quotas azotés et phosphorés et la croissance de l’algue, relation lui conférant un caractère d’indicateur nutritionnel de croissance. Il permet, de manière générale, d’analyser l’action limitante des flux d’azote (N) et de phosphore (P) sur la croissance des ulves en période estivale, en relation avec certains facteurs climatiques.

L’analyse saisonnière des quotas internes des algues permet plus particulièrement :

- d’établir un état de référence nutritionnel pour le degré d’eutrophisation atteint dans le site, en mesurant le niveau de saturation de la croissance des algues par les sels nutritifs. Ce niveau exprime aussi la sensibilité du site à des apports supplémentaires en sels nutritifs, comme sa résistance potentielle à des mesures préventives (en cas de sursaturation de la croissance) ;
- de mettre en place un indicateur de suivi pour contrôler en continu l’effet de mesures préventives sur le bassin versant. Cet effet peut s’observer sur la composition chimique des algues avant même de pouvoir être mesuré sur la croissance ou la quantité d’algues produites;
- de mettre en évidence, dans certains sites, une aggravation pluriannuelle de la situation alors que la « marée verte apparente » mesurable par les stocks en place semble ne plus évoluer.

Techniquement, cette méthode consiste à analyser l’évolution des teneurs en azote ou en phosphore des algues, par rapport :

- aux niveaux de quotas critiques (notés Q_1N pour l’azote et Q_1P pour le phosphore), en dessous desquels la croissance des algues est limitée par N ou P,
- aux niveaux de quotas de subsistance (notés Q_0N pour l’azote et Q_0P pour le phosphore) à partir desquels la croissance devient nulle (Dion *et al.*, 1996).

Tandis que ces valeurs de quotas sont consolidées pour *Ulva* sp. (CEVA 2009, 2010, 2011), elles restent encore à évaluer pour les autres espèces opportunistes proliférant sur le littoral breton.

L’expérience vise à comparer le paramètre de croissance algale d’*Ulvaria obscura* et de *Pylaiella littoralis* (μ) en milieu enrichi et carencé en nutriment (N ou P). Des mesures journalières des concentrations internes (« quotas ») en N et P seront réalisées conjointement aux mesures de biomasse. Le quota critique (Q_1P/Q_1N) est atteint dès lors que la croissance des algues carencées en N ou P est inférieure à la croissance des algues en condition témoin enrichie en N et P. Le quota de subsistance (Q_0P/Q_0N) est atteint lorsque la croissance devient nulle.



2. Matériel et méthode

2.1. Prélèvement *in situ* et acclimatation des algues

Les échantillons d'*Ulvaria obscura* ont été prélevés le 25 juin 2020 et ceux de *Pylaiella littoralis* le 07 juillet 2020 en baie de La Fresnaye.

Après acheminement au laboratoire, l'identité taxonomique des algues a été vérifiée à partir d'une observation morphologique au microscope (ZEISS Axio Lab.A1 et du logiciel ZEN 2). Le matériel algal a été nettoyé, trié puis incubé pendant 4 à 6 jours dans des bacs d'acclimatation de 46 L contenant de l'eau de mer enrichie en nutriments (nitrates et phosphates), sous conditions de température (16°C) et de lumière contrôlées (100 μmol de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; cycle J : N 16 : 8). Un système de bullage en continu a été installé pour oxygéner le milieu en attendant le début des expérimentations.

2.2. Dispositif expérimental

L'expérimentation a consisté à incuber chaque espèce d'algue à la température *in situ* au moment du prélèvement (soit 16°C) et sous condition optimale de lumière (100-150 μmol de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, cycle J : N 16 : 8). Les lots d'algues ont été incubés dans des aquariums en verre de 15 L remplis de 12 L d'eau mer filtrée à 0,22 μm (pour enlever les biais liés à la présence de micro-organismes), et enrichie en nutriments (nitrates et phosphates) selon trois modalités (Figure 1) :

- **Modalité T** : Milieu témoin enrichi à la fois en nitrates (440 $\mu\text{mol}.\text{L}^{-1}$) et en phosphates (18 $\mu\text{mol}.\text{L}^{-1}$)
- **Modalité N-** : Milieu carencé en azote, enrichi uniquement en phosphates (18 $\mu\text{mol}.\text{L}^{-1}$)
- **Modalité P-** : Milieu carencé en phosphates, enrichi uniquement en nitrates (440 $\mu\text{mol}.\text{L}^{-1}$)

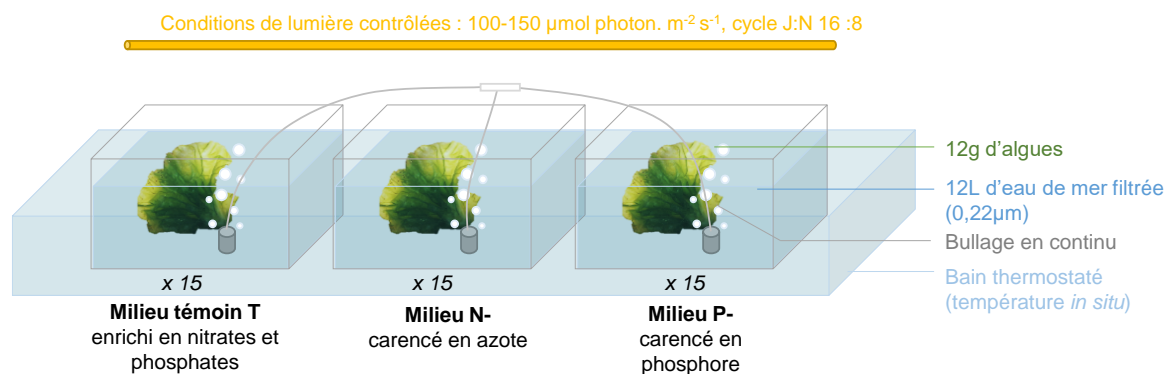


Figure 1. Schéma du dispositif expérimental pour une espèce d'algue donnée

Chacune des trois modalités (T, P- et N-) a été répliquée 15 fois de manière à sacrifier chaque jour un lot d'algues pour la mesure de la biomasse et des quotas internes en azote et phosphore. Le milieu a été enrichi chaque jour à heure fixe à niveau de concentration identique au temps J0, avec un renouvellement de l'eau de mer filtrée tous les deux jours. Des sondes HOB0 *Data logger* ont été fixées au dispositif expérimental afin de suivre la température et la lumière dans les bacs toutes les heures. La température des bacs expérimentaux a été régulée par l'action combinée de résistances thermiques et d'un groupe froid.



2.3. Protocole expérimental

2.3.1. Suivi des biomasses et quotas internes en azote et phosphore des algues

Au temps T₀, quatre lots de 12 g d'algues essorées (selon le protocole préalablement mis en place au CEVA, CIMAV P3, 2018) ont été conditionnés pour l'estimation des quotas internes en azote (quotas N) et phosphore (quotas P) en début d'expérimentation. Ce conditionnement a consisté à rincer rapidement les algues à l'eau déminéralisée de façon à enlever le sel (dont la présence induit un biais importants lors des analyses) puis à les congeler à -20°C avant de les lyophiliser. Les échantillons lyophilisés ont ensuite été pesés pour l'estimation du poids sec à J₀ puis envoyés à un laboratoire d'analyse prestataire (Upscience), certifié COFRAC et travaillant depuis plusieurs années sur les échantillons algaux du CEVA, pour l'analyse des contenus internes en azote et en phosphore. Les échantillons d'algues prélevés chaque jour ont été essorés, pesés puis conditionnés comme décrit précédemment pour l'analyse ultérieure des quotas azotés et phosphorés par le laboratoire prestataire. Les taux de croissance ont été estimés à partir des poids secs mesurés après lyophilisation, selon l'équation (Eq. 1) (Hoffmann et Poorter 2002):

$$\mu = \frac{\ln \frac{W_t}{W_0}}{t}$$

Eq. 1

avec W₀, la biomasse algale au temps initial J₀ (en g, poids sec) ; W_t, la biomasse algale au temps J (en g, poids sec); et t, la durée de l'expérience (en jours).

2.3.2. Suivi des conditions d'incubation

Les paramètres physico-chimiques des milieux d'incubation ont été contrôlés au cours de l'expérimentation afin de s'assurer du maintien des conditions de lumière (sonde PAR Smar Sensor S-LIA-M003) et de température fixées et, de vérifier l'évolution des paramètres clés suivant : le pH, la salinité, et la teneur en dioxygène dans l'eau de mer (ProfiLine Multi 197i).

Un suivi des concentrations en nitrates et en phosphates de l'eau de mer a été réalisé tous les jours afin de s'assurer de la stabilité des conditions nutritives du milieu au cours du temps. L'eau de mer a été recueillie dans un flacon en propylène de 100 mL puis empoisonnée au chlorure mercurique (750 µL de HgCl₂ à 6 g/L) de manière à assurer la stabilité des échantillons. L'estimation des concentrations en nitrates et en phosphates a été réalisée à partir d'un dosage spectrophotométrique suivant les protocoles respectifs de Schnetger *et al.* (2014) et de Murphy et Riley (1962).

2.3.3. Suivi des capacités photosynthétiques des algues

L'état physiologique des algues utilisées pour les manipulations a été vérifié avant chaque expérimentation, et suivi chaque jour, au moyen d'un fluorimètre Diving-PAM-II (Heinz Walz GmbH). Cet instrument permet de mesurer la fluorescence chlorophyllienne de l'algue par la méthode des pulses saturants (PAM : *Pulse amplitude modulation* ; Schreiber *et al.*, 1995). Le principe de cette méthode est documenté dans Beer *et al.* (2014).

Dans le cadre de cette étude, l'état physiologique des algues a été déterminé à partir de la mesure du rendement quantique photochimique maximal (F_v/F_m), correspondant à l'efficacité photochimique maximale de l'algue en absence de quenching non-photochimique (*i.e.* dissipation thermique). Il est estimé à partir d'un thalle acclimaté à l'obscurité (au minimum au cours d'une période de 5-10 min). Cette mesure a été réalisée à heure fixe chaque jour à la fin de la période nocturne de 8h, juste avant le démarrage de la période de jour. La fluorescence minimale (F₀) est dans un premier temps évaluée sur ce thalle, avant l'application d'un flash saturant engendrant l'atteinte d'une valeur de fluorescence



maximale (F_m). Le rendement photochimique maximal a alors été calculé par la relation suivante (Eq. 2 ; Kitajima et Butler, 1975):

$$\frac{F_v}{F_m} = \frac{(F_m - F_0)}{F_m} \quad \text{Eq. 2}$$

Ce rendement permet de comparer les capacités photosynthétiques inter- et intra-espèces, et de mettre en évidence un stress, notamment lié aux facteurs environnementaux (*i.e.* lumière, température, nutriments ; Woźniak *et al.* 2002). Plus F_v/F_m est élevé, plus l'efficacité photochimique de l'algue est élevée, ce qui est indicateur d'un bon état physiologique. La valeur maximale théorique est de 1, mais en pratique, la plus forte valeur rapportée dans la littérature pour les algues atteint 0,84 (Beer *et al.* 2014).

3. Résultats

3.1. Caractérisation des indices d'eutrophisation Q_0 et Q_1 d'*Ulvaria obscura*

3.1.1. Suivi des taux de croissance et des quotas N et P

La Figure 2 illustre l'évolution journalière des taux de croissance, des quotas azotés et des quotas phosphorés des thalles d'*Ulvaria obscura* incubés dans les trois conditions d'enrichissement testées.

Les taux de croissance des algues ont suivi le même profil quelles que soient les conditions d'enrichissement jusqu'au 3^e jour d'incubation (Figure 2b). À partir du 4^e jour et jusqu'à la fin de l'expérimentation, *U. obscura* a montré de plus faibles taux de croissance (0,23 %/j) dans le milieu carencé en nitrates (N-) en comparaison des deux milieux enrichis en nitrates (4,2 %/j pour P- et 10,6 %/j pour T). Dans ces deux conditions, les taux de croissance des algues ont atteint des valeurs similaires tout au long de l'expérimentation.

Les quotas azotés des algues incubées dans le milieu carencé en nitrates (N-) ont progressivement diminué pendant les 15 jours d'incubation, passant de 2,26 % MS à J0 à 1,36 % MS à J15 (Figure 2c). À l'inverse, les quotas azotés des algues incubées dans les milieux enrichis en nitrates ont rapidement augmentés au cours des deux premiers jours d'incubation (4,54 % MS pour P- et 4,95 % MS pour T), et ils sont restés relativement stable jusqu'à la fin de l'expérimentation (valeurs comprises entre 4,52 et 5,82 % MS). On notera que, par rapport aux algues du milieu témoin, les algues cultivées en milieu carencé en phosphates ont montré des quotas azotés sensiblement inférieurs aux algues du milieu témoin, traduisant une légère limitation par les phosphates de l'assimilation en nitrates par les algues.

En milieu témoin, les quotas phosphorés d'*U. obscura* ont rapidement augmenté dans les 5 premiers jours d'incubation (passant de 0,073 % MS à J0 à 0,429 % MS à J5) avant de diminuer progressivement jusqu'à la fin de l'expérimentation (0,312 % MS à J15 ; Figure 2d). En comparaison, les quotas phosphorés des algues incubées dans les milieux P- et N- ont atteint de plus faibles valeurs tout au long de l'expérience (< 0,156 % MS et < 0,239 % MS respectivement). Ces résultats suggèrent qu'en conditions carencées en nitrates (N-), l'assimilation des phosphates par *U. obscura* a été limitée par la disponibilité de ce nutriment dans le milieu.



● T: témoin enrichi en N et P ● P-: milieu carencé en P ● N- : milieu carencé en N

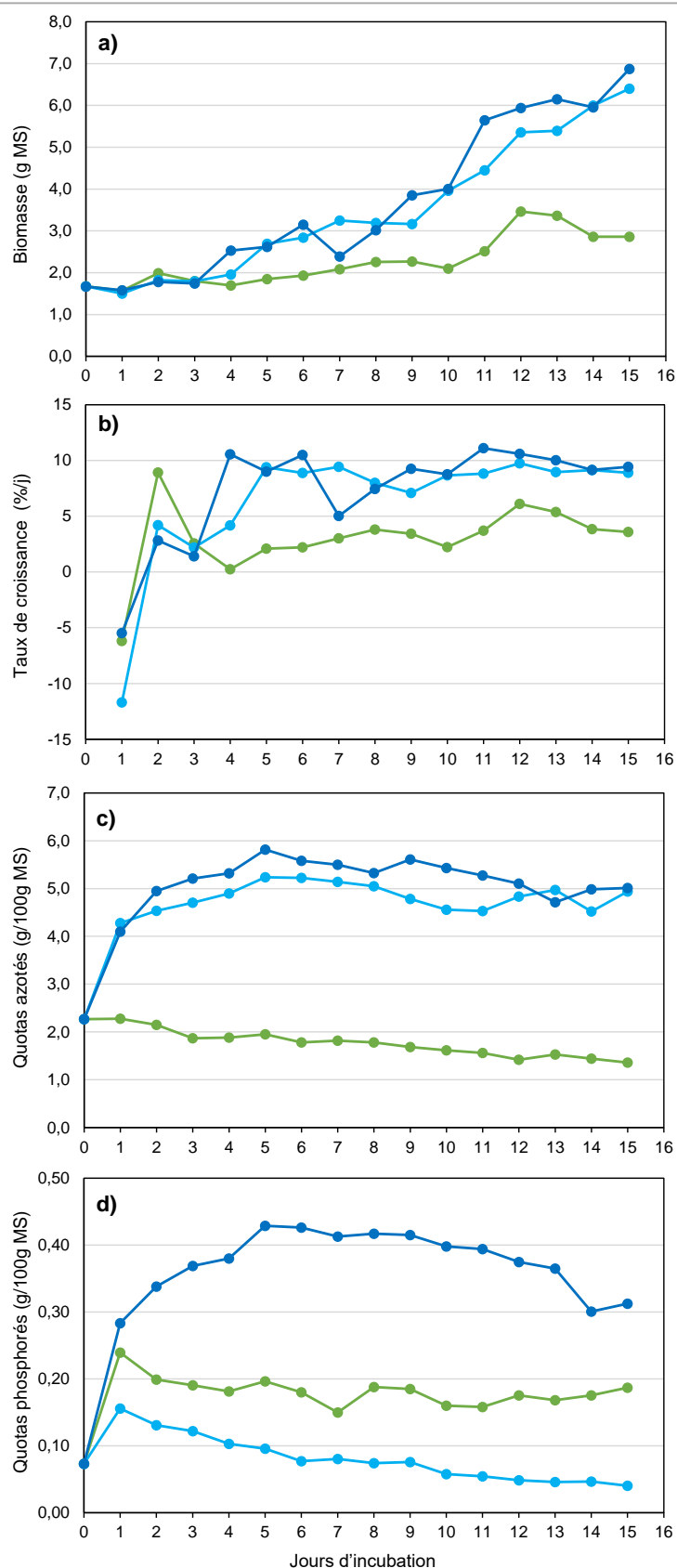


Figure 2. Suivi journalier des masses sèches (MS, a), des taux de croissance (b), des quotas azotés (c) et des quotas phosphorés (d) d'*Ulvaria obscura* mesurés chaque jour pour chacune des trois modalités testées.



3.1.2. Estimation des quotas critique Q_1 et de subsistance Q_0

Q_1N et Q_0N

L'examen de l'évolution journalière des biomasses sèches d'*U. obscura* montre un changement significatif entre les conditions enrichies et carencées en azote à J4 : les biomasses algales en milieu carencé (N-) apparaissent significativement plus faibles qu'en milieux enrichis (T et P-) et ce, jusqu'à la fin des 15 jours d'expérimentation. Cette différence significative entre les conditions enrichies et carencées à J4 indique l'atteinte du quota critique Q_1N pour les algues incubées dans le milieu N-, qui s'élève à **1,88 % de la MS**.

En revanche, il n'est pas possible de conclure sur les valeurs de quotas de subsistance Q_0N pour *U. obscura*, étant donné que les biomasses algales ont continué à légèrement augmenter jusqu'à la fin de l'expérimentation. Cela suggère que les quotas azotés des algues incubées en milieu carencé en azote n'ont pas atteint des valeurs assez faibles pour empêcher la croissance d'*U. obscura*. Il est quand même possible de conclure que le quota de subsistance Q_0N de cette espèce est **inférieur** à la valeur minimale obtenue en fin d'expérimentation, soit **1,36 % MS**.

Q_1P et Q_0P

Au cours de l'expérimentation, les biomasses des algues incubées dans le milieu carencé en phosphates (P-) ont évolué similairement aux biomasses du milieu témoin. La croissance d'*U. obscura* n'a donc pas été limitée par les faibles concentrations en phosphates dans le milieu. La diminution progressive des quotas phosphorés au cours des 15 jours d'expérimentation montre que les algues ont utilisé leur ressource interne en phosphore pour supporter leur développement. Les quotas phosphorés des algues n'ont par conséquent pas atteint de valeurs assez faibles pour limiter la croissance d'*U. obscura*. On peut conclure, même si leur valeur exacte ne peut être estimée, que les indices **Q_1P et Q_0P sont inférieurs à 0,041 % MS**.

3.1.3. Remarques sur l'état physiologique des algues

Les résultats des rendements F_v/F_m sont représentés sur la Figure 3, et permettent de suivre l'évolution journalière de l'efficacité photosynthétique d'*U. obscura* selon les trois modalités d'enrichissement.

En début d'expérimentation, le rendement quantique photochimique maximal F_v/F_m était égal à $0,63 \pm 0,09$, témoignant d'un bon état physiologique des thalles d'*U. obscura*. Les thalles incubés dans le milieu T et P- ont ensuite maintenu ce rendement proche de la valeur initiale pendant les 15 jours d'expérimentation (valeurs moyennes de $0,68 \pm 0,03$ et de $0,71 \pm 0,02$ pour les conditions T et P- respectivement). En comparaison, le rendement F_v/F_m des thalles incubés dans le milieu N- a progressivement diminué au cours de l'expérimentation (valeur minimale observée à $0,32 \pm 0,04$ le 14^{ème} jour d'incubation), les valeurs étant significativement inférieures à celles rapportées dans les milieux non-carencés dès le 3^{ème} jour d'incubation. Ces résultats montrent que les conditions enrichies en nitrates (T et P-) ont permis un maintien de l'efficacité photochimique d'*U. obscura*, en comparaison du milieu enrichi uniquement en phosphates (N-) ; confortant l'évolution des taux de croissance de cette espèce au cours de l'expérimentation (Figure 2).

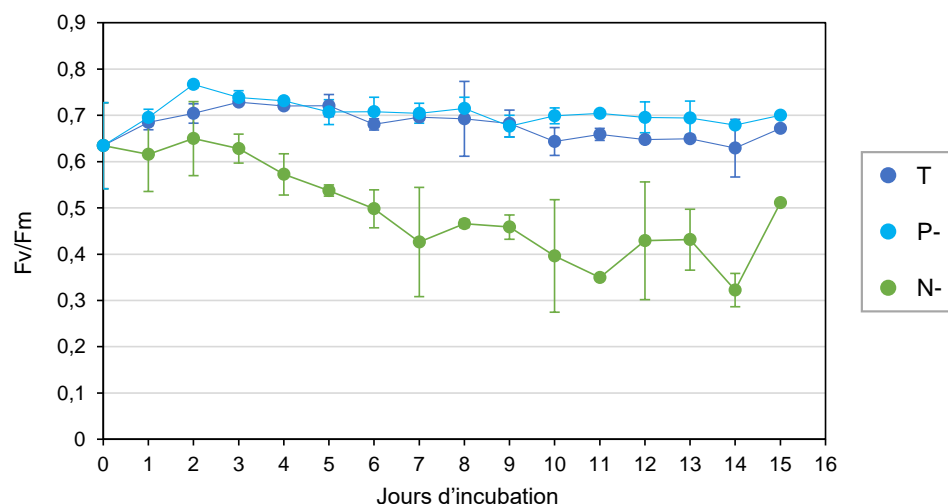


Figure 3. Suivi journalier des rendements F_v/F_m des thalles d'*U. obscura* incubés dans chacune des trois modalités testées (T: enrichi en nitrates et phosphates, P-: enrichi en nitrates, N-: enrichi en phosphates). Les barres verticales indiquent les écart-types (n=2)

3.2. Caractérisation des indices d'eutrophisation Q_0 et Q_1 de *Pylaiella littoralis*

3.2.1. Suivi des taux de croissance et des quotas N et P

Pour les trois modalités d'enrichissement, de forts taux de croissance ont été observés pour *Pylaiella littoralis* dans les 24 premières heures d'incubation (en moyenne $23,0 \pm 3,3$ %/j), puis les valeurs ont rapidement chuté à partir du 2^{ème} jour d'incubation, devenant quasi-nulles jusqu'à la fin de l'expérimentation (Figure 5). Une fragmentation des thalles a été observée dans les milieux enrichis en azote (T et P-) à partir du 3^e jour d'incubation. Une analyse au microscope des thalles de *P. littoralis* a permis de montrer que cette fragmentation était induite par une phase de reproduction (Figure 4).

Dès lors, l'estimation des quotas critique et de subsistance de *P. littoralis* n'a pu être réalisée à l'issue de cette expérimentation.

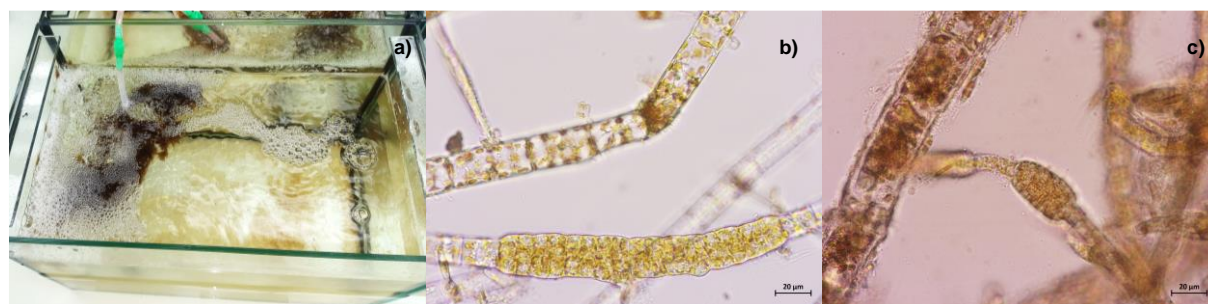


Figure 4. Photographie de *P. littoralis* incubé dans un aquarium enrichi en nitrates illustrant un dépôt brun associé à une fragmentation de ses thalles (a) et photographies microscopiques des structures reproductives des thalles de cette algue (b et c).



● T: témoin enrichi en N et P ● P-: milieu carencé en P ● N- : milieu carencé en N

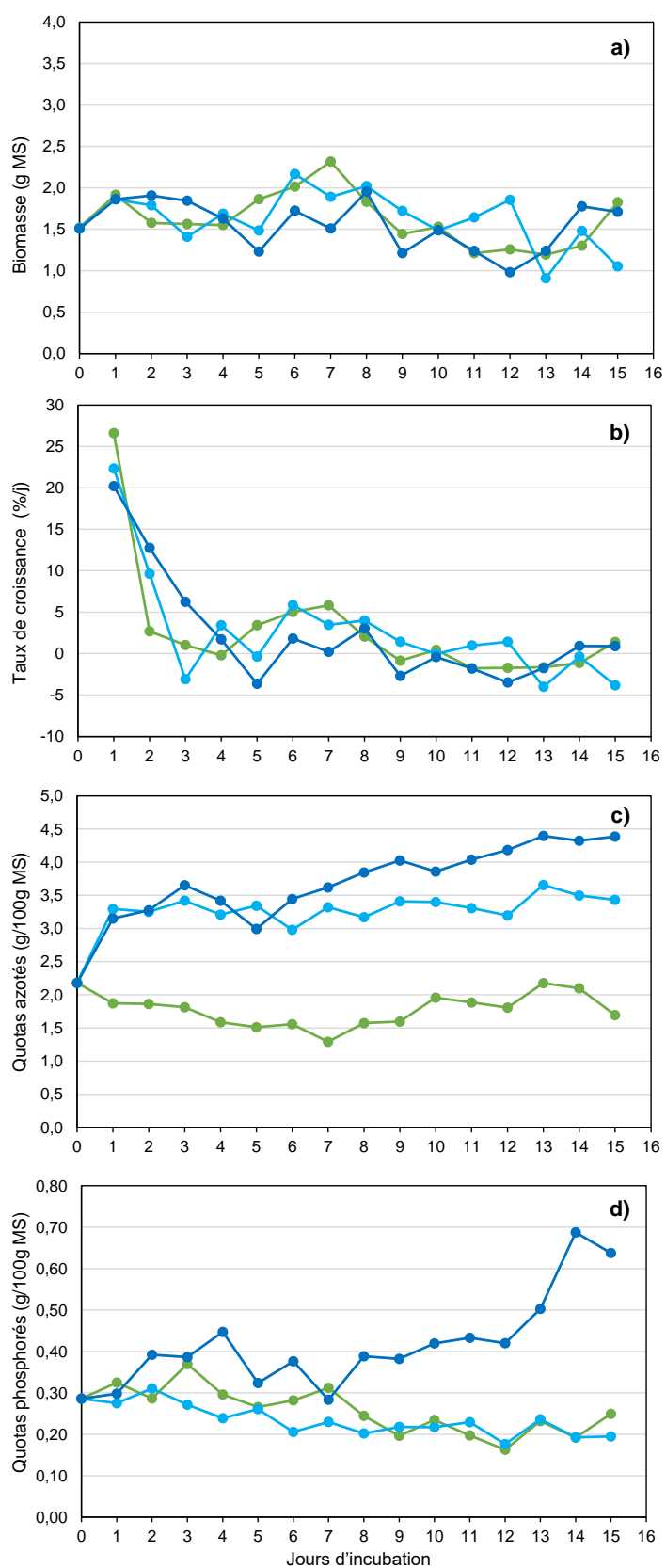


Figure 5. Suivi journalier des masses sèches (MS, a), des taux de croissance (b), des quotas azotés (c) et des quotas phosphorés (d) de *Pylaiella littoralis* mesurés chaque jour pour chacune des trois modalités testées (T: enrichi en nitrates et phosphates, P-: enrichi en nitrates, N-: enrichi en phosphates).



Dans les milieux enrichis en nitrates (T et P-), les quotas N ont augmenté rapidement dans les 24 premières heures d'incubation (passant de 2,18 % MS à J0 à 3,20 % MS à J1), puis plus progressivement jusqu'à la fin de l'expérimentation (valeurs à J15 de 4,39 % MS pour T et de 3,43 % MS pour P-). Cela suggère que, dans ces conditions, les algues ont poursuivi l'assimilation des nitrates du 2^e au 15^e jour d'incubation, même si *P. littoralis* n'était pas en phase de croissance. En milieu carencé en nitrates, les quotas N des algues se sont maintenus à des valeurs comprises entre 1,29 et 2,18 % MS.

Seul le milieu témoin a montré une augmentation des quotas P au cours de l'expérimentation (de 0,286 % MS à J0 à 0,637 % MS à J15), traduisant une assimilation du phosphore dans les tissus de *P. littoralis* pendant les 15 jours d'expérimentation. Dans les milieux N- et P-, les quotas P ont diminué au cours du temps de manière similaire (atteignant respectivement 0,249 et 0,195 % MS à J15).

3.2.2. Remarques sur l'état physiologique des algues et des conditions d'incubation

Au temps J0, le rendement F_v/F_m des thalles de *P. littoralis* atteignait $0,68 \pm 0,02$, confirmant le bon état physiologique des algues utilisées dans l'expérimentation (Figure 6). Dans les conditions témoin (T), ce rendement est resté relativement stable au cours des 15 jours d'expérimentation (moyenne de $0,65 \pm 0,03$). En conditions P-, des rendements similaires ont été généralement obtenus ($0,65 \pm 0,03$), excepté du 8^{ème} au 10^{ème} jour où les valeurs étaient plus faibles ($0,54 \pm 0,03$) qu'en conditions témoin. Dans le milieu carencé en nitrates (N-), les rendements F_v/F_m des thalles de *P. littoralis* ont progressivement diminué au cours de l'expérimentation, atteignant des valeurs comprises entre $0,38 \pm 0,14$ et $0,52 \pm 0,01$ dans les 7 derniers jours d'incubation. *P. littoralis* était ainsi caractérisé par une meilleure efficacité photochimique en conditions enrichies en azote qu'en conditions carencées de cet élément.

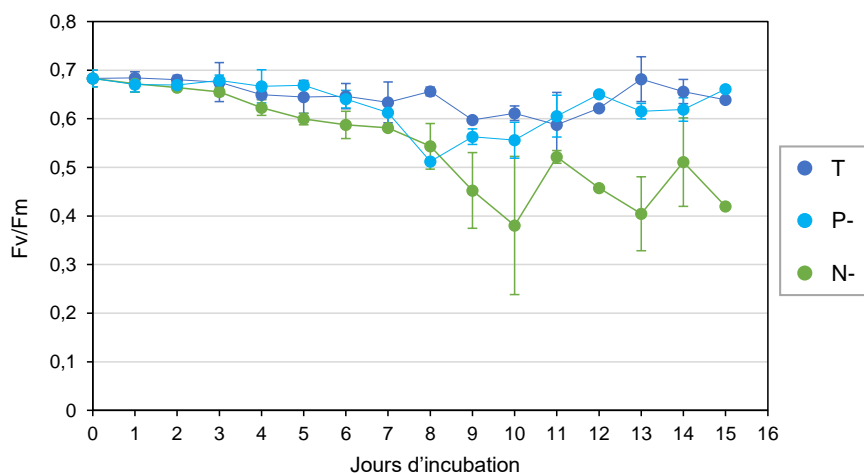


Figure 6. Suivi journalier des rendements des thalles de *P. littoralis* incubés dans chacune des trois modalités testées (T: enrichi en nitrates et phosphates, P-: enrichi en nitrates, N-: enrichi en phosphates). Les barres verticales indiquent les écart-types (n=2)



4. Discussion

4.1. Analyse des Q_0 et Q_1 azotés et phosphorés d'*Ulvaria obscura*

Les expérimentations en conditions contrôlées ont permis d'estimer le quota critique Q_1N d'*Ulvaria obscura* à 1,88 % de la MS. Cette valeur est équivalente au Q_1N d'*Ulva* sp. (identifiée comme *U. armoricana* selon les critères morphologiques de Dion *et al.* 1998), qui s'élève à 2 % de la MS (Falc'Hun 1996). Ce résultat suggère qu'*in situ* la croissance des deux espèces sera atténuée à des niveaux d'azote tissulaires identiques. Le quota subsistance Q_0N n'a pas été atteint au cours de l'expérimentation, et serait par conséquent inférieur à 1,36 % de la MS. L'indice Q_0N d'*Ulva* sp. s'élevant à 1 % de la MS (Falc'Hun 1996), cela suggère que la croissance d'*Ulvaria obscura* sera limitée par des niveaux d'azote tissulaires équivalents ou inférieurs à ceux de l'ulve. Dans le cadre du projet CARMA, les expérimentations en conditions contrôlées menées sur *Ulvaria obscura* et *Ulva* sp. en mono-culture avaient également mis en évidence une similarité entre les caractéristiques physiologiques de ces deux espèces en termes de taux de croissance et de cinétiques d'absorption en nitrates et ammonium (CEVA, 2020).

Dans les conditions de l'expérimentation, les quotas phosphorés des algues n'ont pas atteint de valeurs assez faibles pour limiter la croissance d'*U. obscura*, ce qui a permis de conclure que les indices Q_1P et Q_0P de cette espèce étaient inférieurs à 0,041 % MS. Ces valeurs étant inférieures aux Q_1P (0,125 % MS) et Q_0P (0,050 % MS) d'*Ulva* sp. (CEVA, 2010), cela indique que la croissance d'*U. obscura* sera limitée à des niveaux de phosphore tissulaires plus faibles que pour *Ulva* sp., et par conséquent, que le développement des ulves pourrait être plus rapidement limité par une diminution des concentrations en phosphore *in situ* au cours de la saison.

Dans le cadre du projet CARMA, des différences de capacité d'absorption en phosphates avaient été mises en évidence entre *Ulvaria obscura* et *Ulva* sp., chacune incubée en mono-culture : *U. obscura* était apparue plus compétitive à l'absorption en phosphates que l'ulve à de faibles niveaux de concentrations en phosphates dans le milieu, mais moins compétitives à de forts niveaux de concentrations en phosphates dans le milieu. Ces résultats suggèrent qu'au cours d'une saison où les niveaux de phosphore restent non-limitants, les ulves absorberaient et fixeraient de plus grandes quantités de phosphore qu'*U. obscura*. De fait, même si les Q_1P et Q_0P d'*Ulva* sp. sont plus élevés que ceux d'*U. obscura*, il est probable que les ulves n'atteignent que rarement le quota critique en phosphore. De fait, le phosphore ne semble pas être le paramètre qui pourrait induire une limitation de croissance de l'ulve au profit d'*U. obscura*.

4.2. Analyse des Q_0 et Q_1 azotés et phosphorés de *Pylaiella littoralis*

Les expérimentations en conditions contrôlées n'ont pas permis d'estimer les quotas critique et de subsistance en azote et phosphore de *Pylaiella littoralis*, car les thalles incubés dans le milieu témoin (enrichi en nitrates et phosphates) n'étaient pas en phase de croissance pendant les 15 jours d'incubation. Dans ces conditions, l'apparition de petits fragments et l'observation au microscope de cellules reproductrices démontrent que *P. littoralis* était dans une phase de reproduction. L'énergie allouée à l'activité de reproduction pourrait expliquer la croissance restreinte des thalles au cours de l'expérimentation. La reproduction de *P. littoralis* ayant été aussi déclenchée dans le milieu enrichi en nitrates mais carencé en phosphates (P-), il est probable que ce phénomène ait été provoqué par les fortes concentrations en azote du milieu d'incubation. Plusieurs études ont démontré que les phases de reproduction pouvaient être déclenchées par une modification des conditions de culture (*i.e.*



température, salinité, luminosité et conditions nutritives) par rapport à celles du milieu naturel (Thiadens et Zeuthen 1966; Niesenbaum 1988; Dan *et al.* 2002; Corradi, Gorbi et Zanni 2006; Kuwano *et al.* 2012). Le prélèvement des thalles ayant été réalisé en juillet en baie de La Fresnaye, il est très probable que les concentrations en nitrates et ammonium *in situ* étaient beaucoup plus faibles que dans les conditions de l'expérimentation, expliquant le déclenchement d'une phase de reproduction de *P.littoralis* dans la présente étude. Par conséquent, afin d'éviter ce phénomène dans la mise en place de cette expérimentation de caractérisation des Q_1 et Q_0 de *P.littoralis*, il est recommandé d'abaisser les concentrations en nitrates dans les milieux d'incubation.

Au cours de l'expérimentation CARMA, une algue brune filamenteuse de l'ordre des *Ectocarpales* (prélevée en août 2018 en baie de La Fresnaye) avait également été incubée dans des conditions enrichies en nitrates, ammonium et phosphates, similairement à la présente étude (CEVA 2020). Pour autant, les thalles n'étaient pas entrés en phase de reproduction, et avaient montré des taux de croissance élevés du même ordre de grandeur que ceux des ulves incubées dans les mêmes conditions. Ces observations suggèrent que la réponse du matériel algal utilisé dans les expérimentations en conditions contrôlées peut aussi dépendre de « l'état physiologique » de l'algue prélevée en milieu naturel. Au moment du prélèvement, l'algue se trouve en effet à une étape particulière de son cycle biologique (*e.g.* reproduction par sporulation/par fragmentation, phase de dormance / de croissance) et ses caractéristiques physiologiques résultent des conditions environnementales auxquelles elle est soumise (*e.g.* carence en nutriments, dessiccation), ainsi que du cycle saisonnier (Wiencke *et al.* 2009). Une précédente étude menée sur *P. littoralis* en baie de La Fresnaye avait d'ailleurs montré que le comportement physiologique de cette algue semblait varier selon la période de prélèvement au cours de la saison (CIMAV P3, CEVA 2015). Dans le cadre de la présente étude, il est possible que les algues prélevées en baie de La Fresnaye en juillet aient déjà réalisé une forte croissance saisonnière avant leur prélèvement, et que l'application de conditions enrichies en nutriments ait amorcé une phase de reproduction, permettant notamment aux algues de survivre et de reconduire leur développement la saison suivante (Zhang *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2011; Fang *et al.* 2012; Liu *et al.* 2012 ; Gao *et al.* 2010; Han *et al.* 2019; Fan *et al.* 2015; He *et al.* 2019). Par conséquent, en plus de la diminution des concentrations en azote du milieu d'incubation, il est également recommandé de prendre en compte la variation saisonnière physiologique de *P. littoralis* dans la mise en place de nouvelles expérimentations en conditions contrôlées sur cette espèce.



OBJECTIF 2 – ÉTUDE DE L'IMPACT DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES TELLE QUE LA COMPETITION INTER-ESPECES SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ALGUES : APPROCHE EN MILIEU CONTROLÉ

1. Principe

Le deuxième objectif de cette étude est d'évaluer, à partir de cultures mono-/multispécifiques, l'impact des facteurs environnementaux (*e.g.* concentrations en nutriments dans le milieu et température) ainsi que leur évolution saisonnière sur les propriétés physiologiques des algues opportunistes *Ulvaria obscura*, *Pylaiella littoralis* et *Ulva* sp. (de type *U. armoricana* selon les critères morphologiques de Dion *et al.* 1998), afin de mettre en évidence les compétitions inter-espèces qui pourraient expliquer les successions/substitutions observées sur les côtes bretonnes. Deux expérimentations distinctes ont été mises en place afin d'étudier les compétitions d'espèces entre *U. obscura*. vs *Ulva* sp. et entre *P. littoralis* vs *Ulva* sp.

Le principe de chaque expérimentation a consisté à incuber ces algues opportunistes en mono- et co-culture et à suivre l'évolution des biomasses algales, de leur contenu azoté et phosphoré ainsi que de leur capacité photosynthétique.

2. Matériel et méthode

2.1. Prélèvement *in situ* et acclimatation des algues

Pour la première expérimentation impliquant la compétition *U. obscura*. vs *Ulva* sp., les échantillons algaux ont été prélevés le 08 juin 2020, en baie de La Fresnaye et Morieux respectivement. Dans le cadre de la deuxième expérimentation, les échantillons de *P. littoralis*. et d'*Ulva* sp. ont été prélevés le 22 juillet 2020, en baie de La Fresnaye et Yffiniac respectivement.

Après acheminement au laboratoire, l'identité taxonomique des algues a été vérifiée à partir d'une observation morphologique au microscope (ZEISS Axio Lab.A1 et du logiciel ZEN 2). Le matériel algal a été nettoyé, trié puis incubé dans des bacs d'acclimatation de 46 L contenant de l'eau de mer enrichie en nutriments, sous conditions de lumière ($100 \mu\text{mol}$ de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; cycle J : N 16 : 8) et de températures contrôlées (16°C pour l'expérimentation *U. obscura* vs *Ulva* sp.; 16/18°C pour l'expérimentation *P. littoralis* vs *Ulva* sp.). Un système de bullage en continu a été installé pour oxygéner le milieu en attendant le début des expérimentations.

2.2. Dispositifs expérimentaux

Les algues ont été incubées dans des aquariums en verre de 15 L remplis de 12 L d'eau de mer filtrée à $0,22 \mu\text{m}$. Une irradiance de $100\text{-}150 \mu\text{mol}$ de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et un cycle J:N 16:8 ont été appliqués (CEVA, CIMAV P3 2009-2011). Des sondes HOBO *Data logger* ont été fixées aux dispositifs expérimentaux afin de suivre la température et la lumière dans les bacs toutes les heures. La température des bacs expérimentaux a été régulée par l'action combinée de résistances thermiques et d'un groupe froid. Un système de bullage a été appliqué en continu. Le milieu a été renouvelé avec de l'eau de mer filtrée chaque jour à heure fixe puis enrichi en nutriments selon la modalité expérimentale testée.



La déclinaison des modalités mises en place pour chacune des deux compétitions est décrite ci-dessous. Chaque modalité a été répliquée quatre fois ($n=4$) afin d'augmenter la significativité des résultats et d'appliquer des tests statistiques grâce au logiciel Statistica® pour l'analyse des données.

2.2.1. Compétition d'espèces *U. obscura* versus *Ulva* sp.

Les individus ont été incubés à des températures *in situ* (16°C) et des concentrations en nitrates ($150\ \mu\text{mol.L}^{-1}$), ammonium ($50\ \mu\text{mol.L}^{-1}$) et phosphates ($4\ \mu\text{mol.L}^{-1}$) représentatives du début de saison. *U. obscura* et *U. armoricana* ont été cultivées en mono- ou co-culture selon les trois modalités suivantes (Figure 7):

- Modalité 1 : incubation des *U. obscura* en mono-culture
- Modalité 2 : incubation des *Ulva* sp. en mono-culture
- Modalité 3 : incubation des *U. obscura* et *Ulva* sp. en co-culture

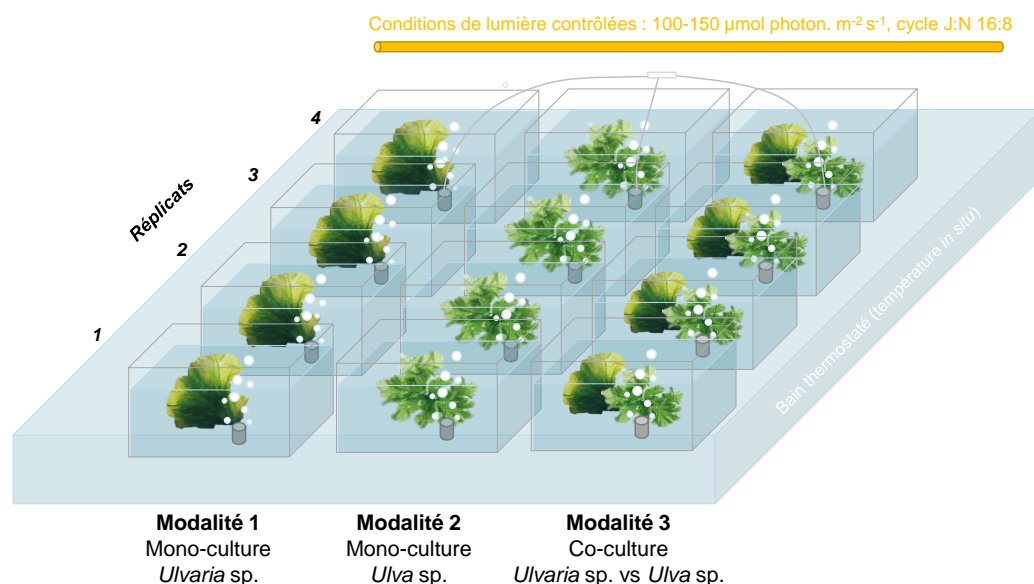


Figure 7. Schéma du dispositif expérimental pour la compétition *U. obscura* vs *Ulva* sp.

2.2.2. Compétition d'espèce *P. littoralis* versus *Ulva* sp.

Les individus ont été soumis à trois conditions environnementales différentes en termes de température et de concentrations en nutriments, reproduisant les conditions saisonnières typiquement observées sur les sites d'étude :

- des conditions de début de saison : température basse (16°C) et fortes concentrations en nutriments ($150\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ de nitrates, $50\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ d'ammonium, $2\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ de phosphates).
- des conditions de fin de printemps : température en hausse (18°C) et fortes concentrations en nutriments ($150\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ de nitrates, $50\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ d'ammonium, $2\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ de phosphates).
- des conditions de fin de saison : température en hausse (18°C) et faibles concentrations en nutriments ($10\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ de nitrates, $10\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ d'ammonium, $2\ \mu\text{mol.L}^{-1}$ de phosphates).

P. littoralis et *Ulva* sp. ont été cultivées en mono- ou co-culture selon ces trois conditions environnementales. Au totale, neuf modalités ont ainsi été testées (Figure 8) :



- Modalité 1 : incubation en mono-culture de *P. littoralis* à des conditions de début de saison
- Modalité 2 : incubation d'*Ulva* sp. à des conditions de début de saison
- Modalité 3 : incubation de *P. littoralis* et *Ulva* sp. à des conditions de début de saison
- Modalité 4 : incubation de *P. littoralis* à des conditions de fin de printemps
- Modalité 5 : incubation d'*Ulva* sp. à des conditions de fin de printemps
- Modalité 6 : incubation de *P. littoralis* et *Ulva* sp. à des conditions de fin de printemps
- Modalité 7 : incubation de *P. littoralis*. à des conditions de fin de saison
- Modalité 8 : incubation d'*Ulva* sp. à des conditions de fin de saison
- Modalité 9 : incubation de *P. littoralis* et *Ulva* sp. à des conditions de fin de saison

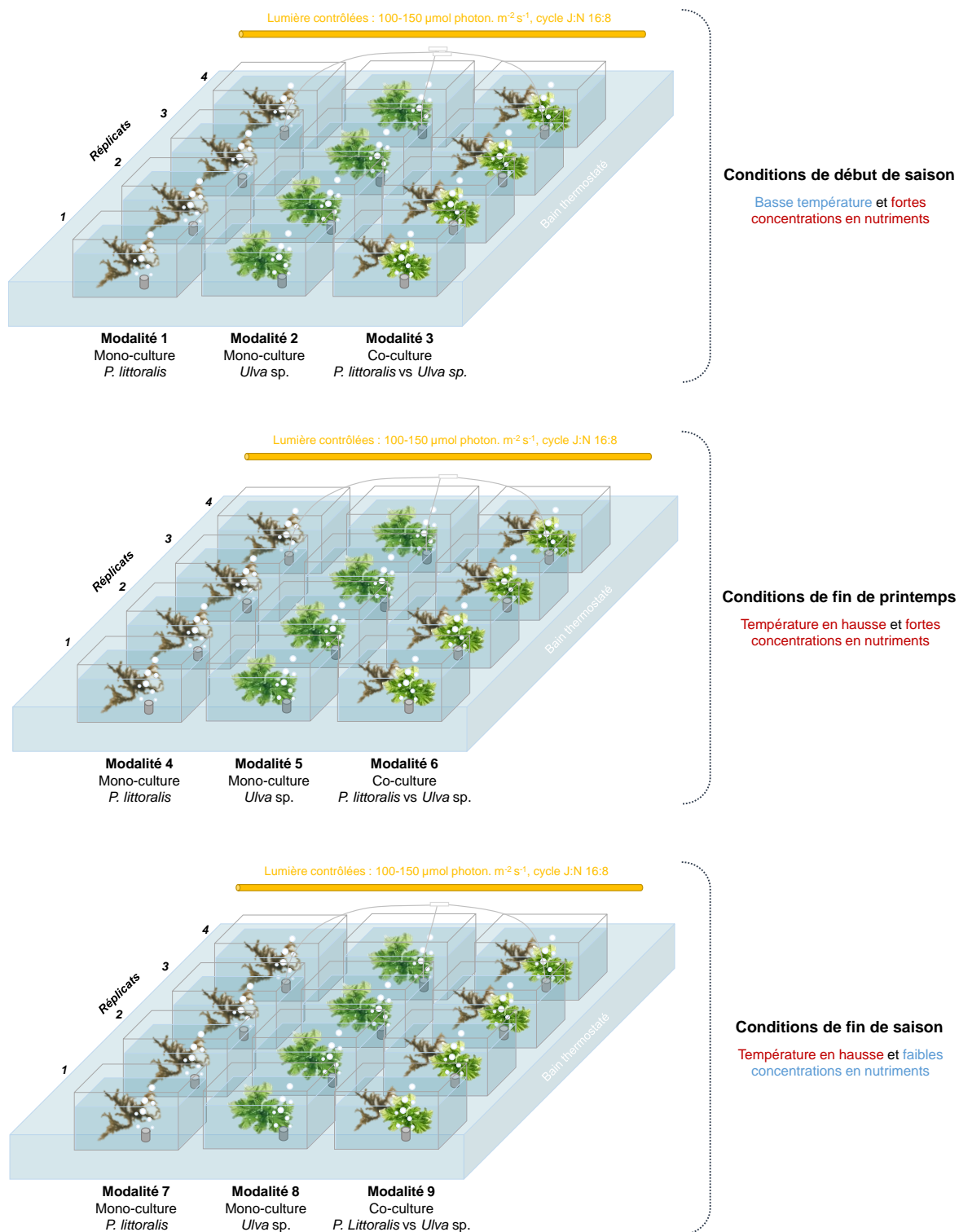


Figure 8. Schéma du dispositif expérimental pour la compétition *P. littoralis* vs *Ulva* sp.



2.3. Protocole

Les deux expérimentations se sont déroulées sur une période de 7 jours. Une masse de 12 g d'algues essorées a été utilisée dans chaque aquarium pour les modalités en mono-culture, et une masse de 6 g de chaque espèce algale pour les modalités en co-culture (6 g d'ulves et 6 g de l'autre espèce opportuniste).

Les concentrations en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) de l'eau de mer ont été suivies tous les jours avant chaque renouvellement du milieu. Pour cela, l'eau de mer de chaque aquarium a été recueillie dans un flacon en propyléthylène de 250 mL préalablement rincés trois fois, puis la stabilité des échantillons a été assurée par empoisonnement au chlorure mercurique (1 mL de HgCl₂ à 6g/L). Chaque flacon a été maintenu à l'obscurité dans l'attente de son analyse par le laboratoire prestataire agréé, Eurofins. À partir des concentrations estimées, le taux d'abattement journalier en nutriments a été calculé comme-suit :

$$\frac{(C_i - C_f)}{C_i} \times 100 \quad \text{Eq. 3}$$

Avec C_i, la concentration en nutriments initiale et C_f, la concentration en nutriments mesurée à l'issue des 24h d'incubation avant renouvellement du milieu.

Tous les deux jours, les paramètres physico-chimiques des milieux d'incubation ont été contrôlés. Chaque jour et à la fin de la période nocturne de 8h, les capacités photosynthétiques des algues de chaque modalité ont aussi été évaluées à l'aide du fluorimètre Diving-PAM (comme décrit en 2.3.3).

Les échantillons ont été conditionnés (rinçage à l'eau distillée, lyophilisation) pour l'analyse des quotas azotés et phosphorés par le laboratoire prestataire Upscience à J0 et à l'issue des 7 jours d'incubation. Les biomasses algales essorées ont également été estimées en début et fin d'expérimentation, permettant de calculer les taux de croissance (μ ; Eq.1). À partir des données de quotas et de biomasses algales en début et fin d'expérimentation, la quantité d'azote et de phosphore assimilée (« N fixé » et « P fixé ») par les algues au bout de 7 jours d'incubation, a été calculée pour chaque lot d'algues, en suivant les équations Eq.4 et Eq.5 respectivement :

$$\text{N fixé} = \% \text{QN} (J_f) * m (J_f) - \% \text{QN} (J_0) * m (J_0) \quad \text{Eq. 4}$$

$$\text{P fixé} = \% \text{QP} (J_f) * m (J_f) - \% \text{QP} (J_0) * m (J_0) \quad \text{Eq. 5}$$

avec %QN, pourcentage d'azote sur la matière sèche des algues, %QP, le pourcentage de phosphore sur la matière sèche des algues et m, le poids sec du lot d'algues en début (J₀) et fin d'expérimentation (J_f).

3. Résultats

3.1. Compétition *U. obscura* vs *U. armoricana*

3.1.1. Suivi temporel des concentrations en nutriments du milieu

Les concentrations en nitrates, ammonium et phosphates du milieu d'incubation ont été suivies toutes les 24h avant chaque renouvellement et enrichissement de l'eau de mer. Les résultats obtenus pour chaque modalité testée (*i.e.* mono-culture d'*U. obscura*, mono-culture d'*Ulva* sp. et co-culture des deux espèces) sont fournis en Figure 9. Afin de comparer les concentrations journalières en nutriments entre les trois modalités, les données ont été analysées par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon, permettant d'identifier, avec un risque d'erreur de 5 %, les différences significatives entre les médianes



de deux échantillons. La description statistique et les résultats du test sont synthétisés dans les Tableau 1, Tableau 2 et Tableau 3. Le détail des résultats est fourni en Annexe.

À l'issue des premières 24h d'incubation, les **concentrations en nitrates** ont atteint de faibles valeurs ($< 12 \mu\text{mol.L}^{-1}$) pour l'ensemble des modalités, correspondant à un abattement $> 92 \%$ des concentrations initiales. Du 2^{ème} au 7^{ème} jour d'incubation, les concentrations journalières en nitrates étaient comprises entre $55,0 \pm 3,7 \mu\text{mol.L}^{-1}$ et $88 \pm 11,3 \mu\text{mol.L}^{-1}$ dans le cas de la mono-culture d'*U. obscura*. En comparaison, les concentrations étaient significativement plus faibles au cours des 3 premiers jours d'incubation ($< 5,0 \mu\text{mol.L}^{-1}$) pour la mono-culture d'*Ulva* sp. (à niveau de confiance 95 % ; Tableau 1), traduisant une plus forte absorption en nitrates par cette espèce en début d'expérimentation. Pour cette modalité, l'abattement en nitrates a ensuite diminué, passant d'une réduction $> 70 \%$ des concentrations initiales au cours des 4 premiers jours à une réduction moyenne de $39,4 \pm 5,7 \%$ du 5^e au 7^e jour. À partir du 4^e jour, les concentrations en nitrates mesurées dans ce milieu étaient significativement similaires à celles évaluées pour la mono-culture d'*U. obscura* (à un niveau de confiance 95 % ; Tableau 1). Dans les conditions de co-culture, les nutriments résiduels dans la colonne d'eau étaient quasi nuls sur les deux premiers jours, puis une diminution de l'absorption en nitrates par les algues a été observée jusqu'au 5^e jour, où la concentration maximale de $125,0 \pm 35,4 \mu\text{mol.L}^{-1}$ a été atteinte. Au cours des deux derniers jours, les concentrations journalières relevées étaient plus faibles ($67,6 \pm 20,1 \mu\text{mol.L}^{-1}$), traduisant une augmentation de l'absorption en nitrates par les algues en fin d'expérimentation. À l'exception du 5^e jour d'expérimentation, les concentrations en nitrates relevées chaque jour dans les conditions de co-culture d'*Ulva* sp. étaient significativement similaires à celles mesurées pour sa mono-culture (à un niveau de confiance 95 % ; Tableau 1).

Durant toute l'expérimentation, les **concentrations journalières en ammonium** ont atteint des valeurs très faibles ($< 0,6 \mu\text{mol.L}^{-1}$) pour l'ensemble des modalités testées : plus de 92 % de l'ammonium du milieu a été absorbé chaque jour par *Ulva* sp. et *U. obscura* en mono- et co-culture. Aucune différence statistique n'a été mise en évidence entre les concentrations en ammonium des trois modalités de culture (Tableau 2).

De manière générale, les **concentrations en phosphates** relevées chaque jour pour les mono-cultures d'*U. obscura* sp. et d'*Ulva* sp. ont évolué similairement au cours de l'expérimentation : elles ont tout d'abord augmenté entre le 1^{er} et le 3^e jour (de $1,79 \pm 0,2 \mu\text{mol.L}^{-1}$ à $2,79 \pm 1,02 \mu\text{mol.L}^{-1}$ en moyenne) avant de diminuer jusqu'à la fin de l'expérimentation (à en moyenne $0,50 \pm 0,22 \mu\text{mol.L}^{-1}$ pour la mono-culture d'*U. obscura* et $1,58 \pm 0,2 \mu\text{mol.L}^{-1}$ pour la mono-culture d'*Ulva* sp. au 7^e jour d'incubation). L'analyse statistique ne montre aucune différence significative entre les concentrations des deux modalités à un niveau de confiance de 95 %, excepté au dernier jour d'expérimentation où les valeurs relevées pour la mono-culture d'*Ulva* sp. sont statistiquement inférieures à celles observées pour la mono-culture d'*U. obscura* (Tableau 3). Le profil des concentrations en phosphates dans les conditions de co-culture étaient globalement significativement similaires à celui obtenu pour les mono-cultures des deux espèces.

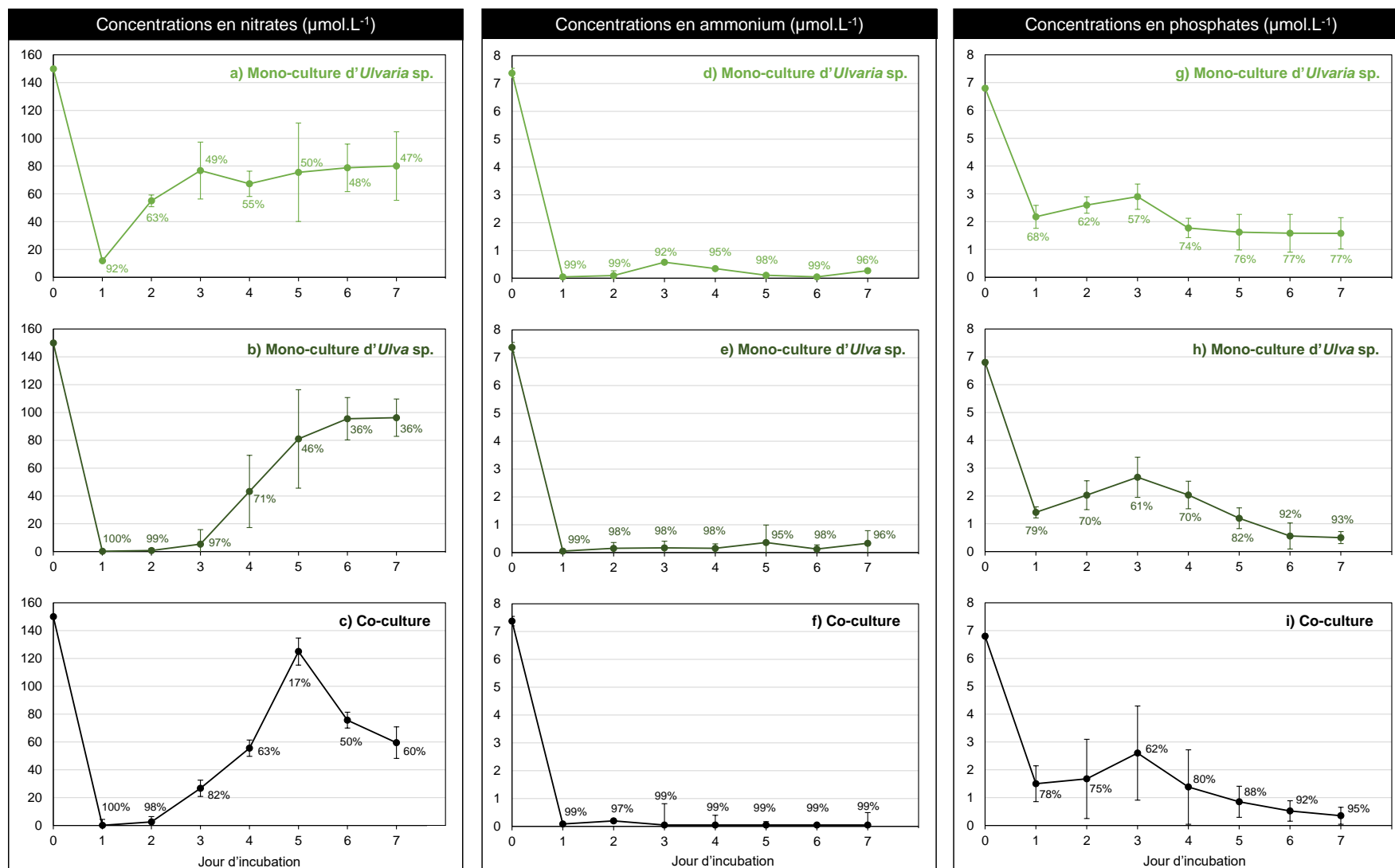


Figure 9. Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types ($n=4$). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.



Tableau 1. Résumé statistique des données de concentrations en nitrates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.

Jour d'incubation	Milieu	Nombre de données	Moyenne ($\mu\text{mol/L}$)	Médiane ($\mu\text{mol/L}$)	Minimum ($\mu\text{mol/L}$)	Maximum ($\mu\text{mol/L}$)	Variance ($\mu\text{mol/L}$)	Std.Dev. ($\mu\text{mol/L}$)	Coefficient de variation (%)	Identification des groupes homogènes
J1	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	11,9	12,0	6,6	17,0	18,0	4,2	35,7	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,2	0,1	0,1	0,7	0,1	0,3	137,7	b
	<i>Co-culture</i>	4	0,1	0,1	0,1	0,2	0,0	0,1	56,4	b
J2	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	55,0	54,5	51,0	60,0	14,0	3,7	6,8	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,8	0,1	0,1	3,0	2,2	1,5	187,3	b
	<i>Co-culture</i>	4	2,6	0,7	0,1	8,9	17,9	4,2	162,9	b
J3	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	76,8	77,0	70,0	83,0	34,3	5,9	7,6	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	5,3	0,1	0,1	21,0	109,2	10,5	196,4	b
	<i>Co-culture</i>	4	26,7	24,0	4,6	54,0	418,8	20,5	76,8	b
J4	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	67,3	68,5	60,0	72,0	34,3	5,9	8,7	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	43,3	50,5	6,0	66,0	674,3	26,0	60,0	a
	<i>Co-culture</i>	4	55,5	59,5	42,0	61,0	83,0	9,1	16,4	a
J5	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	75,5	74,5	66,0	87,0	95,0	9,7	12,9	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	3	81,0	72,0	51,0	120,0	1251,0	35,4	43,7	a
	<i>Co-culture</i>	2	125,0	125,0	100,0	150,0	1250,0	35,4	28,3	a
J6	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	78,8	78,5	73,0	85,0	32,3	5,7	7,2	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	95,5	99,0	74,0	110,0	233,0	15,3	16,0	a
	<i>Co-culture</i>	3	75,7	84,0	56,0	87,0	292,3	17,1	22,6	a
J7	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	80,0	76,0	72,0	96,0	128,0	11,3	14,1	ab
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	96,3	98,5	78,0	110,0	178,9	13,4	13,9	a
	<i>Co-culture</i>	4	59,5	70,0	23,0	75,0	608,3	24,7	41,5	b



Tableau 2. Résumé statistique des données de concentrations en ammonium et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.

Jour d'incubation	Milieu	Nombre de données	Moyenne ($\mu\text{mol/L}$)	Médiane ($\mu\text{mol/L}$)	Minimum ($\mu\text{mol/L}$)	Maximum ($\mu\text{mol/L}$)	Variance ($\mu\text{mol/L}$)	Std.Dev. ($\mu\text{mol/L}$)	Coefficient de variation (%)	Identification des groupes homogènes
J1	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,09	0,05	0,05	0,19	0,00	0,07	82,4	a
J2	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,10	0,10	0,05	0,16	0,00	0,06	58,3	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,15	0,05	0,05	0,46	0,04	0,21	134,4	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,20	0,18	0,05	0,38	0,03	0,17	87,5	a
J3	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,58	0,28	0,05	1,70	0,58	0,76	132,7	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,17	0,05	0,05	0,53	0,06	0,24	141,2	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
J4	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,35	0,31	0,05	0,73	0,12	0,35	100,9	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,15	0,08	0,05	0,39	0,03	0,16	108,3	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
J5	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,11	0,05	0,05	0,29	0,01	0,12	109,1	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,36	0,05	0,05	1,30	0,39	0,63	172,4	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
J6	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,13	0,05	0,05	0,35	0,02	0,15	120,0	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
J7	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	0,27	0,05	0,05	0,94	0,20	0,45	163,3	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,33	0,14	0,05	1,00	0,21	0,45	136,2	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a



Tableau 3. Résumé statistique des données de concentrations en phosphates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.

Jour d'incubation	Milieu	Nombre de données	Moyenne ($\mu\text{mol/L}$)	Médiane ($\mu\text{mol/L}$)	Minimum ($\mu\text{mol/L}$)	Maximum ($\mu\text{mol/L}$)	Variance ($\mu\text{mol/L}$)	Std.Dev. ($\mu\text{mol/L}$)	Coefficient de variation (%)	Identification des groupes homogènes
J1	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	2,18	2,15	1,70	2,70	0,17	0,41	18,9	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	1,41	1,40	0,74	2,10	0,42	0,64	45,7	a
	<i>Co-culture</i>	4	1,50	1,40	1,40	1,80	0,04	0,20	13,3	a
J2	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	2,60	2,60	2,30	2,90	0,09	0,29	11,3	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	2,03	2,10	0,41	3,50	2,03	1,42	70,2	ab
	<i>Co-culture</i>	4	1,68	1,60	1,20	2,30	0,27	0,52	31,0	b
J3	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	2,90	3,00	2,30	3,30	0,21	0,45	15,7	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	2,67	2,85	0,79	4,20	2,86	1,69	63,3	a
	<i>Co-culture</i>	4	2,23	2,30	1,10	3,20	0,91	0,95	42,9	a
J4	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	1,78	1,60	1,60	2,30	0,12	0,35	19,7	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	2,04	2,00	0,64	3,50	1,79	1,34	65,8	a
	<i>Co-culture</i>	4	1,45	1,35	0,91	2,20	0,29	0,54	37,3	a
J5	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	1,63	1,45	1,10	2,50	0,41	0,64	39,4	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	1,20	1,35	0,40	1,70	0,31	0,56	46,6	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,85	0,71	0,58	1,40	0,14	0,37	43,8	a
J6	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	1,59	1,60	0,84	2,30	0,46	0,68	42,9	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,56	0,42	0,31	1,10	0,14	0,37	65,4	a
	<i>Co-culture</i>	4	0,52	0,35	0,20	1,20	0,22	0,47	89,6	a
J7	<i>Mono-culture-Ulvaria sp.</i>	4	1,58	1,55	0,93	2,30	0,32	0,56	35,5	a
	<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,51	0,44	0,23	0,91	0,09	0,31	60,7	b
	<i>Co-culture</i>	4	0,35	0,26	0,21	0,67	0,05	0,22	61,5	b



3.1.2. Suivi temporel des biomasses algales

Les biomasses algales d'*U. obscura* et d'*Ulva* sp. ont été mesurées en début (J0) et fin d'expérimentation (J7), ce qui a permis d'estimer leurs taux de croissance selon les deux modalités de culture (Figure 10). Afin de comparer les taux de croissance des deux espèces et selon les deux modalités de culture, les données ont été analysées par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon, permettant d'identifier, avec un risque d'erreur de 5 %, les différences significatives entre les médianes de deux échantillons.

Lorsqu'elles sont chacune incubées en mono-culture, les deux espèces ont montré des taux de croissance similaires ($10,6 \pm 0,4$ %/j pour *U. obscura* et $11,1 \pm 2,6$ %/j pour *Ulva* sp.). En revanche, en conditions de co-culture, *Ulva* sp. s'est davantage développée qu'*U. obscura* au cours des 7 jours d'incubation (taux de croissance moyen de $20,8 \pm 2,7$ %/j et $7,8 \pm 0,4$ %/j respectivement). Dans ces conditions, le taux de croissance d'*U. obscura* était significativement inférieur à celui relevé en conditions de mono-culture. La croissance des deux espèces a donc été impactée par des phénomènes de compétition au cours de l'expérimentation, favorisant le développement des ulves à celui d'*U. obscura*.

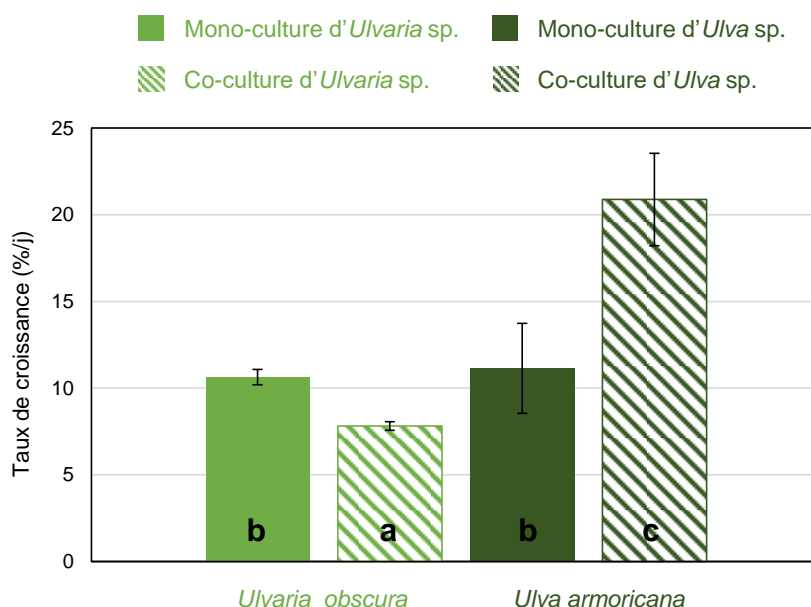


Figure 10. Taux de croissance d'*Ulvaria obscura* et d'*Ulva* sp. estimés à l'issue des 7 jours d'incubation en conditions de mono- et co-culture. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4). Chaque groupe de données statistiquement identique à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon).

3.1.3. Suivi des quotas N et P et des quantités d'N et P fixés

Les données de quotas et de fixation de N et P sont représentées en Figure 11 et ont été analysées par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon, afin de comparer ces paramètres entre les deux espèces et les deux modalités de culture.

En début d'expérimentation, *U. obscura* et *Ulva* sp. étaient caractérisés par des quotas N similaires ($1,58 \pm 0,06$ et $1,75 \pm 0,15$ g/100g MS respectivement). À l'issue des 7 jours d'incubation, les quotas N des deux espèces ont fortement augmenté (atteignant en moyenne $4,76 \pm 0,10$ g/100g MS pour *U. obscura* et $4,29 \pm 0,04$ g/100g MS pour *Ulva* sp.) et aucune différence significative n'a été observée entre les conditions de mono- et de co-culture pour chaque espèce. En condition de co-culture, les



quantités d'azote fixé par *Ulva* sp. (116 ± 9 mg) étaient significativement plus élevées que celles fixées par *U. obscura* (46 ± 5 mg).

Les quotas P initiaux d'*U. obscura* et d'*Ulva* sp. étaient du même ordre de grandeur ($0,141 \pm 0,007$ g/100g MS et $0,161 \pm 0,015$ g/100g MS respectivement). Après 7 jours d'incubation, une forte augmentation de leurs quotas phosphorés a été observée. Dans le cas d'*Ulva* sp., aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les conditions de mono- et co-culture (les quotas atteignant en moyenne $0,385 \pm 0,077$ g/100g MS). En revanche, les quotas P des thalles d'*U. obscura* incubés en co-culture ($0,378 \pm 0,026$ g/100g MS) étaient statistiquement inférieurs à ceux relevés en condition de mono-culture ($0,443 \pm 0,020$ g/100g MS), traduisant un impact de la présence d'*Ulva* sp. sur l'assimilation de phosphore par *U. obscura*. Les quantités de P fixé par *U. obscura* apparaissent également plus faibles en conditions de co-culture ($3,5 \pm 0,4$ mg) qu'en mono-culture ($10,4 \pm 0,8$ mg).

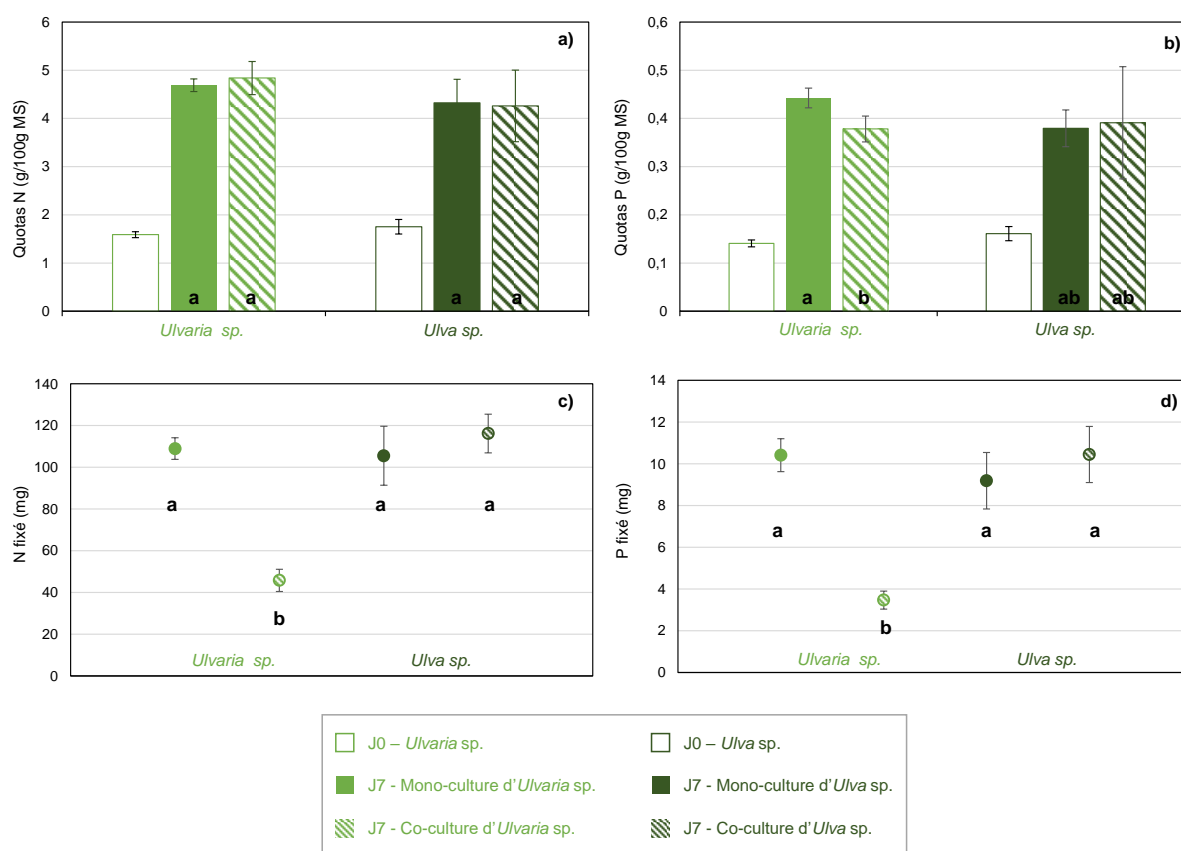


Figure 11. Quotas azotés (a) et phosphorés (b) d'*Ulvaria obscura* et d'*Ulva* sp. en début (J0) et fin d'expérience (J7) pour les conditions de mono- et co-culture, et les quantités d'azote (c) et de phosphore fixés (d) associés. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4). Pour chaque paramètre, un groupe de données statistiquement identique à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon).



3.1.4. Suivi temporel des capacités photosynthétiques

Dû à un problème technique lié au fluorimètre Diving-PAM, les capacités photosynthétiques des algues n'ont pu être mesurées qu'au cours des 4 premiers jours d'incubation (Figure 12).

Au début de l'expérimentation, les rendements F_v/F_m étaient similaires pour les thalles d'*Ulva* sp. ($0,78 \pm 0,03$) et d'*U. obscura* ($0,79 \pm 0,06$), confirmant le bon état physiologique du matériel algal. De manière générale, les rendements ont ensuite diminué au cours des 4 jours d'incubation quelle que soit l'algue et la modalité testée. Au 4^e jour d'incubation, les thalles d'*U. obscura* étaient caractérisés par des rendements plus élevés que ceux d'*Ulva* sp., traduisant une meilleure efficacité photochimique pour *U. obscura* au 4^e jour d'incubation. Il est néanmoins possible que cette efficacité ait pu évoluer jusqu'à la fin de l'expérimentation de 7 jours. Les rendements journaliers étant similaires en conditions de mono- et de co-culture, la présence des deux espèces dans un même milieu n'a pas eu d'impact sur l'efficacité photosynthétique intrinsèque.

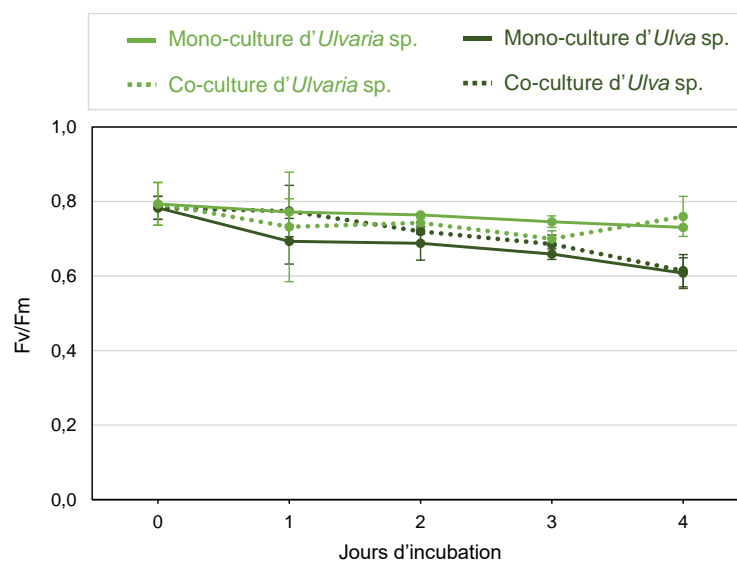


Figure 12. Suivi journalier des rendements F_v/F_m des thalles d'*Ulva* sp. et d'*U. obscura* incubés en mono- et co-culture. Les barres verticales indiquent les écart-types ($n \geq 2$)

3.2. Compétition *P. littoralis* vs *Ulva* sp.

3.2.1. Suivi temporel des concentrations en nutriments du milieu

Les concentrations en sels nutritifs de l'eau de mer ont été suivies toutes les 24h avant chaque renouvellement et enrichissement du milieu. Les résultats des concentrations en nitrates, phosphates et ammonium obtenus pour chaque modalité de culture sont fournis en Figure 13, Figure 14 et Figure 15 respectivement. Plusieurs analyses statistiques ont été réalisées afin de comparer les concentrations journalières en nutriments entre les trois modalités de culture (mono-culture de *P. littoralis*, mono-culture d'*Ulva* sp. et co-culture des deux espèces) et les trois périodes de la saison simulées (début de saison, fin de saison, fin de printemps). Dans chacun des cas, les données ont été analysées par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon, permettant d'identifier, avec un risque d'erreur de 5 %, les différences significatives entre les médianes de deux échantillons. Le détail des résultats est fourni en Annexe.



Nitrates

De manière générale, les profils des concentrations en nitrates obtenus en conditions de début de saison et fin de printemps ont été significativement similaires à un niveau de confiance de 95 % (Tableau 4) :

- Dans le cas de la mono-culture de *P. littoralis*, une diminution des concentrations en nitrates dans le milieu n'a été observée qu'au cours des 24 premières heures d'incubation (à hauteur de $31 \pm 3\%$ et de $22 \pm 13\%$ en conditions de début de saison et de fin de printemps respectivement), traduisant une absorption des nitrates par *P. littoralis* uniquement en début d'expérimentation.
- Dans le cas de la mono-culture d'*Ulva* sp., les concentrations les plus basses en nitrates dans le milieu ont été observées au cours des 3 premiers jours d'incubation (valeurs $< 44 \mu\text{mol.L}^{-1}$), puis de plus fortes valeurs ont été notées au 4^e jour pour atteindre au 7^e jour des valeurs proches des conditions initiales ($134,8 \pm 21,7 \mu\text{mol.L}^{-1}$). Ces résultats montrent qu'*Ulva* sp. a fortement absorbé les nitrates au cours des trois premiers jours d'expérimentation, et que cette absorption s'est ensuite atténuée pour devenir quasi-nulle en fin d'expérimentation.
- Dans le cas de la co-culture des deux espèces, le premier jour d'incubation a été caractérisé par une forte absorption des nitrates dans le milieu (taux d'abattement moyen de $85 \pm 11\%$). Puis cette absorption s'est progressivement atténuée jusqu'au 7^e jour d'expérimentation, à l'issue duquel aucune diminution des concentrations en nitrates n'a été observée (concentration moyenne de $141,3 \pm 8,9 \mu\text{mol.L}^{-1}$). Ce profil apparaît significativement similaire à celui obtenu pour *Ulva* sp. en mono-culture, excepté aux 2^e et 3^e jours d'incubation où les concentrations en nitrates dans le milieu étaient statistiquement plus élevées dans le cas de la co-culture (Tableau 4).

En conditions de fin de saison, les concentrations initiales en nitrates étaient plus faibles (en moyenne $10,5 \pm 0,6 \mu\text{mol.L}^{-1}$) que pour les conditions de début de saison et fin de printemps, et les profils obtenus ont été significativement différents des deux autres conditions (Tableau 5). Quelle que soit la modalité de culture, *Ulva* sp. et *P. littoralis* ont absorbé quotidiennement la quasi-totalité des nitrates apportés chaque jour au milieu (les taux d'abattement étant toujours $> 97\%$). Dans ces conditions de fin de saison, aucune différence statistique n'a été mise en évidence entre les trois modalités de cultures (Tableau 4).

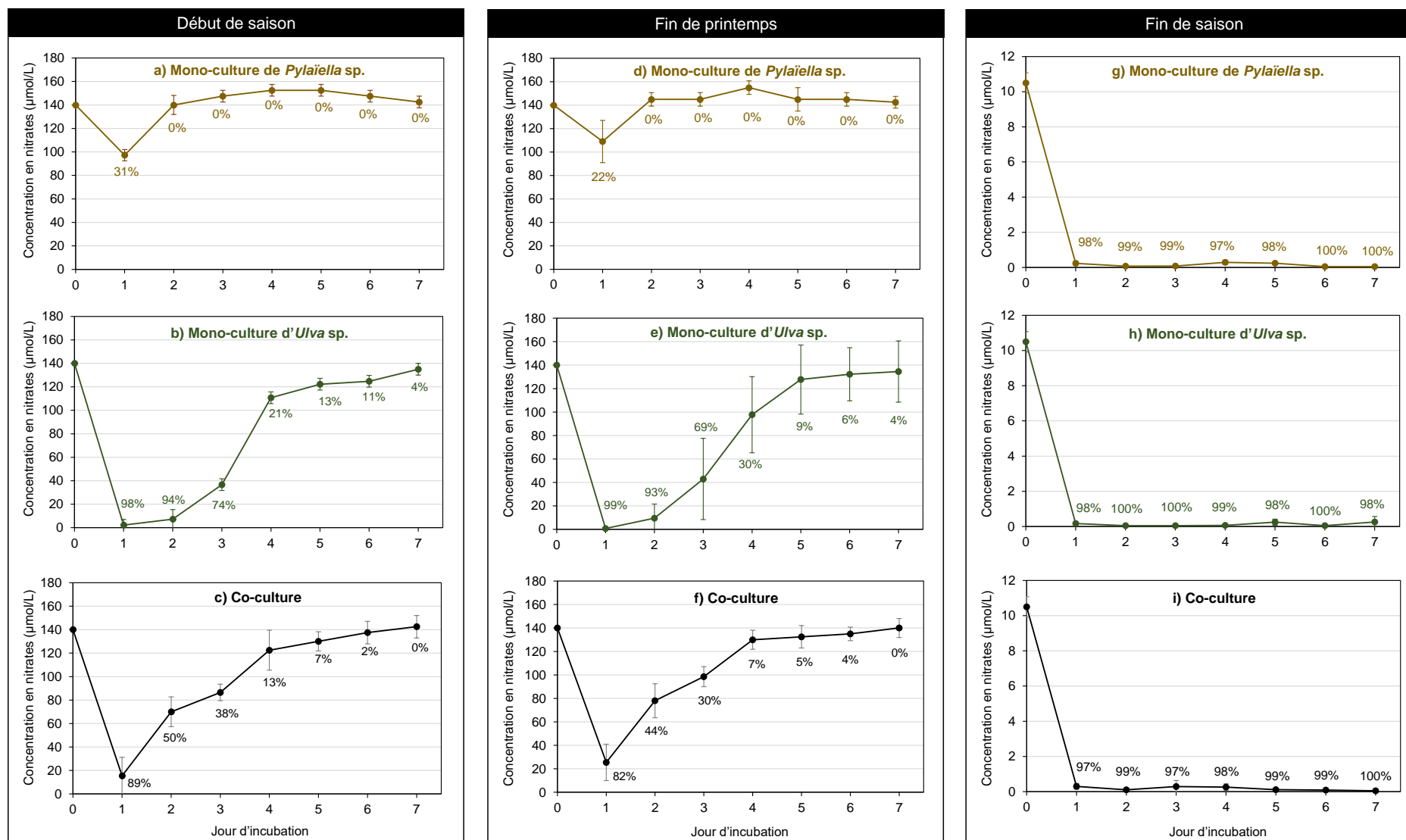


Figure 13. Concentrations en nitrates relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écarts-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.



Tableau 4. Résumé statistique des données de concentrations en nitrates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.

	Jour d'incubation	Type de culture	Nb de données	Moyenne (µmol/L)	Médiane (µmol/L)	Min. (µmol/L)	Max. (µmol/L)	Var. (µmol/L)	Ecart-type (µmol/L)	Coeff. Var. (%)	Identification des groupes homogènes
Début de saison	J1	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	97,3	99,5	90,0	100,0	23,6	4,9	5,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	97,3	99,5	90,0	100,0	23,6	4,9	5,0	b
		Co-culture	4	15,4	15,0	0,7	31,0	249,0	15,8	102,2	b
	J2	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	140,0	140,0	130,0	150,0	66,7	8,2	5,8	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	140,0	140,0	130,0	150,0	66,7	8,2	5,8	c
		Co-culture	4	70,0	73,0	52,0	82,0	162,0	12,7	18,2	b
	J3	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	147,5	150,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,4	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	147,5	150,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,4	c
		Co-culture	4	86,5	89,5	76,0	91,0	49,7	7,0	8,1	b
	J4	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	152,5	150,0	150,0	160,0	25,0	5,0	3,3	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	152,5	150,0	150,0	160,0	25,0	5,0	3,3	b
		Co-culture	4	122,5	125,0	100,0	140,0	291,7	17,1	13,9	b
	J5	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	152,5	150,0	150,0	160,0	25,0	5,0	3,3	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	152,5	150,0	150,0	160,0	25,0	5,0	3,3	b
		Co-culture	4	130,0	130,0	120,0	140,0	66,7	8,2	6,3	b
	J6	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	147,5	150,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,4	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	147,5	150,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,4	a
		Co-culture	4	137,5	135,0	130,0	150,0	91,7	9,6	7,0	a
	J7	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	142,5	140,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	142,5	140,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,5	a
		Co-culture	4	142,5	145,0	130,0	150,0	91,7	9,6	6,7	a
Fin de printemps	J1	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	109,0	110,0	86,0	130,0	324,0	18,0	16,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,7	0,4	0,2	1,9	0,7	0,8	112,4	b
		Co-culture	4	25,4	25,5	6,7	44,0	240,1	15,5	60,9	c
	J2	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	145,0	145,0	140,0	150,0	33,3	5,8	4,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	9,5	6,0	0,2	26,0	144,8	12,0	126,2	b
		Co-culture	4	78,0	76,0	65,0	95,0	209,3	14,5	18,5	c
	J3	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	145,0	145,0	140,0	150,0	33,3	5,8	4,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	42,9	45,5	0,7	80,0	1196,0	34,6	80,5	b
		Co-culture	4	98,5	96,5	91,0	110,0	73,7	8,6	8,7	c
	J4	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	155,0	155,0	150,0	160,0	33,3	5,8	3,7	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	97,8	99,5	62,0	130,0	1054,9	32,5	33,2	b
		Co-culture	4	130,0	130,0	120,0	140,0	66,7	8,2	6,3	b
	J5	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	145,0	140,0	140,0	160,0	100,0	10,0	6,9	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	127,8	130,0	91,0	160,0	866,9	29,4	23,0	a
		Co-culture	4	132,5	135,0	120,0	140,0	91,7	9,6	7,2	a
	J6	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	145,0	145,0	140,0	150,0	33,3	5,8	4,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	132,3	140,0	99,0	150,0	513,6	22,7	17,1	a
		Co-culture	4	135,0	135,0	130,0	140,0	33,3	5,8	4,3	a
	J7	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	142,5	140,0	140,0	150,0	25,0	5,0	3,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	134,5	140,0	98,0	160,0	681,0	26,1	19,4	a
		Co-culture	4	140,0	140,0	130,0	150,0	66,7	8,2	5,8	a
Fin de saison	J1	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,233	0,205	0,140	0,380	0,013	0,112	48,3	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,173	0,170	0,110	0,240	0,003	0,054	31,2	a
		Co-culture	3	0,333	0,270	0,190	0,540	0,034	0,183	55,0	a
	J2	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,078	0,050	0,050	0,160	0,003	0,055	71,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,050	0,050	0,050	0,050	0,000	0,000	0,0	a
		Co-culture	3	0,103	0,120	0,050	0,140	0,002	0,047	45,7	a
	J3	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,083	0,080	0,050	0,120	0,001	0,038	45,8	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,050	0,050	0,050	0,050	0,000	0,000	0,0	a
		Co-culture	3	0,117	0,140	0,050	0,160	0,003	0,059	50,2	a
	J4	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,293	0,320	0,130	0,400	0,016	0,125	42,6	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,065	0,050	0,050	0,110	0,001	0,030	46,2	ab
		Co-culture	3	0,293	0,350	0,050	0,480	0,049	0,221	75,2	b
	J5	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,243	0,230	0,170	0,340	0,006	0,075	30,9	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,245	0,230	0,050	0,470	0,030	0,172	70,3	a
		Co-culture	3	0,130	0,130	0,120	0,140	0,000	0,010	7,7	a
	J6	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,050	0,050	0,050	0,050	0,000	0,000	0,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,050	0,050	0,050	0,050	0,000	0,000	0,0	a
		Co-culture	3	0,107	0,050	0,050	0,220	0,010	0,098	92,0	a
	J7	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,050	0,050	0,050	0,050	0,000	0,000	0,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,258	0,135	0,050	0,710	0,097	0,312	121,2	a
		Co-culture	3	0,050	0,050	0,050	0,050	0,000	0,000	0,0	a



Tableau 5. Résultats des tests statistiques comparant les concentrations journalières en nitrates entre les conditions de début de saison et de fin de printemps pour chaque modalité de culture (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon, risque d'erreur de 5 %). Deux médianes sont significativement différentes, à niveau de confiance de 95%, lorsque p-value < 0,5. Les valeurs < 0,5 sont identifiées par la couleur rouge.

Comparaison des conditions de début de saison et de fin de printemps			
Jour d'incubation	Mono-culture <i>P.littoralis</i>	Mono-culture <i>U.armoricana</i>	Co-culture
J1	0,306	0,194	0,470
J2	0,429	0,885	0,663
J3	0,608	0,885	0,042
J4	0,608	0,665	0,653
J5	0,222	0,885	0,760
J6	0,608	0,769	0,874
J7	0,849	0,769	0,760

Phosphates

Les concentrations initiales en phosphates s'élevaient à $3,38 \pm 0,10 \mu\text{mol.L}^{-1}$ pour les trois conditions d'incubation (début de saison, fin de printemps et fin de saison). Des profils de concentrations en phosphates globalement similaires ont été obtenus pour les conditions de début de saison et fin de printemps (à un niveau de confiance de 95 % ; Tableau 7) :

- En mono-culture de *P. littoralis*, une augmentation progressive de l'absorption en phosphates du milieu a été observée au cours du temps, comme le montre la diminution des concentrations en phosphates du 1^{er} jour ($2,35 \pm 0,09 \mu\text{mol.L}^{-1}$) au 7^e jour ($0,66 \pm 0,69 \mu\text{mol.L}^{-1}$) d'incubation.
- Dans le cas de la mono-culture d'*Ulva* sp. et de la co-culture des deux espèces, une forte absorption des concentrations en phosphates a été notée dès les 24 premières heures d'incubation (réduction moyenne de 89 ± 4 % des concentrations initiales en phosphates). Puis les taux d'abattement sont restés relativement élevés jusqu'à la fin de l'expérimentation (87 ± 13 % en moyenne au 7^e jour). L'analyse statistique montre que les concentrations relevées chaque jour étaient généralement similaires entre les deux modalités (mono- et co-culture d'*Ulva* sp.) à un niveau de confiance de 95 % (Tableau 6).

En comparaison des conditions de début de saison et de fin de printemps, les profils de concentrations en phosphates des conditions de fin de saison étaient relativement différents. Dans les milieux où *P. littoralis* était en mono-culture, les concentrations en phosphates étaient toujours $> 2,50 \mu\text{mol.L}^{-1}$, les taux d'abattement des concentrations initiales ne dépassant pas 54 %. Les concentrations en phosphates relevées aux 3^e, 4^e, 5^e et 6^e jours d'incubation étaient significativement supérieures à celles mesurées en conditions de début de saison et de fin de printemps, traduisant une plus faible absorption des phosphates du milieu par *P. littoralis* en fin de saison, sur la majorité de la période d'expérimentation. Pour les modalités de mono-culture d'*Ulva* sp. et de co-culture en conditions de fin de saison, les concentrations en phosphates relevées chaque jour étaient statistiquement identiques (Tableau 6) : des taux d'abattement relativement élevés ont été obtenus dès les premières 24h d'incubation (en moyenne 88 ± 13 %) et jusqu'à la fin de l'expérimentation (en moyenne 73 ± 14 %).

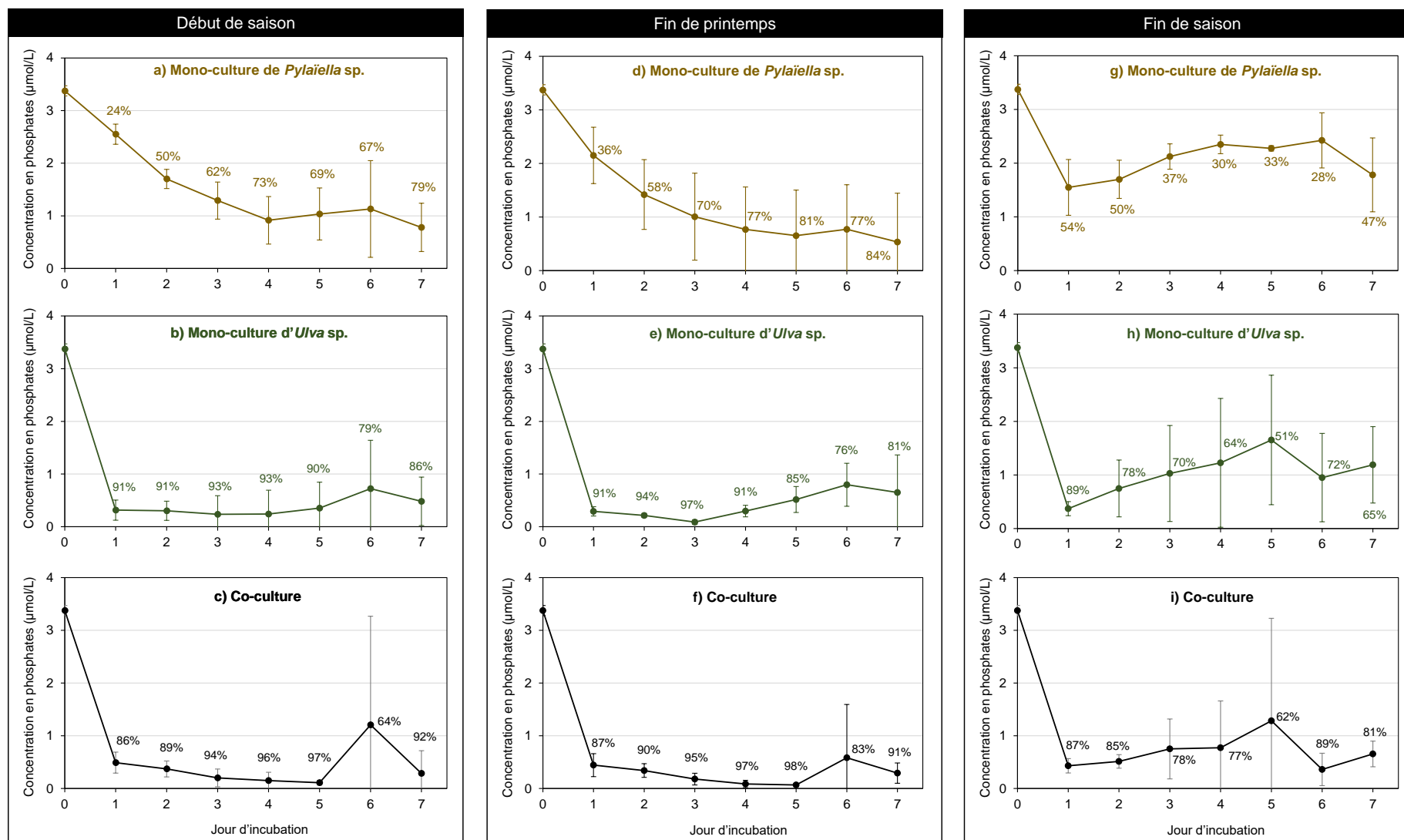


Figure 14. Concentrations en phosphates relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.



Tableau 6. Résumé statistique des données de concentrations en phosphates et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.

	Jour d'incubation	Type de culture	Nb de données	Moyenne (µmol/L)	Médiane (µmol/L)	Min. (µmol/L)	Max. (µmol/L)	Var. (µmol/L)	Ecart-type (µmol/L)	Coeff. Var. (%)	Identification des groupes homogènes
Début de saison	J1	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	2,55	2,50	2,40	2,80	0,04	0,19	7,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,32	0,32	0,28	0,35	0,00	0,04	11,1	b
		Co-culture	4	0,49	0,54	0,23	0,65	0,04	0,20	40,5	b
	J2	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,70	1,70	1,50	1,90	0,03	0,18	10,7	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,30	0,30	0,14	0,47	0,03	0,16	53,5	b
		Co-culture	4	0,27	0,36	0,22	0,54	0,02	0,15	40,6	b
	J3	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,39	1,30	0,86	1,70	0,12	0,35	27,3	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,24	0,27	0,05	0,36	0,02	0,14	60,2	b
		Co-culture	4	0,20	0,16	0,05	0,44	0,03	0,17	84,4	b
	J4	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,92	0,87	0,53	1,40	0,20	0,45	49,4	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,24	0,21	0,05	0,50	0,05	0,23	94,5	b
		Co-culture	4	0,15	0,09	0,05	0,38	0,02	0,16	104,6	b
	J5	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,04	1,08	0,48	1,50	0,24	0,49	47,8	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,35	0,21	0,17	0,82	0,10	0,31	88,6	b
		Co-culture	4	0,11	0,12	0,05	0,16	0,00	0,05	41,3	b
	J6	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,13	0,99	0,25	2,30	0,84	0,92	81,3	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,72	0,72	0,35	1,10	0,15	0,38	52,9	a
		Co-culture	4	1,21	0,21	0,11	4,30	4,26	2,06	171,3	a
	J7	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,78	0,89	0,14	1,20	0,21	0,46	59,0	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,48	0,39	0,05	1,10	0,21	0,46	95,0	a
		Co-culture	4	0,29	0,08	0,05	0,93	0,19	0,43	151,2	a
Fin de printemps	J1	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	2,15	2,00	1,70	2,90	0,28	0,53	24,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,29	0,30	0,19	0,38	0,01	0,09	30,1	b
		Co-culture	4	0,44	0,40	0,26	0,71	0,05	0,22	49,2	b
	J2	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,42	1,35	0,78	2,20	0,42	0,65	45,9	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,22	0,22	0,17	0,25	0,00	0,04	17,2	b
		Co-culture	4	0,34	0,35	0,20	0,47	0,02	0,13	38,3	b
	J3	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,01	0,90	0,14	2,10	0,66	0,81	80,7	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,09	0,09	0,05	0,13	0,00	0,04	49,7	b
		Co-culture	4	0,18	0,17	0,05	0,32	0,01	0,11	62,5	ab
	J4	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,77	0,48	0,22	1,90	0,63	0,79	102,9	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,30	0,32	0,15	0,41	0,01	0,11	36,6	ab
		Co-culture	4	0,09	0,05	0,05	0,19	0,00	0,07	82,4	b
	J5	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,65	0,33	0,05	1,90	0,72	0,85	130,4	ab
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,52	0,52	0,22	0,82	0,06	0,25	47,5	a
		Co-culture	4	0,07	0,05	0,05	0,11	0,00	0,03	46,2	b
	J6	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,77	0,47	0,16	2,00	0,69	0,83	107,6	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,80	0,78	0,34	1,30	0,17	0,41	51,2	a
		Co-culture	4	0,58	0,09	0,05	2,10	1,02	1,01	173,8	a
	J7	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	0,54	0,10	0,05	1,90	0,83	0,91	170,3	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,65	0,39	0,12	1,70	0,51	0,71	109,5	a
		Co-culture	4	0,29	0,30	0,05	0,52	0,04	0,19	66,6	a
Fin de saison	J1	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,55	1,50	1,00	2,20	0,27	0,52	33,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,37	0,38	0,23	0,50	0,02	0,13	35,2	b
		Co-culture	4	0,43	0,44	0,26	0,59	0,02	0,14	31,5	b
	J2	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,70	1,75	1,30	2,00	0,13	0,36	20,9	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,75	0,72	0,26	1,30	0,28	0,53	70,9	b
		Co-culture	4	0,51	0,53	0,37	0,63	0,02	0,13	24,9	b
	J3	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	2,13	2,20	1,80	2,30	0,06	0,24	11,1	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	1,03	0,99	0,23	1,90	0,80	0,90	87,2	ab
		Co-culture	4	0,75	0,50	0,41	1,60	0,32	0,57	75,8	b
	J4	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	2,35	2,30	2,20	2,60	0,03	0,17	7,4	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	1,23	1,04	0,13	2,70	1,44	1,20	98,1	ab
		Co-culture	4	0,77	0,37	0,25	2,10	0,79	0,89	114,8	b
	J5	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	2,28	2,30	2,20	2,30	0,00	0,05	2,2	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	1,65	1,85	0,21	2,70	1,46	1,21	73,1	a
		Co-culture	4	1,28	0,34	0,25	4,20	3,78	1,95	151,7	a
	J6	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	2,43	2,35	1,90	3,10	0,26	0,51	21,1	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	0,95	1,03	0,05	1,70	0,68	0,83	86,9	b
		Co-culture	4	0,36	0,32	0,05	0,75	0,10	0,31	85,6	b
	J7	Mono-culture-Pylaiella sp.	4	1,78	1,80	0,93	2,60	0,47	0,69	38,5	a
		Mono-culture-Ulva sp.	4	1,19	1,16	0,53	1,90	0,51	0,71	60,0	a
		Co-culture	4	0,66	0,58	0,46	1,00	0,06	0,24	37,2	a



Tableau 7. Résultats des tests statistiques comparant les concentrations journalières en phosphates entre les trois conditions d'incubation testées pour chaque modalité de culture (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon, risque d'erreur de 5 %). Deux médianes sont significativement différentes, à niveau de confiance de 95%, lorsque p-value < 0,5. Les valeurs < 0,5 sont identifiées par la couleur rouge.

Comparaison des conditions de début de saison et de fin de printemps			
Jour d'incubation	Mono-culture <i>P.littoralis</i>	Mono-culture <i>U.armoricana</i>	Co-culture
J1	0,309	1,000	0,885
J2	0,665	0,885	0,665
J3	0,470	0,183	0,884
J4	0,661	0,885	0,620
J5	0,384	0,243	0,163
J6	0,470	0,885	0,309
J7	0,381	0,885	0,657
Comparaison des conditions de début de saison et de fin de saison			
Jour d'incubation	Mono-culture <i>P.littoralis</i>	Mono-culture <i>U.armoricana</i>	Mono-culture <i>P.littoralis</i>
J1	0,029	0,772	0,665
J2	1,000	0,312	0,312
J3	0,029	0,312	0,061
J4	0,028	0,191	0,110
J5	0,027	0,104	0,029
J6	0,112	0,665	0,885
J7	0,112	0,194	0,191
Comparaison des conditions de fin de printemps et de fin de saison			
Jour d'incubation	Mono-culture <i>P.littoralis</i>	Mono-culture <i>U.armoricana</i>	Mono-culture <i>P.littoralis</i>
J1	0,245	0,470	1,000
J2	0,663	0,030	0,194
J3	0,027	0,029	0,030
J4	0,028	0,470	0,027
J5	0,027	0,312	0,026
J6	0,027	0,885	0,657
J7	0,144	0,146	0,112

Ammonium

Les profils des concentrations en ammonium obtenus pour la mono-culture d'*Ulva* sp. étaient statistiquement similaires (à un niveau de confiance de 95 % ; Tableau 8) à ceux relevés pour la co-culture des deux espèces, et ce, quelle que soit la période de la saison simulée. Les concentrations en ammonium ont atteint chaque jour de faibles valeurs (< 4,0 $\mu\text{mol.L}^{-1}$), traduisant une absorption minimale de 84 % de l'ammonium présent dans le milieu.

Dans le cas de la mono-culture de *P. littoralis*, les concentrations journalières du milieu en ammonium en conditions de début de saison étaient significativement plus élevées que pour la mono-culture d'*Ulva* sp. et la co-culture des espèces (à un niveau de confiance de 95 % ; Tableau 8). De plus de fortes concentrations en ammonium ont aussi été observées en condition de fin de printemps, mais la variabilité des résultats obtenus n'induit aucune différence statistique avec les deux autres modalités (mono-culture d'*Ulva* sp. et la co-culture des espèces). On notera qu'en fin de saison, les concentrations en ammonium initiales du milieu étaient plus faibles ($6,0 \pm 0,1 \mu\text{mol.L}^{-1}$) qu'en conditions de début de saison et de fin de printemps ($24,5 \pm 0,6 \mu\text{mol.L}^{-1}$), ce qui explique que les taux d'abattement de l'ammonium ont été plus élevés pendant les 7 jours d'incubation dans ces conditions (valeurs > 94 %).

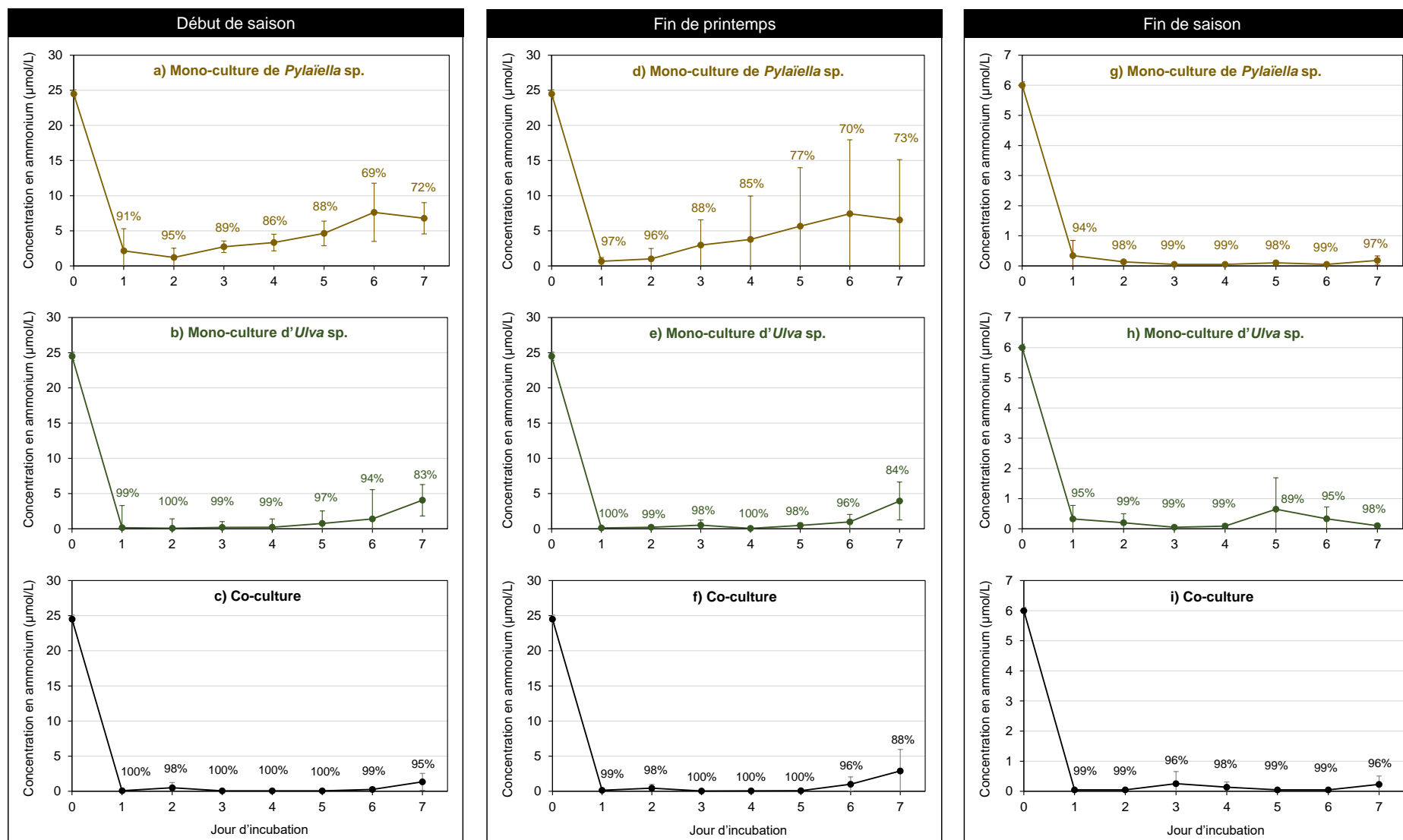


Figure 15. Concentrations en ammonium relevées chaque jour avant renouvellement du milieu pour chaque modalité d'incubation. Les barres verticales représentent les écart-types (n=4). Les pourcentages indiqués correspondent aux taux d'abattement en nutriments moyens calculés.



Tableau 8. Résumé statistique des données de concentrations en ammonium et des résultats statistiques identifiant la significativité des différences entre les médianes de chaque modalité de culture à un temps J donné (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon) avec un risque d'erreur de 5 %. Chaque groupe de données statistiquement identiques à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.

	Jour d'incubation	Type de culture	Nb de données	Moyenne (µmol/L)	Médiane (µmol/L)	Min. (µmol/L)	Max. (µmol/L)	Var. (µmol/L)	Ecart-type (µmol/L)	Coeff. Var. (%)	Identification des groupes homogènes
Début de saison	J1	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	2,15	0,93	0,05	6,70	9,88	3,14	146,2	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,15	0,05	0,05	0,45	0,04	0,20	133,3	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,10	0,09	0,05	0,15	0,00	0,05	55,4	a
	J2	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	1,20	0,76	0,16	3,10	1,77	1,33	111,3	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,08	0,08	0,05	0,12	0,00	0,04	45,8	b
		<i>Co-culture</i>	4	0,51	0,19	0,05	1,60	0,55	0,74	146,7	b
	J3	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	2,73	2,90	1,60	3,50	0,67	0,82	30,0	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,20	0,16	0,05	0,42	0,03	0,18	92,2	b
		<i>Co-culture</i>	4	0,07	0,05	0,05	0,14	0,00	0,05	62,1	b
	J4	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	3,33	3,35	2,00	4,60	1,41	1,19	35,7	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,21	0,05	0,05	0,69	0,10	0,32	152,4	b
		<i>Co-culture</i>	4	0,07	0,05	0,05	0,12	0,00	0,04	51,9	b
	J5	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	4,63	4,30	3,00	6,90	3,10	1,76	38,1	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,77	0,12	0,05	2,80	1,84	1,35	175,9	b
		<i>Co-culture</i>	4	0,08	0,05	0,05	0,15	0,00	0,05	66,7	b
	J6	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	7,63	7,90	2,70	12,00	17,18	4,15	54,4	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	1,41	0,24	0,05	5,10	6,08	2,47	175,2	ab
		<i>Co-culture</i>	4	0,27	0,17	0,05	0,70	0,09	0,29	107,0	b
	J7	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	6,78	7,60	3,50	8,40	4,97	2,23	32,9	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	4,05	0,51	0,20	15,00	53,29	7,30	180,1	ab
		<i>Co-culture</i>	4	1,36	1,24	0,05	2,90	1,46	1,21	89,2	b
Fin de printemps	J1	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,65	0,54	0,13	1,40	0,31	0,55	84,6	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,11	0,05	0,05	0,29	0,01	0,12	109,1	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,15	0,12	0,05	0,32	0,02	0,13	85,9	a
	J2	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	1,00	0,38	0,05	3,20	2,18	1,48	147,2	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,21	0,11	0,05	0,59	0,07	0,26	120,9	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,45	0,28	0,05	1,20	0,30	0,54	120,7	a
	J3	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	2,98	1,75	0,20	8,20	12,80	3,58	120,3	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,53	0,23	0,05	1,60	0,52	0,72	137,4	ab
		<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	b
	J4	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	3,77	1,02	0,05	13,00	38,10	6,17	163,6	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,06	0,05	0,05	0,10	0,00	0,03	40,0	a
	J5	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	5,66	2,30	0,05	18,00	69,20	8,32	146,9	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,48	0,40	0,17	0,95	0,12	0,35	73,6	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,09	0,05	0,05	0,22	0,01	0,09	91,9	a
	J6	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	7,41	3,30	0,05	23,00	111,29	10,55	142,3	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,97	0,72	0,05	2,40	1,16	1,08	110,7	a
		<i>Co-culture</i>	4	1,02	0,96	0,05	2,10	1,08	1,04	102,2	a
	J7	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	6,54	3,35	0,45	19,00	73,70	8,58	131,3	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	3,95	3,60	1,10	7,50	7,23	2,69	68,1	a
		<i>Co-culture</i>	4	2,89	2,91	0,05	5,70	9,47	3,08	106,5	a
Fin de saison	J1	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,34	0,11	0,05	1,10	0,26	0,51	149,8	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,33	0,13	0,05	0,99	0,20	0,45	138,4	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
	J2	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,14	0,13	0,11	0,17	0,00	0,03	18,6	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,20	0,05	0,05	0,65	0,09	0,30	150,0	ab
		<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	b
	J3	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,25	0,05	0,05	0,86	0,16	0,41	160,4	a
	J4	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,09	0,05	0,05	0,20	0,01	0,08	85,7	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,14	0,05	0,05	0,40	0,03	0,18	127,3	a
	J5	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,10	0,10	0,05	0,16	0,00	0,06	59,3	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,65	0,17	0,05	2,20	1,08	1,04	160,8	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
	J6	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,33	0,20	0,05	0,88	0,15	0,39	118,6	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,05	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,0	a
	J7	<i>Mono-culture-Pylaiella sp.</i>	4	0,18	0,18	0,05	0,31	0,02	0,15	83,4	a
		<i>Mono-culture-Ulva sp.</i>	4	0,10	0,09	0,05	0,18	0,00	0,06	62,4	a
		<i>Co-culture</i>	4	0,23	0,12	0,05	0,63	0,08	0,27	119,4	a



Tableau 9. Résultats des tests statistiques comparant les concentrations journalières en ammonium entre les trois conditions d'incubation testées pour chaque modalité de culture (Test de Mann-Whitney-Wilcoxon, risque d'erreur de 5 %). Deux médianes sont considérées comme significativement différentes, à niveau de confiance de 95%, lorsque p-value < 0,5.

Comparaison des conditions de début de saison et de fin de printemps			
Jour d'incubation	Mono-culture <i>P.littoralis</i>	Mono-culture <i>U.armoricana</i>	Co-culture
J1	0,885	1,000	0,645
J2	0,885	0,645	0,878
J3	0,470	0,882	0,453
J4	0,312	0,453	1,000
J5	0,470	0,468	1,000
J6	0,470	1,000	0,384
J7	0,470	0,312	0,772

3.2.2. Taux de croissance et état physiologique des algues

L'efficacité photochimique maximale des thalles de *P. littoralis* et d'*Ulva* sp., incubés en mono- et co-culture, est restée particulièrement stable au cours des 7 jours d'expérimentation pour chacune des trois conditions testées : les F_v/F_m atteignant en moyenne $0,68 \pm 0,04$ (Figure 16), témoignant d'un bon état physiologique du matériel algal utilisé pour l'expérimentation.

Les taux de croissance des deux espèces estimés à l'issue des 7 jours d'incubation sont représentés sur la Figure 16, et ont été analysés par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon. En conditions de début de saison, l'espèce *Ulva* sp. a montré des taux de croissance moyens de $6,8 \pm 1,2$ %/j, qu'elle soit incubée en mono- ou co-culture. Un taux de croissance similaire a été obtenu pour *P. littoralis* incubé en co-culture ($8,3 \pm 1,2$ %/j). En revanche, lorsque cette espèce a été cultivée en mono-culture, elle a montré de plus faibles taux de croissance ($3,0 \pm 1,6$ %/j). En conditions de fin de printemps, les taux de croissance de *P. littoralis* et d'*Ulva* sp. étaient $< 5,0$ %/j à l'issue des 7 jours d'incubation. Aucune différence significative n'a été observée entre les conditions de mono- et de co-culture. En conditions de fin de saison, *P. littoralis* et *Ulva* sp. ont montré de plus forts taux de croissance lorsqu'elles étaient cultivées en co-culture ($17,4 \pm 0,8$ %/j et $13,8 \pm 2,3$ %/j respectivement) qu'en mono-culture ($10,0 \pm 2,2$ %/j et $7,8 \pm 1,4$ %/j respectivement).

On notera également que les taux de croissance étaient plus élevés en condition de fin de saison (caractérisée par de faibles concentrations en nutriments) qu'en conditions de début de saison et fin de printemps (caractérisées par de fortes concentrations en nutriments). Cela peut s'expliquer par le fait que les conditions nutritives enrichies ont provoqué une phase de reproduction des algues. Des signes de fragmentations ont en effet été observés pour les deux espèces uniquement en condition nutritives enrichies.

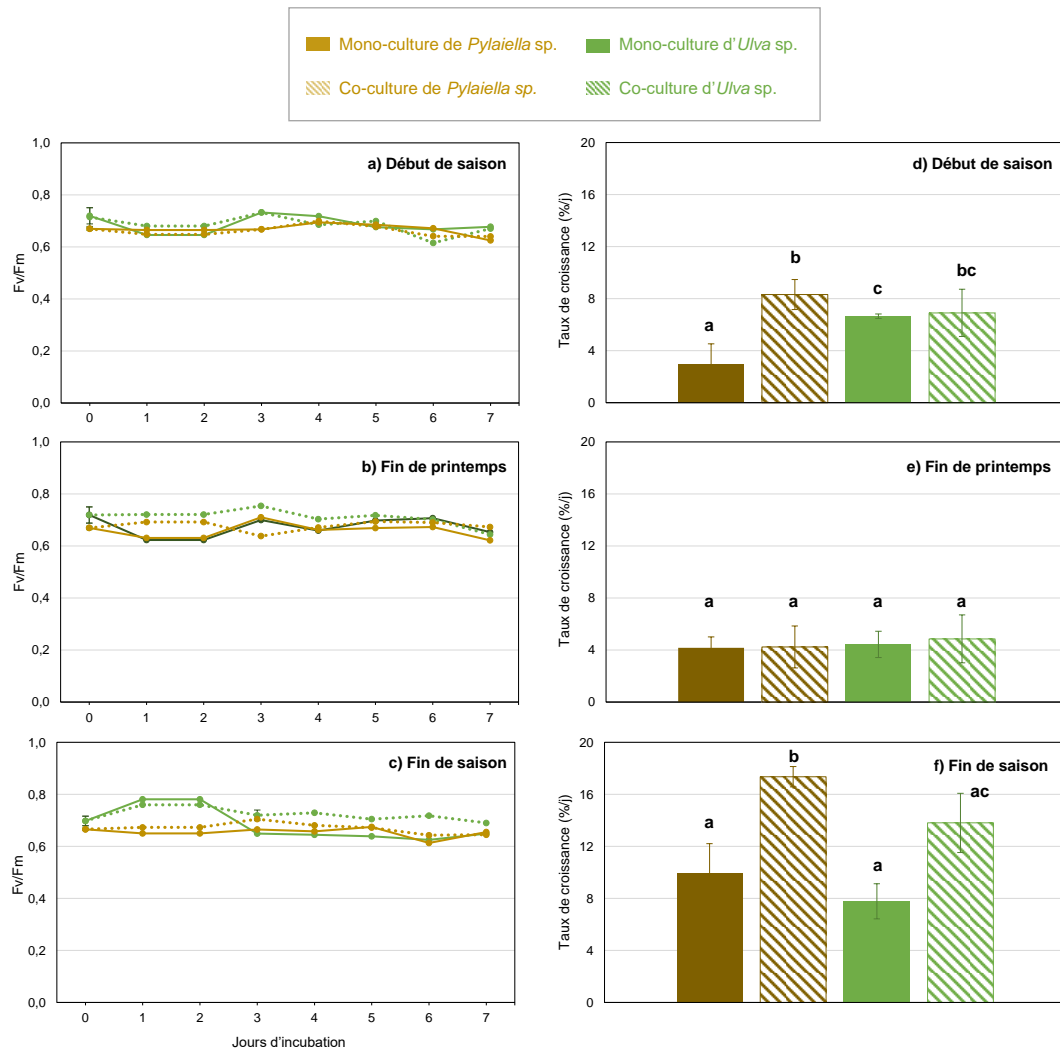


Figure 16. Suivi journalier des rendements F_v/F_m (a-c) et taux de croissance (d-f) d'*Ulva* sp. et de *P. littoralis* incubés en mono- et co-culture en conditions de début de saison, fin de printemps et fin de saison. Les barres verticales indiquent les écart-types ($n=3$). Chaque groupe de données statistiquement identique à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre.



3.2.3. Quotas N et P, et des quantités de N et P fixés

À l'issue des 7 jours d'expérimentation, les quotas N et P de *P. littoralis* et *Ulva* sp. ont augmenté pour les trois conditions de culture testées (

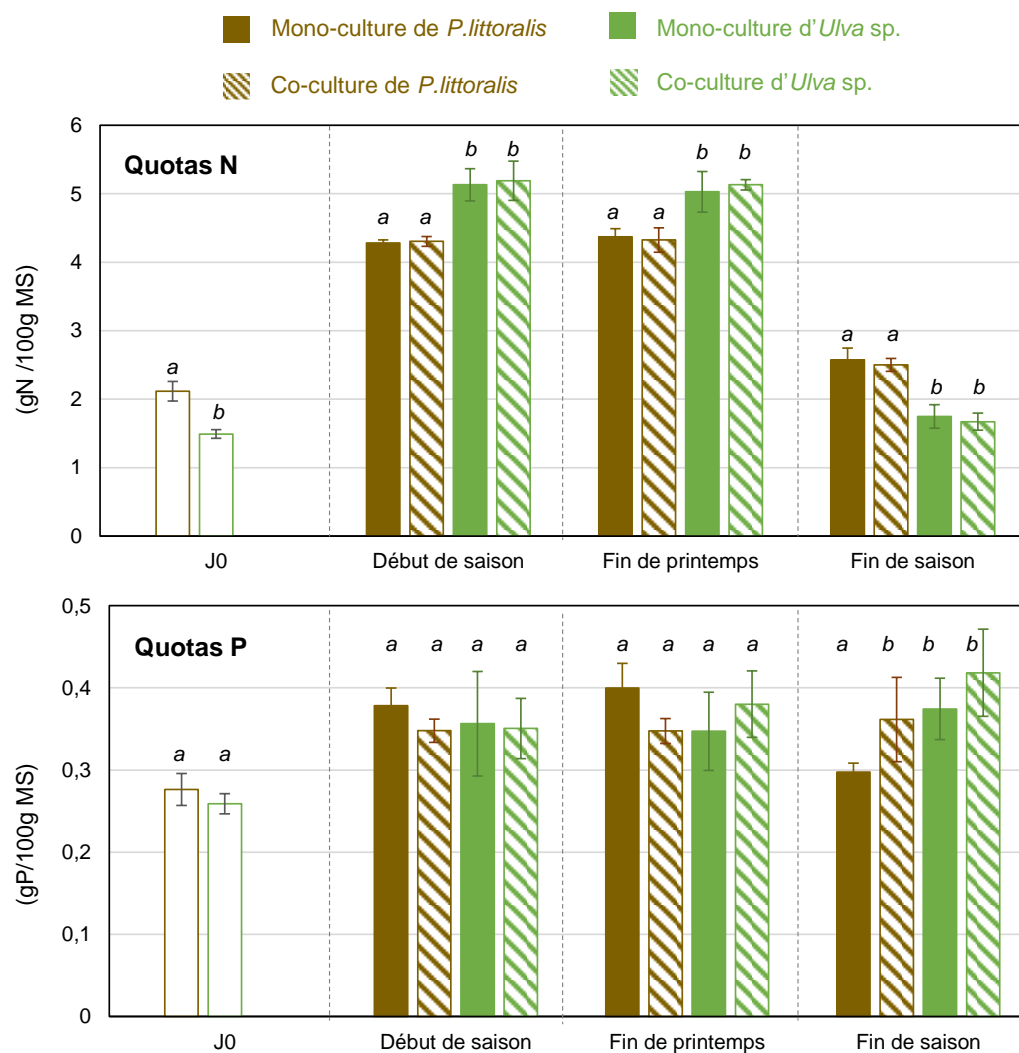


Figure 17), traduisant une assimilation de ces éléments par les algues.

Les quotas N des deux espèces étaient plus faibles en condition de fin de saison (valeurs $<2,57 \pm 0,26$ g N/100g MS et $<17 \pm 3$ mg N) qu'en début et fin de printemps, très probablement dû aux différences de niveaux de concentration en nutriments des milieux. En conditions de début et fin de printemps, les quotas N d'*Ulva* sp. ($5,11 \pm 0,22$ g/100g MS) étaient plus élevés que ceux de *P. littoralis* ($4,32 \pm 0,10$ g/100g MS), tandis qu'en fin de saison l'inverse a été observé ($1,70 \pm 0,15$ g/100g MS *Ulva* sp. contre $2,55 \pm 0,13$ g/100g MS pour *P. littoralis*). Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les quotas N des algues cultivées en mono-culture et celles cultivées en co-culture. En termes de fixation d'azote (Figure 18), *Ulva* sp. a fixé de plus grandes quantités d'azote en début de saison (valeur moyenne de $82,4 \pm 17,6$ mg pour les conditions de mono- et co-cultures) que *P. littoralis* $39,4 \pm 5,6$ mg N en moyenne), et inversement en fin de saison ($29,4 \pm 3,1$ mg N contre $41,2 \pm 8,9$ mg N). En fin de printemps, les quantités d'azote fixé par *P. littoralis* en co-culture étaient significativement inférieures ($22,3 \pm 5,5$ mg N) à celles fixées en mono-culture par cette espèce et celles d'*Ulva* sp. (valeurs > 47 mg N).

Les quotas P des deux espèces étaient similaires entre les conditions de début de saison et de fin de printemps et entre les modalités de mono- et de co-culture (valeurs moyennes de $0,363 \pm 0,032$ g/100g MS). En conditions de fin de saison, les thalles de *P. littoralis* cultivés en mono-culture ont montré des quotas P ($0,297 \pm 0,011$ g/100g MS) significativement moins élevés que ceux de *P. littoralis* incubé en



co-culture et d'*Ulva* sp. ($> 0,360$ g/100g MS). Les quantités de phosphore fixé étaient globalement plus élevées en conditions de fin de saison qu'en début de saison et fin de printemps (Figure 18).

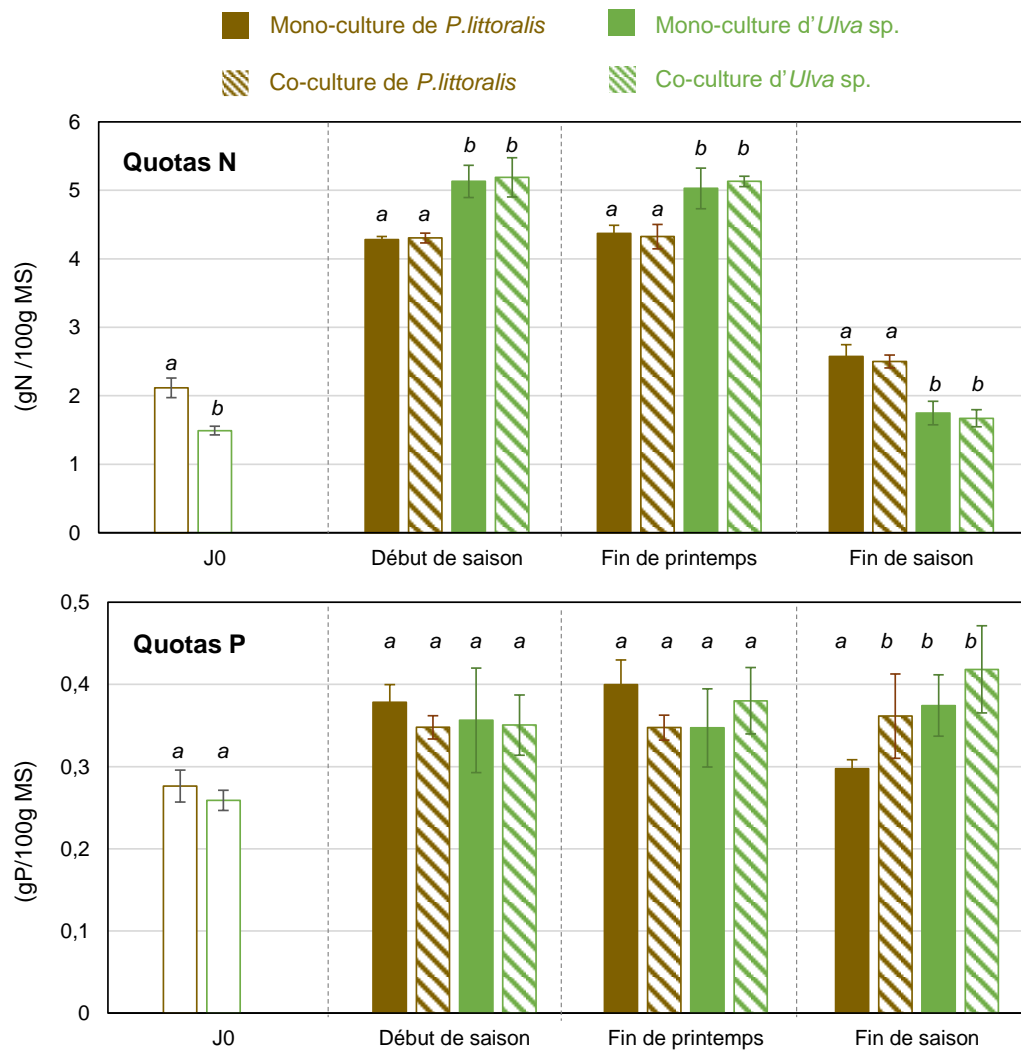


Figure 17. Quotas N et P de *P. littoralis* et *Ulva* sp. incubées en conditions de mono- et co-culture et pour les trois périodes de la saison testées. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4). Les quotas N et P des deux espèces à J0 et à J7 à chaque période de la saison testée ont été analysés par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon. Chaque groupe de données statistiquement identique à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre donnée.

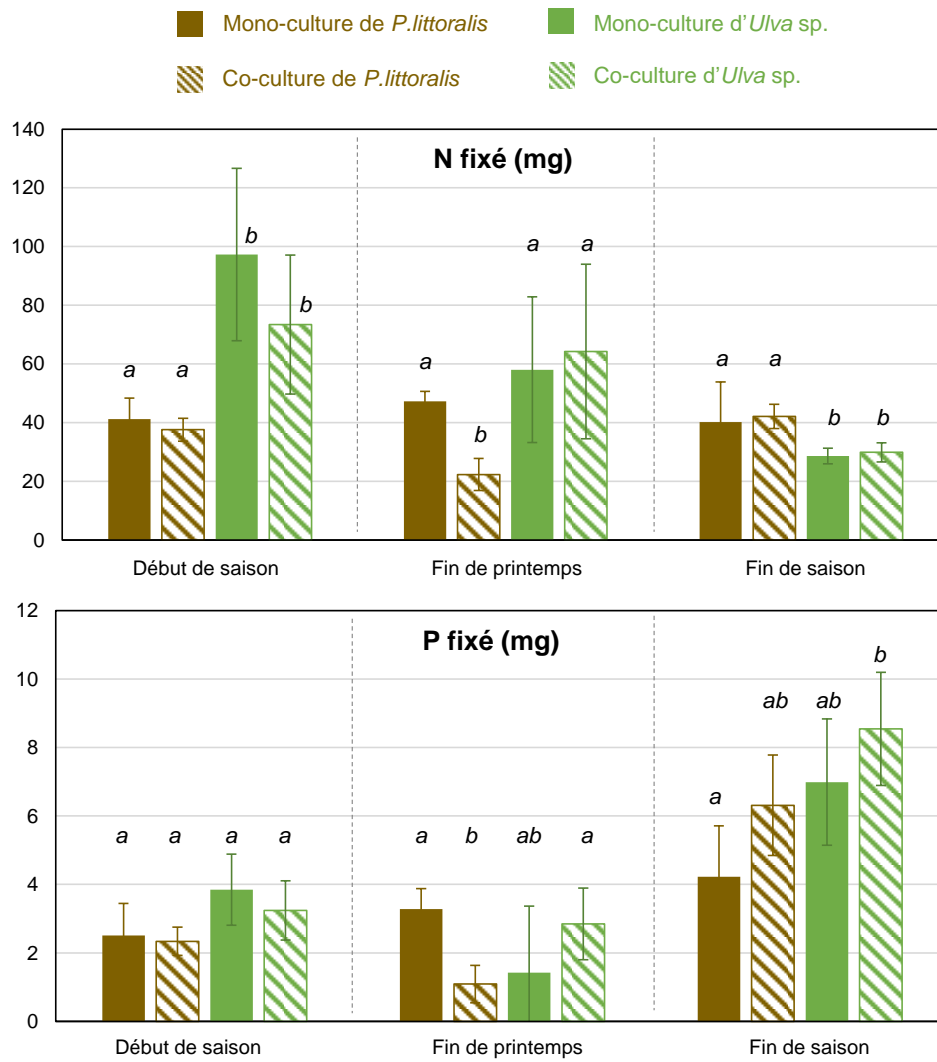


Figure 18. Quantités de N et P fixés par *P. littoralis* et *Ulva* sp. incubées en conditions de mono- et co-culture et pour les trois périodes de la saison testées. Les barres verticales correspondent aux écart-type (n=4). Les quotas N et P des deux espèces à chaque période de la saison testée ont été analysés par le test statistique de Mann-Whitney-Wilcoxon. Chaque groupe de données statistiquement identique à un niveau de confiance de 95% est associé à une lettre donnée.



4. Discussion

4.1. Compétition entre *U. obscura* et *Ulva* sp.

L'analyse des résultats de l'expérimentation visant à étudier les phénomènes de compétition sur la ressource en nutriments entre *Ulvaria obscura* et *Ulva* sp. a permis de montrer que lorsque les deux algues étaient cultivées en mono-culture, leur taux de croissance et les quantités d'azote et de phosphore fixés étaient similaires. Ces observations viennent conforter les résultats du projet CARMA, qui avaient montré que ces deux espèces, cultivées en mono-culture, possédaient des traits physiologiques (taux de croissance, profils de cinétiques d'absorption en azote) très proches en réponse à plusieurs conditions nutritives différentes.

La présente étude a également mis en évidence qu'*Ulva* sp. s'était davantage développée au cours des 7 jours d'incubation par rapport à *U. obscura* lorsque les deux espèces étaient incubées en co-culture à biomasse initiale égale. Il est intéressant de noter que ces résultats ne corroborent pas les observations *in situ* des proliférations saisonnières en baie de La Fresnaye : depuis 2006 les proliférations d'*Ulva* sp. ont disparu laissant place au développement massif d'*Ulvaria obscura* (aux mêmes périodes saisonnières que les ulves) et d'*Ectocarpales* (*Pylaiella littoralis*, *Ectocarpus* spp.). Les résultats de l'expérimentation en conditions contrôlées démontrent ainsi que la disparition des ulves en concomitance avec l'apparition des proliférations d'*U. obscura* en baie de La Fresnaye ne résulte pas uniquement de la dynamique nutritionnelle propre aux espèces et de la compétition sur la ressource en nutriments. Comme suggéré dans le projet CARMA, d'autres facteurs biotiques/abiotiques seraient à l'origine de la dynamique des populations de macroalgues dans cette baie : e.g. les stocks de reconduction présent en début de saison (importance relative du stock de chaque espèce présente), le broutage sélectif par les herbivores et les interactions allélopathiques¹, pourraient notamment être des facteurs déterminants.

À ce jour, *Ulvaria* sp. est la seule algue connue pour sa capacité à produire de la dopamine (Tocher et Craigie 1966; van Alstyne *et al.* 2011), pouvant agir notamment comme répulsif contre les brouteurs (e.g. gastéropodes, isopodes ; Nelson *et al.* 2003; van Alstyne *et al.* 2006) ou d'inhibiteur de la croissance d'autres macro-algues en présence (e.g. *Ulva lactuca*, *Fucus gardneri* sp. ; Nelson *et al.* 2003). Le fait que dans la présente étude, l'ulve se développe plus qu'*Ulvaria obscura* en conditions de co-culture indique qu'il n'y a pas eu d'interactions allélopathiques en sa défaveur. Toutefois, l'impact de ces interactions sur la composition des proliférations saisonnières en baie de la Fresnaye ne peut pas être totalement écarté. Il est en effet possible que la dopamine n'ait pas d'impact direct sur la croissance / la dynamique nutritionnelle de l'ulve mais agit indirectement sur un autre facteur de contrôle, tel que le broutage par les herbivores. En 2008, une expérience de préférence alimentaire de l'isopode *Idotea baltica* (présent en abondance en baie de La Fresnaye) avait été menée dans le cadre du programme CIMAV P3 sur quatre algues opportunistes : *Ulvaria* sp., *Polysiphonia* sp., *Pylaiella* sp. et *Ulva* sp. Cette étude avait permis de montrer que sa préférence alimentaire était nettement tournée vers les ulves, puis une fois celles-ci disparues, vers *Polysiphonia* sp. et enfin *Pylaiella* sp. En revanche, l'isopode avait exclu *Ulvaria* sp. de son régime alimentaire. Cette observation pourrait traduire la capacité d'*Ulvaria obscura* à limiter sa prédation, *via* notamment la production de dopamine. En baie de La Fresnaye, le broutage sélectif de l'ulve plutôt que d'*Ulvaria obscura* par les prédateurs en présence n'est donc pas à exclure pour expliquer le changement de composition des proliférations saisonnières observé depuis plusieurs années.

¹ Ensemble des interactions biochimiques entre deux ou plusieurs algues, pouvant avoir un impact sur leur physiologie (e.g. croissance, survie ou encore reproduction)



4.2. Compétition entre *Pylaiella littoralis* et *Ulva* sp.

La troisième expérimentation en conditions contrôlées visait à étudier les phénomènes de compétition sur la ressource en nutriments entre *Pylaiella littoralis* et *Ulva* sp. sur trois périodes saisonnières (début de saison, fin de printemps et fin de saison), simulées en faisant varier la température et les concentrations en nutriments du milieu d'incubation.

Les conditions de début de saison et de fin de printemps ont engendré une phase de reproduction des deux espèces étudiées, sûrement dû aux fortes concentrations en nitrates et ammonium des milieux d'incubation. En effet, dans les conditions de fin de saison, caractérisées par de faibles concentrations en azote, les algues n'ont pas montré de signe de reproduction et se sont développées (comme le montrent les plus forts taux de croissance obtenus à l'issue des 7 jours d'incubation en comparaison des conditions de début de saison et de fin de printemps). Ces observations confirment les précédentes hypothèses avancées dans ce rapport pour expliquer la reproduction des thalles de *P. littoralis* pendant l'expérimentation de caractérisation des indices Q_0 et Q_1 spécifiques à cette espèce (cf. Discussion 4.2 de l'Objectif 1). Dû au déclenchement de cette phase de reproduction, il est délicat d'émettre des conclusions sur l'existence de phénomènes de compétition sur la ressource en nutriments entre *P. littoralis* et *Ulva* sp. dans les conditions de début de saison et de fin de printemps. Afin d'éviter tout biais expérimental lié à la reproduction du matériel algal utilisé, une attention particulière devra ainsi être apportée à la période de prélèvement des algues *in situ* selon la période de la saison simulée en conditions contrôlées.

En conditions de fin de saison, les taux de croissance de *P. littoralis* étaient plus élevés que ceux d'*Ulva* sp. lorsque les deux algues étaient cultivées en co-culture, tandis que les valeurs n'étaient pas significativement différentes en conditions de mono-culture. Le suivi journalier des concentrations en nitrates et ammonium du milieu d'incubation en mono-culture a permis de montrer que les deux espèces absorbaient chacune la totalité de l'apport en azote chaque jour. De fait, étant donné qu'en condition de co-culture *P. littoralis* a fixé de plus grandes quantités d'azote qu'*Ulva* sp., il est possible de conclure que, dans ces conditions, *P. littoralis* a été plus compétitive à l'absorption en nitrates et en ammonium qu'*Ulva* sp., ce qui a favorisé sa croissance au cours des 7 jours d'incubation. En revanche, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les quantités de phosphore fixé par chacune des deux espèces en co-culture, ainsi qu'entre leurs profils de concentrations journalières en phosphates en conditions de mono-culture. Cette expérimentation met donc en évidence un phénomène de compétition sur la ressource en azote uniquement entre *P. littoralis* et *U. armoricana* dans les conditions de fin de saison, caractérisées par de faibles concentrations en nutriments dans le milieu et des températures relativement élevées par rapport aux températures de début de saison. Ces résultats sont cohérents avec les observations *in situ* réalisées dans les baies à marée verte bretonne, montrant que les algues brunes filamenteuses de l'ordre des *Ectocarpales* prolifèrent généralement en fin de saison en parallèle du déclin des ulves, au moment où les concentrations en azote dans le milieu atteignent de faibles niveaux. Les résultats du projet CARMA (CEVA 2020) ont, par ailleurs, permis de confirmer qu'*Ectocarpus* sp., une autre *Ectocarpale* dominant les proliférations d'algues brunes filamenteuses, était plus compétitive à l'absorption en nitrates qu'*Ulva* sp. à de faibles niveaux de concentration dans le milieu.



OBJECTIF 3 – ESTIMATION DU FONCTIONNEMENT ECO-PHYSIOLOGIQUE DES « ALGUES AUTRES QUE LES ULVES » EN CONDITIONS CONTROLEES AU MOYEN DU MODELE OD

L'objectif du modèle OD est de simuler les principaux processus bio-physico chimiques intervenant dans la croissance des différentes algues proliférantes et de les confronter aux résultats de mesures des expériences en milieu contrôlé (teneurs en sels nutritifs, croissance et biomasse algale, quotas N&P). Le but final étant d'implémenter à l'aide des différents paramètres écophysio-logiques déterminés lors des expérimentations et validés par le modèle OD, des modules de croissances pour différentes espèces proliférantes telles que *Pylaiella littoralis* et *Ulvaria sp.* ; expérimentées dans ce volet ; dans le modèle régionale EcoMARS3D-Ulve.

Le schéma de fonctionnement du modèle OD est directement calqué sur le module de production en ulves issus du modèle MARS3D-Ulves (Perrot et al. (2014)). La mise en œuvre du modèle OD a consisté à reprendre le module de production écrit en fortran en l'adaptant sous Matlab de façon à ne conserver que la variable temporelle qui est l'unique variable d'itération du modèle OD (aucune itération spatiale selon les axes X/Y/Z). Les séries de mesures portant sur l'évolution journalière de la température, de la lumière, des sels nutritifs ont été utilisées pour forcer le modèle OD. A chaque pas de temps, un bilan de masse sur l'azote et le phosphore a été effectué de façon à s'assurer de la conservativité du modèle OD (pas de création / ni de disparition de matière).

Le Tableau 10 récapitule des principaux paramètres biochimiques du modèle OD appliqués aux trois espèces d'algues proliférantes testées dans le cadre de ce projet.

Tableau 10 : Paramètres écophysio-logiques utilisés pour modéliser la croissance des différentes espèces (Les valeurs en gras correspondent aux résultats de cette étude).

Paramètre :	Unité :	<i>Ulva armoricana</i>	<i>Ulvaria</i>	<i>Pylaiella littoralis</i>
Q₀N	g.N / 100 g M.S.	10	10,6	8.2
Q₁N	g.N / 100 g M.S.	20	18.8	20
Q_Nmax	g.N / 100 g M.S.	35	47,5	44.4
Q₀P	g P /100 g M.S.	0,5	0,41	0.6
Q₁P	g P / 100 g M.S.	1,25	0.41	1.25
Q_Pmax	g P / 100 g M.S.	4	4,4	4.7
V_{max} N	μmol.N / h. g M.S.	119	194	985
K_mN	μmol N / l	14	43,55	191
V_{max}P	μmol.P / h. g M.S.	17,2	8,79	186
K_mP	μmol P / l	2,8	2,8	2.8
Temp. opt^a	°C	[15-23]	[14-19]	[10-20]
Temp. tol^b	°C	[7-28.8]	[5-29]	[4-21]
Lum. opt^c	μE	115	120	200
Taux de croissance maximale (μ)	j ⁻¹	0,8	0,8	0.8

^aTemp. Opt : température optimale

^bTemp. Tol. : température tolérée

^cLum. opt. : lumière optimale

Pour l'ensemble des expérimentations écophysio-logiques menées dans ce programme 2020, le modèle



OD a été appliqué afin de tenter de reproduire les valeurs expérimentales ([N], [P], QN et QP et biomasse) obtenues en laboratoire au cours de la cinétique.

Des écarts entre les valeurs expérimentales et modélisées ont été observés sur l'ensemble des expérimentations relatives à l'Objectif 1. Ceci pourrait s'expliquer par l'entrée en cycle de reproduction (e.g. sporulation) des macroalgues à l'étude observée. En effet, cet état physiologique particulier entrainerait une modification de la priorisation des processus (ex : avantage de la reproduction sur la croissance) à l'échelle de l'organisme non-reproductible par le modèle à ce jour.

Néanmoins, concernant l'Objectif 2, les expérimentations de compétition inter-espèces ont conduit au développement d'un premier modèle OD de compétition inter-espèces qui permet de prendre en compte la physiologie de deux espèces simultanément. Ici encore des écarts entre les valeurs expérimentales et modélisées ont été observés et difficilement explicables compte tenu des données dont nous disposons sur les « autres espèces opportunistes » (ex *Ulvaria* sp. et *Pylaiella littoralis*).

L'ensemble des résultats obtenus sont présentés en Annexe.



CONCLUSION

Le premier objectif de cette étude CIMAV P3 2020 était d'estimer les quotas critique et de subsistance en azote et phosphore des deux espèces d'algues opportunistes, *Ulvaria obscura* et *Pylaiella littoralis*, qui prolifèrent régulièrement dans l'ensemble des baies emblématiques à marées vertes de la région Bretagne. La finalité étant d'utiliser ces indices pour la mesure du niveau d'eutrophisation d'un site de prolifération « à marée verte » à partir du suivi saisonnier des quotas N et P des algues. Les expérimentations ont permis d'estimer pour la première fois le Q_1N d'*Ulvaria obscura* à 1,88 % de la MS et de déterminer que le Q_0N était < 1,36 % de la MS et que les Q_1P et Q_0P étaient < 0,041 % MS. Les Q_1N et Q_0N d'*Ulva* sp. s'élevant respectivement à 2 % et 1 % de la MS, ces résultats suggèrent qu'*in situ* la croissance des deux espèces sera atténuée à des niveaux d'azote tissulaires identiques, et que la croissance d'*U. obscura* sera limitée par des niveaux d'azote tissulaires équivalents ou inférieurs à ceux de l'ulve. Les quotas Q_0N , Q_1P et Q_0P d'*U. obscura* n'ayant pas été atteints dans les conditions de l'expérimentation, une augmentation du temps d'incubation pourrait être envisagée afin de poursuivre la diminution des contenus tissulaires en azote et phosphore jusqu'à ces valeurs limites. On notera que les quotas Q_1P et Q_0P d'*U. obscura* atteignent des valeurs beaucoup plus basses que celles des ulves ($Q_1P = 0,125$ % MS et $Q_0P = 0,050$ % MS ; CEVA 2010), indiquant que la croissance de cette espèce pourrait être limitée à des niveaux de phosphore tissulaires plus faibles que pour *Ulva* sp. et par conséquent, que le développement des ulves pourrait être plus rapidement limité par une diminution des concentrations en phosphore *in situ* au cours de la saison.

Les expérimentations en conditions contrôlées n'ont pas permis d'estimer les Q_1 et Q_0 en azote et phosphore de *Pylaiella littoralis*, car les thalles incubés dans le milieu témoin sont entrés en phase de reproduction. Le déclenchement de ce phénomène a pu être induit par la composition du milieu d'incubation, qui était plus concentrée en éléments azotés qu'en conditions *in situ* au moment du prélèvement (Mohsen et al. 1974 ; Yasser et al. 2014), ou encore par le stade biologique des algues avant leur prélèvement dans le milieu en baie de La Fresnaye. De ce fait, afin d'éviter la reproduction des thalles de *P. littoralis* dans la mise en place de cette expérimentation de caractérisation des Q_1 et Q_0 , il est recommandé d'abaisser les concentrations en nitrates/ammonium dans les milieux d'incubation enrichis en azote, et de privilégier le prélèvement de *P. littoralis* en début de saison, dans les premières phases de son développement.

Le deuxième objectif de cette étude était d'évaluer les phénomènes de compétition sur la ressource en nutriments entre *P. littoralis* et *Ulva* sp. et entre *U. obscura* et *Ulva* sp., ces compétitions inter-espèces pouvant expliquer les successions/substitutions observées sur les côtes bretonnes. L'expérimentation de compétition entre *P. littoralis* et *Ulva* sp. a montré qu'en condition de fin de saison (*i.e.* faibles concentrations en nutriments dans le milieu et températures plus élevées qu'en début de saison), *P. littoralis* a été plus compétitive à l'absorption et à l'assimilation d'azote qu'*Ulva* sp., ce qui a favorisé sa croissance au détriment de l'ulve. En cohérence avec les précédentes études CEVA, ces résultats confortent l'idée que les proliférations d'*Ectocarpales* observées en fin de saison en parallèle du déclin des ulves dans les baies à marée verte bretonne résultent des faibles niveaux d'azote du milieu, plus favorables au développement de ces algues brunes filamenteuses qu'à celui des ulves.

L'expérimentation de compétition entre *U. obscura* et *Ulva* sp., a permis de confirmer la similarité des dynamiques nutritionnelles des deux espèces vis-à-vis de l'azote. En baie de La Fresnaye, la disparition des ulves en concomitance avec l'apparition des proliférations d'*U. obscura* ne résulte donc pas de phénomènes de compétition sur la ressource en nutriments. D'autres facteurs biotiques/abiotiques doivent par conséquent être impliqués dans la composition de ces proliférations saisonnières. Parmi ces facteurs, une attention particulière devrait être apportée à la composition des stocks de reconduction présents en début de saison, au broutage sélectif par les herbivores ainsi qu'aux interactions allélopathiques, notamment associées à *U. obscura*.



Le troisième objectif de cette étude était de modéliser par l'application du modèle OD l'ensemble des expériences d'écophysiologie présentées ci-dessus que sont : la détermination des quotas critique et de subsistance pour les espèces d'algues proliférantes *Ulvaria obscura* et *Pylaiella Littoralis* ainsi que les expérimentations de compétition de ces espèces vis-à-vis d'*Ulva* sp.

Les paramètres écophysiologiques spécifiques utilisés dans le modèle sont issus à la fois des résultats d'expérimentations (exemple pour les quotas d'*Ulvaria obscura*) mais également de données issues de la littérature dont les conditions d'expérimentation peuvent être très éloignées de celles appliquées dans les expérimentations CIMAV P3. Cela peut expliquer une partie des différences observées entre les résultats expérimentaux et de modélisation.

Les expérimentations envisagées en 2021 dans le cadre du CIMAV P3 permettront de consolider les jeux de données relatifs aux paramètres d'écophysiologie d'*Ulvaria obscura* par l'acquisition de données saisonnières (début/fin de printemps/été). La détermination de ces cinétiques est au même titre que la détermination des quotas, essentielle à la bonne représentativité du modèle. Il est ainsi espéré à la suite des expérimentations CIMAV P3 2021, une meilleure corrélation entre le modèle et les mesures concernant la croissance d'*Ulvaria* en milieu contrôlé.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Beer, Sven.; Björk, Mats.; Beardall, John. (2014) Photosynthesis in the marine environment. Ames (Iowa) : Wiley Blackwell.

Corradi, Maria Grazia; Gorbi, Gessica; Zanni, Corrado (2006) Hypoxia and sulphide influence gamete production in *Ulva* sp. In : Aquatic Botany, vol. 84, n° 2, p. 144–150. DOI: 10.1016/j.aquabot.2005.08.007.

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* (Müller) J. Agardh (Chlorophyta, Ulvales). In : Fisheries Science, vol. 68, n° 6, p. 1182–1188. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2002.00553.x.

Dion, P.; Le Bozec, S.; Golven, P. (1996) Factors controlling the green tides in the bay of Lannion (France). In : EUMAC - Synthesis report, 1996.

Dion, P., De Reviere, B., Coat, G. (1998) *Ulva armoricana* sp. nov. (Ulvales, Chlorophyta) from the coasts of Brittany (France). I. Morphological identification. In : British Phycological Society, vol. 33, n° 1, p. 73–80.

Fan, Shiliang; Fu, Mingzhu; Wang, Zongling; Zhang, Xuelei; Song, Wei; Li, Yan *et al.* (2015) Temporal variation of green macroalgal assemblage on *Porphyra* aquaculture rafts in the Subei Shoal, China. In : Estuarine, Coastal and Shelf Science, vol. 163, p. 23–28. DOI: 10.1016/j.ecss.2015.03.016.

Fang, S.; Wang, Z. L.; Li, Yan; Fu, Mingzhu; Fan, S. J.; Wang, X.; Zhang, X. H. (2012) The dynamics of micro-propagules before the Green tide (*Ulva prolifera*) outbreak in southern Huanghai Sea and Changjiang (Yangtze) River Estuary area. In : Acta Oceanol. Sinica, vol. 34, p. 147–154.

Gao, Guang; Clare, Anthony S.; Rose, Craig; Caldwell, Gary S. (2017) Intrinsic and extrinsic control of reproduction in the green tide-forming alga, *Ulva rigida*. In : Environmental and Experimental Botany, vol. 139, p. 14–22. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2017.03.016.

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, p. e8571 - . DOI: 10.1371/journal.pone.0008571.

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, p. 72–77.

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.

Kitajima, M.; Butler, W. L. (1975) Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. In : Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, vol. 376, n° 1, p. 105–115. DOI: 10.1016/0005-2728(75)90209-1.

Kuwano, Kazuyoshi; Hashioka, Takashi; Nishihara, Gregory; Lima, M. (2012) Durations of gamete motility and conjugation ability of *Ulva compressa* (ulvophyceae). In : Journal of Phycology, vol. 48. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2011.01110.x.

Liu, Feng; Pang, Shao Jun; Zhao, Xiao Bo; Hu, Chuan Ming (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, n° 0, p. 56–63. En ligne : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0141113611001887>.

Mohsen, A.F. ; Khaleafa, A.F. ; Hashem, M.A. ; Metwalli, A. (1974) Effect of different nitrogen sources on growth, reproduction, amino acid, fat and sugar contents in *Ulva fasciata* Delile. Bot. Mar. XVII. 218-222.

Nelson, Timothy; Lee, D.; Gregg, Bridget; Prins, R. (2003) Are 'Green TIDES' Harmful Algal Blooms? Allelopathic Properties of Extracts from *Ulva Fenestrata* and *Ulvaria Obscura*. In : Journal of Phycology, vol. 38, p. 28–29. DOI: 10.1046/j.1529-8817.38.s1.82.x.

Niesenbaum, Richard A. (1988) The ecology of sporulation by the macroalga *Ulva lactuca* L. (chlorophyceae). In : Aquatic Botany, vol. 32, n° 1, p. 155–166. DOI: 10.1016/0304-3770(88)90095-2.

Schreiber, U.; Bilger, W.; Neubauer, C. (1995) Chlorophyll Fluorescence as a Noninvasive Indicator for Rapid Assessment of In Vivo Photosynthesis. In : Ernst-Detlef Schulze et Martyn M. Caldwell, coord.: Ecophysiology of Photosynthesis. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p. 49–70.

Thiadens, Albert J. H.; Zeuthen, Erik (1966) Meiosis and sporulation induced in sporophytes of *Ulva mutabilis* ("slender") with synchronous mitosis. In : Planta, vol. 72, n° 1, p. 60–65. DOI: 10.1007/BF00388145.

Tocher, R. D.; Craigie, J. S. (1966) Enzymes of marine algae. II. ISOLATION AND IDENTIFICATION OF 3-HYDROXYTYRAMINE AS THE PHENOLASE SUBSTRATE IN *MONOSTROMA FUSCUM*. In : Canadian Journal of Botany, vol. 44, n° 5, p. 605–608. DOI: 10.1139/b66-072.

Van Alstyne, K. L.; Anderson, K. J.; Winans, Amanda K.; Gifford, Sue-Ann (2011) Dopamine release by the green alga *Ulvaria obscura* after simulated immersion by incoming tides. In : Marine Biology, vol. 158, n° 9, p. 2087–2094. DOI: 10.1007/s00227-011-1716-5.

Van Alstyne, Kathryn L.; Nelson, Amorah V.; Vyvyan, James R.; Cancilla, Devon A. (2006) Dopamine functions as an antiherbivore defense in the temperate green alga *Ulvaria obscura*. In : Oecologia, vol. 148, n° 2, p. 304–311. DOI: 10.1007/s00442-006-0378-3.

Wiencke, Christian; Gomez, Ivan; Dunton, Kenneth (2009) Phenology and seasonal physiological performance of polar seaweeds. In : Botanica Marina, vol. 52, p. 585–592. DOI: 10.1515/BOT.2009.078.

Woźniak, Bogdan; Dera, J.; Ficek, Dariusz; Ostrowska, Mirosława; Roman, Majchrowski (2002) Dependence of the photosynthesis quantum yield in oceans on environmental factors. In : Oceanologia, vol. 44.

Yasser, T.A. M. ; Bougaran, G., Callier, M. et Blancheton, J.P (2014) Bio-physiological response of biofiter algal candidate *Ulva* sp. to different nitrogen forms and fluxes. International Journal of Plant Physiology and Biochemistry. Vol.6(7) pages 71-79

Zhang, Xiaowen; Wang, Hongxia; Mao, Yuze; Liang, Chengwei; Zhuang, Zhimeng; Wang, Qingyin; Ye, Naihao (2010) Somatic cells serve as a potential propagule bank of *Enteromorpha prolifera* forming a green tide in the Yellow Sea, China. In : Journal of Applied Phycology, vol. 22, n° 2, p. 173–180. En ligne : <http://link.springer.com/article/10.1007/s10811-009-9437-6>.

Zhang, Xiaowen; Xu, Dong; Mao, Yuze; Li, Youxun; Xue, Suyan; Zou, Jian *et al.* (2011) Settlement of vegetative fragments of *Ulva prolifera* confirmed as an important seed source for succession of a large-scale green tide bloom. In : Limnology and Oceanography, vol. 56, n° 1, p. 233.

CEVA (2009-2011 ; 2018). CIMAV P3 : Complément d'étude sur les processus biologiques, hydrologiques et sédimentologiques impliqués dans les blooms macroalgaux. Rapport de synthèse de l'étude.



CEVA (2017) ONEMA : Amélioration de l'indicateur algues opportunistes - Action 1 Algues proliférantes. Rapport final.

CEVA (2019). DAOS : Acquisition de connaissances complémentaires sur les algues opportunistes – Action 2. Rapport final.

CEVA (2020). CARMA : Caractérisation des proliférations de macroalgues opportunistes autres que les ulves dans les baies à Algues Vertes bretonnes. Rapport de synthèse de l'étude.



ANNEXES

*Annexe 1. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 de *P.littoralis* - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore de J0 à J15 pour l'espèce *P.littoralis* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).*

*Annexe 2. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 d'*U. obscura* - Rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J15 pour l'espèce *U. obscura* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).*

*Annexe 3. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 de *P.littoralis* - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore de J0 à J15 pour l'espèce *P.littoralis* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).*

*Annexe 4. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 de *P.littoralis* - Rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J15 pour l'espèce *P.littoralis* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).*

*Annexe 5. Expérimentation de compétition *U.obscura* vs *U.armoricana* – Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates journalières des milieux d'incubation selon les modalités de mono- et co-culture de J0 à J7.*

*Annexe 6. Expérimentation de compétition *U.obscura* vs *U.armoricana* – Données de taux de croissance, quotas azotés et phosphorés et quantités d'azote et de phosphore fixés pour *U.obscura* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.*

*Annexe 7. Expérimentation de compétition *U.obscura* vs *U.armoricana* – Données de rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J7 pour *U.obscura* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.*

*Annexe 8. Expérimentation de compétition *P.littoralis* vs *U.armoricana* – Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates journalières des milieux d'incubation selon les modalités de mono- et co-culture de J0 à J7.*

*Annexe 9. Expérimentation de compétition *P.littoralis* vs *U.armoricana* – Données de taux de croissance, quotas azotés et phosphorés et quantités d'azote et de phosphore fixés pour *P.littoralis* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.*

*Annexe 10. Expérimentation de compétition *P.littoralis* vs *U.armoricana* – Données de rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J7 pour *P.littoralis* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.*



Annexe 1. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 de *P.littoralis* - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore de J0 à J15 pour l'espèce *P.littoralis* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).

Temps incubation (jours)	Modalité	Poids lyophilisé (g)	Taux de croissance (%/J)	N (g/100g MS)	P (g/100g MS)	N fixé (mg)	P fixé (mg)
0	Quotas			2,32	0,088		
				2,25	0,070		
				2,36	0,071		
				2,36	0,072		
1	T	1,58	-5,5	4,10	0,283	26,9	185,7
	N-	1,57	-6,2	2,28	0,239	-2,1	145,4
	P-	1,50	-11,7	4,28	0,156	26,0	71,4
2	T	1,78	2,8	4,95	0,338	49,9	231,8
	N-	1,99	8,9	2,15	0,199	5,0	110,4
	P-	1,82	4,2	4,54	0,131	44,6	51,0
3	T	1,74	1,4	5,21	0,369	52,9	261,7
	N-	1,80	2,6	1,87	0,190	-4,2	102,5
	P-	1,79	2,2	4,71	0,122	46,3	43,3
4	T	2,53	10,6	5,32	0,380	96,9	270,5
	N-	1,70	0,2	1,88	0,181	-6,2	96,3
	P-	1,96	4,2	4,90	0,103	58,3	25,8
5	T	2,62	9,0	5,82	0,429	114,4	313,7
	N-	1,85	2,1	1,95	0,196	-1,7	107,4
	P-	2,69	9,4	5,24	0,096	102,8	19,5
6	T	3,15	10,5	5,58	0,426	137,8	312,4
	N-	1,93	2,2	1,78	0,180	-4,0	94,2
	P-	2,84	8,9	5,23	0,077	110,6	3,9
7	T	2,39	5,0	5,50	0,413	93,2	303,2
	N-	2,08	3,0	1,82	0,150	-0,5	68,1
	P-	3,25	9,4	5,14	0,080	128,9	7,1
8	T	3,02	7,4	5,33	0,417	122,9	306,6
	N-	2,26	3,8	1,78	0,188	2,4	101,0
	P-	3,19	8,0	5,05	0,074	123,0	1,0
9	T	3,85	9,2	5,61	0,415	178,0	304,8
	N-	2,27	3,4	1,69	0,185	0,4	100,9
	P-	3,16	7,1	4,78	0,076	113,3	2,8
10	T	4,00	8,8	5,43	0,398	179,6	287,9
	N-	2,10	2,2	1,62	0,160	-4,2	76,9
	P-	3,96	8,7	4,56	0,058	142,6	-13,8
11	T	5,65	11,1	5,27	0,394	260,0	288,1
	N-	2,51	3,7	1,56	0,158	1,2	75,3
	P-	4,45	8,8	4,53	0,055	163,2	-16,6
12	T	5,94	10,6	5,10	0,375	265,2	268,0
	N-	3,46	6,1	1,42	0,175	11,3	89,9
	P-	5,36	9,7	4,83	0,049	221,1	-21,4
13	T	6,15	10,0	4,72	0,365	252,0	261,8
	N-	3,36	5,4	1,53	0,168	13,5	83,9
	P-	5,39	9,0	4,97	0,046	230,0	-23,7
14	T	5,96	9,1	4,98	0,301	259,2	203,7
	N-	2,86	3,8	1,44	0,175	3,3	88,7
	P-	6,00	9,1	4,52	0,047	233,2	-23,0
15	T	6,87	9,4	5,01	0,312	306,4	215,2
	N-	2,86	3,6	1,36	0,187	1,0	100,1
	P-	6,40	8,9	4,94	0,041	277,8	-28,8



Annexe 2. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 d'*U. obscura* - Rendements quantiques F_V/F_M journaliers de J0 à J15 pour l'espèce *U. obscura* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).

Jour d'incubation	Modalité	Fv/Fm
0	T	0,527
	T	0,683
	T	0,693
	N-	0,527
	N-	0,683
	N-	0,693
	P-	0,527
	P-	0,683
	P-	0,693
1	T	0,696
	N-	0,559
	P-	0,683
	T	0,674
	P-	0,708
2	T	0,719
	N-	0,742
	P-	0,772
	T	0,689
	P-	0,762
3	T	0,732
	N-	0,650
	P-	0,728
	T	0,725
	P-	0,749
4	T	0,716
	N-	0,541
	P-	0,729
	T	0,724
	P-	0,734
5	T	0,738
	N-	0,529
	P-	0,688
	T	0,704
	P-	0,726
6	T	0,689
	N-	0,469
	P-	0,685
	T	0,672
	P-	0,730
7	T	0,700
	T	0,698
	N-	0,494
	N-	0,531
	P-	0,694
P-	0,693	

Jour d'incubation	Modalité	Fv/Fm
8	T	0,750
	N-	0,472
	P-	0,698
	T	0,635
	N-	0,460
	P-	0,732
9	T	0,703
	N-	0,440
	P-	0,660
	T	0,662
10	N-	0,477
	P-	0,693
	T	0,665
	N-	0,482
11	P-	0,711
	T	0,622
	N-	0,310
	P-	0,687
12	T	0,668
	N-	0,349
	P-	0,706
	T	0,650
13	N-	0,350
	P-	0,702
	T	0,646
	N-	0,519
14	P-	0,672
	T	0,649
	N-	0,339
	P-	0,719
15	T	0,650
	N-	0,385
	P-	0,669
	T	0,649
16	N-	0,478
	P-	0,720
	T	0,668
	T	0,558
17	N-	0,297
	P-	0,679
	T	0,661
	N-	0,348
18	T	0,672
	N-	0,511
	P-	0,700
	P-	0,700



Annexe 3. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 de *P.littoralis* - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore de J0 à J15 pour l'espèce *P.littoralis* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).

Temps incubation (jours)	Modalité	Poids lyophilisé (g)	Taux de croissance (%/J)	N (g/100g MS)	P (g/100g MS)	N fixé (mg)	P fixé (mg)
0	Quotas			2,04	0,273		
				2,15	0,293		
				2,17	0,280		
				2,20	0,275		
1	T	1,86	20,2	3,15	0,298	26,1	11,1
	N-	1,92	26,6	1,87	0,325	2,7	34,7
	P-	1,86	22,3	3,30	0,275	29,3	-5,6
2	T	1,91	12,8	3,27	0,392	30,0	99,6
	N-	1,58	2,7	1,86	0,286	-2,9	0,5
	P-	1,79	9,6	3,25	0,311	25,6	26,0
3	T	1,85	6,2	3,65	0,386	35,2	96,4
	N-	1,56	1,0	1,81	0,370	-5,0	79,3
	P-	1,41	-3,1	3,42	0,271	15,1	-13,1
4	T	1,63	1,7	3,42	0,447	22,0	147,8
	N-	1,55	-0,2	1,59	0,296	-8,6	12,3
	P-	1,69	3,4	3,21	0,239	20,0	-38,3
5	T	1,23	-3,6	2,99	0,324	4,8	33,9
	N-	1,86	3,4	1,51	0,266	-4,1	-16,0
	P-	1,49	-0,4	3,34	0,261	15,5	-24,3
6	T	1,73	1,8	3,45	0,377	26,4	81,7
	N-	2,02	5,0	1,56	0,282	-2,3	-3,7
	P-	2,17	5,9	2,98	0,206	32,1	-70,5
7	T	1,51	0,2	3,62	0,284	21,4	-7,5
	N-	2,32	5,8	1,29	0,312	-2,6	23,5
	P-	1,89	3,5	3,32	0,230	29,2	-51,0
8	T	1,95	3,0	3,85	0,388	42,8	85,4
	N-	1,83	2,1	1,57	0,245	-4,6	-40,3
	P-	2,02	4,0	3,17	0,202	30,2	-76,0
9	T	1,21	-2,7	4,03	0,382	16,8	85,7
	N-	1,44	-0,9	1,60	0,196	-10,7	-85,5
	P-	1,72	1,4	3,41	0,218	24,7	-60,8
10	T	1,49	-0,4	3,86	0,420	24,4	119,2
	N-	1,53	0,4	1,96	0,235	-3,9	-52,0
	P-	1,49	0,0	3,40	0,217	18,7	-61,2
11	T	1,24	-1,8	4,04	0,433	17,4	131,2
	N-	1,21	-1,8	1,88	0,198	-10,1	-78,9
	P-	1,64	1,0	3,31	0,229	22,2	-52,4
12	T	0,98	-3,5	4,18	0,420	8,9	119,5
	N-	1,26	-1,7	1,81	0,163	-9,7	-109,6
	P-	1,85	1,4	3,20	0,176	25,5	-97,8
13	T	1,24	-1,7	4,40	0,503	20,5	193,2
	N-	1,19	-1,6	2,18	0,232	-7,9	-48,1
	P-	0,91	-4,0	3,66	0,236	1,0	-44,4
14	T	1,78	0,9	4,32	0,687	43,4	355,5
	N-	1,3	-1,1	2,10	0,192	-6,7	-89,5
	P-	1,48	-0,4	3,50	0,193	18,4	-83,2
15	T	1,71	0,9	4,39	0,637	41,1	313,3
	N-	1,83	1,4	1,70	0,249	-1,7	-40,3
	P-	1,05	-3,8	3,43	0,195	3,9	-81,1



Annexe 4. Expérimentation pour la caractérisation des Q_0 et Q_1 de *P.littoralis* - Rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J15 pour l'espèce *P.littoralis* incubée selon les trois modalités de concentration en nutriments (T, N- et P-).

Jour d'incubation	Modalité	Fv/Fm
0	T	0,685
	T	0,670
	T	0,670
	T	0,712
	T	0,678
	N-	0,685
	N-	0,670
	N-	0,670
	N-	0,712
	N-	0,678
	P-	0,685
	P-	0,670
	P-	0,670
	P-	0,712
P-	0,678	
1	T	0,675
	N-	0,684
	P-	0,681
	T	0,693
	N-	0,660
P-	0,660	
2	T	0,687
	N-	0,666
	P-	0,670
	T	0,674
	N-	0,662
P-	0,669	
3	T	0,704
	N-	0,661
	P-	0,671
	T	0,647
	N-	0,650
P-	0,687	
4	T	0,656
	N-	0,634
	P-	0,691
	T	0,643
	N-	0,612
P-	0,643	
5	T	0,621
	N-	0,608
	P-	0,674
	T	0,669
	N-	0,591
P-	0,664	
6	T	0,628
	N-	0,607
	P-	0,628
	T	0,665
	N-	0,568
P-	0,653	

Jour d'incubation	Modalité	Fv/Fm
7	T	0,604
	N-	0,586
	P-	0,631
	T	0,664
	N-	0,577
	P-	0,595
8	T	0,663
	N-	0,510
	P-	0,511
	T	0,650
	N-	0,577
	P-	0,513
9	T	0,598
	N-	0,397
	P-	0,552
	T	0,597
N-	0,508	
P-	0,574	
10	T	0,601
	N-	0,280
	P-	0,582
	T	0,622
N-	0,481	
P-	0,530	
11	T	0,540
	N-	0,531
	P-	0,636
	T	0,635
N-	0,512	
P-	0,575	
12	T	0,622
	N-	0,462
	P-	0,653
	T	0,622
N-	0,453	
P-	0,648	
13	T	0,649
	N-	0,458
	P-	0,604
	T	0,714
N-	0,351	
P-	0,627	
14	T	0,638
	N-	0,575
	P-	0,602
	T	0,674
N-	0,447	
P-	0,636	
15	T	0,639
	N-	0,420
	P-	0,661
	T	0,639
N-	0,420	
P-	0,661	



Annexe 5. Expérimentation de compétition *U.obscura* vs *U.armoricana* – Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates journalières des milieux d'incubation selon les modalités de mono- et co-culture de J0 à J7.

Temps incubation (jours)	Type de culture	Réplikat	Concentration en nitrates (µmol/L)	Concentration en ammonium (µmol/L)	Concentration en phosphates (µmol/L)
0	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	150,0	7,20	6,80
		2	150,0	7,60	6,70
		3	150,0	7,40	6,90
		4	150,0	7,30	6,80
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	150,0	7,20	6,80
		2	150,0	7,60	6,70
		3	150,0	7,40	6,90
		4	150,0	7,30	6,80
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	150,0	7,20	6,80
		2	150,0	7,60	6,70
		3	150,0	7,40	6,90
		4	150,0	7,30	6,80
1	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	12,0	0,05	2,70
		2	17,0	0,05	2,20
		3	12,0	0,05	1,70
		4	6,6	0,05	2,10
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	0,1	0,05	0,74
		2	0,7	0,05	2,10
		3	0,1	0,05	1,00
		4	0,1	0,05	1,80
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	0,1	0,19	1,40
		2	0,1	0,05	1,40
		3	0,2	0,05	1,40
		4	0,1	0,05	1,80
2	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	55,0	0,16	2,40
		2	60,0	0,05	2,90
		3	54,0	0,14	2,80
		4	51,0	0,05	2,30
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	0,1	0,05	1,30
		2	3,0	0,05	3,50
		3	0,1	0,05	0,41
		4	0,1	0,46	2,90
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	0,2	0,38	2,30
		2	0,1	0,30	1,90
		3	<i>n.d.</i>	0,05	1,3
		4	1,2	0,05	1,20
3	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	70,0	0,39	2,80
		2	80,0	1,70	3,30
		3	83,0	0,05	3,20
		4	74,0	0,16	2,30
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	0,1	0,05	1,70
		2	21,0	0,05	4,00
		3	0,1	0,53	0,79
		4	0,2	0,05	4,20
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	26,0	0,05	2,80
		2	4,6	0,05	3,20
		3	54,0	0,05	1,80
		4	22,0	0,05	1,10



Temps incubation (jours)	Type de culture	Réplikat	Concentration en nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Concentration en ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Concentration en phosphates ($\mu\text{mol/L}$)
4	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	72,0	0,56	1,60
		2	72,0	0,73	2,30
		3	60,0	0,05	1,60
		4	65,0	0,05	1,60
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	48,0	0,11	1,20
		2	66,0	0,39	3,50
		3	6,0	0,05	0,64
		4	53,0	0,05	2,80
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	58,0	0,05	1,30
		2	42,0	0,05	1,40
		3	61,0	0,05	2,20
		4	61,0	0,05	0,91
5	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	69,0	0,05	1,20
		2	87,0	0,05	2,50
		3	66,0	0,05	1,10
		4	80,0	0,29	1,70
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	120,0	0,05	1,40
		2	72,0	0,05	1,70
		3	51,0	1,30	0,40
		4	n.d.	0,05	1,3
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	n.d.	0,05	0,69
		2	n.d.	0,05	0,58
		3	150,0	0,05	0,73
		4	100,0	0,05	1,40
6	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	75,0	0,05	1,20
		2	82,0	0,05	2,30
		3	73,0	0,05	0,84
		4	85,0	0,05	2,00
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	98,0	0,05	0,50
		2	100,0	0,35	1,10
		3	74,0	0,05	0,34
		4	110,0	0,05	0,31
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	87,0	0,05	1,20
		2	84,0	0,05	0,22
		3	n.d.	0,05	0,2
		4	56,0	0,05	0,47
7	<i>Monoculture d'U. obscura</i>	1	80,0	0,05	1,50
		2	96,0	0,94	2,30
		3	72,0	0,05	0,93
		4	72,0	0,05	1,60
	<i>Monoculture d'U. armoricana</i>	1	97,0	0,05	0,91
		2	78,0	0,05	0,23
		3	100,0	1,00	0,57
		4	110,0	0,23	0,31
	<i>Coculture des deux espèces</i>	1	74,0	0,05	0,28
		2	75,0	0,05	0,24
		3	23,0	0,05	0,21
		4	66,0	0,05	0,67



Annexe 6. Expérimentation de compétition *U.obscura* vs *U.armoricana* – Données de taux de croissance, quotas azotés et phosphorés et quantités d'azote et de phosphore fixés pour *U.obscura* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.

Temps incubation (jours)	Type de culture	Poids lyophilisé (g)	Taux de croissance (%/J)	N (g/100g MS)	P (g/100g MS)	N fixé (mg)	P fixé (mg)
0	<i>U. obscura</i>	1		1,66	0,151		
		2		1,60	0,140		
		3		1,52	0,134		
		4		1,57	0,138		
	<i>U.armoricana</i>	1		1,90	0,155		
		2		1,65	0,143		
		3		1,86	0,174		
		4		1,60	0,173		
7	<i>U. obscura en mono-culture</i>	1	11,1	4,65	0,430	113,6	11,0
		2	10,3	4,58	0,422	101,5	9,0
		3	10,9	4,65	0,467	110,2	11,0
		4	10,2	4,88	0,451	110,6	10,0
	<i>U. armoricana en mono-culture</i>	1	11,9	3,89	0,373	98,1	9,0
		2	9,6	4,66	0,371	101,8	8,0
		3	14,5	3,91	0,342	126,4	11,0
		4	8,6	4,83	0,433	95,7	9,0
	<i>U. obscura en co-culture</i>	1	7,7	4,92	0,365	47,2	3,0
		2	7,7	4,87	0,371	44,5	3,0
		3	7,6	4,37	0,359	39,3	3,0
		4	8,2	5,19	0,417	52,1	4,0
	<i>U. armoricana en co-culture</i>	1	21,1	3,84	0,364	103,1	10,0
		2	17,2	5,31	0,552	116,4	12,0
		3	23,5	3,65	0,274	124,3	9,0
		4	21,6	4,24	0,373	120,9	11,0



Annexe 7. Expérimentation de compétition *U.obscura* vs *U.armoricana* – Données de rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J7 pour *U.obscura* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.

Jour d'incubation	Type de culture	F_v/F_m
0	<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,759
		0,772
		0,818
	<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,759
		0,772
		0,818
	<i>U.obscura</i> en mono-culture	0,778
		0,752
		0,878
	<i>U.obscura</i> en co-culture	0,767
		0,778
		0,752
1	<i>U.obscura</i> en mono-culture	0,878
		0,767
	<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,797
		0,747
	<i>U.obscura</i> en co-culture	0,65
		0,737
<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,628	
	0,836	
2	<i>U.obscura</i> en mono-culture	0,823
		0,726
	<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,767
		0,761
	<i>U.obscura</i> en co-culture	0,72
		0,656
	<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,734
		0,752
3	<i>U.obscura</i> en mono-culture	0,715
		0,724
	<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,757
		0,735
	<i>U.obscura</i> en co-culture	0,669
		0,649
<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,685	
	0,715	
4	<i>U.obscura</i> en mono-culture	0,703
		0,668
	<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,733
		0,728
	<i>U.obscura</i> en co-culture	0,637
		0,579
	<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,722
		0,798
<i>U.obscura</i> en mono-culture	0,645	
	0,584	



Annexe 8. Expérimentation de compétition *P.littoralis* vs *U.armoricana* – Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates journalières des milieux d'incubation selon les modalités de mono- et co-culture de J0 à J7.

Jour d'incubation	Période de la saison	Type de culture	Réplicat	Concentration en nitrates (µmol/L)	Concentration en ammonium (µmol/L)	Concentration en phosphates (µmol/L)
0	Début de saison		1	140,00	24,00	3,30
			2	140,00	25,00	3,30
			3	140,00	24,00	3,50
			4	140,00	25,00	3,40
	Fin de printemps		1	140,00	24,00	3,30
			2	140,00	25,00	3,30
			3	140,00	24,00	3,50
			4	140,00	25,00	3,40
	Fin de saison		1	11,00	6,10	3,30
			2	10,00	5,90	3,30
			3	11,00	6,10	3,50
			4	10,00	5,90	3,40
1	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	90,00	1,80	2,40
			2	100,00	6,70	2,80
			3	99,00	0,05	2,40
			4	100,00	0,05	2,60
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	1,80	0,05	0,29
			2	0,20	0,05	0,34
			3	2,10	0,45	0,28
			4	4,60	0,05	0,35
		Co-culture des deux espèces	1	31,00	0,13	0,64
			2	0,73	0,05	0,23
			3	27,00	0,15	0,65
			4	3,00	0,05	0,44
	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	110,00	0,37	1,90
			2	86,00	0,71	1,70
			3	110,00	1,40	2,10
			4	130,00	0,13	2,90
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	0,65	0,05	0,25
			2	1,90	0,05	0,35
			3	0,18	0,29	0,38
			4	0,17	0,05	0,19
		Co-culture des deux espèces	1	44,00	0,05	0,71
			2	6,70	0,18	0,26
			3	22,00	0,05	0,27
			4	29,00	0,32	0,53
Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,38	1,10	1,30	
		2	0,26	0,05	1,00	
		3	0,15	0,05	1,70	
		4	0,14	0,16	2,20	
	Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	0,18	0,21	0,46	
		2	0,24	0,05	0,50	
		3	0,11	0,05	0,23	
		4	0,16	0,99	0,29	
	Co-culture des deux espèces	1	0,54	0,05	0,59	
		2	0,19	0,05	0,26	
		3	0,27	0,05	0,42	
		4	0,20	0,05	0,45	
2	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	130,00	3,10	1,60
			2	140,00	0,42	1,90
			3	140,00	1,10	1,80
			4	150,00	0,16	1,50
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	4,90	0,05	0,47
			2	6,10	0,11	0,41
			3	1,20	0,12	0,14
			4	17,00	0,05	0,19
		Co-culture des deux espèces	1	82,00	0,05	0,54
			2	52,00	0,05	0,27
			3	73,00	1,60	0,22
			4	73,00	0,32	0,45
	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	150,00	0,05	1,00
			2	140,00	0,27	0,78
			3	140,00	0,49	1,70
			4	150,00	3,20	2,20
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	0,97	0,05	0,17
			2	26,00	0,59	0,24
			3	11,00	0,16	0,25
			4	0,16	0,05	0,20
		Co-culture des deux espèces	1	95,00	0,05	0,43
			2	65,00	0,05	0,20
			3	85,00	1,20	0,26
			4	67,00	0,50	0,47
Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,05	0,13	1,30	
		2	0,05	0,13	1,50	
		3	0,16	0,11	2,00	
		4	0,05	0,17	2,00	
	Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	0,05	0,65	1,10	
		2	0,05	0,05	1,30	
		3	0,05	0,05	0,33	
		4	0,05	0,05	0,26	
	Co-culture des deux espèces	1	0,12	0,05	0,61	
		2	0,14	0,05	0,44	
		3	0,05	0,05	0,63	
		4	0,11	0,05	0,37	



Jour d'incubation	Période de la saison	Type de culture	Réplikat	Concentration en nitrates (µmol/L)	Concentration en ammonium (µmol/L)	Concentration en phosphates (µmol/L)
3	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	150,00	3,10	1,40
			2	140,00	3,50	1,70
			3	150,00	2,70	1,20
			4	150,00	1,60	0,86
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	9,50	0,05	0,33
			2	68,00	0,26	0,36
			3	26,00	0,05	0,20
			4	43,00	0,42	0,05
		Co-culture des deux espèces	1	91,00	0,05	0,44
			2	89,00	0,05	0,05
			3	76,00	0,05	0,13
			4	90,00	0,14	0,18
	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	150,00	2,20	0,82
			2	140,00	0,20	0,14
			3	140,00	1,30	0,97
			4	150,00	8,20	2,10
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	31,00	0,05	0,05
			2	60,00	0,23	0,12
			3	80,00	1,60	0,13
			4	0,74	0,22	0,05
		Co-culture des deux espèces	1	110,00	0,05	0,32
			2	93,00	0,05	0,05
			3	91,00	0,05	0,18
			4	100,00	0,05	0,16
	Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,11	0,05	2,10
			2	0,12	0,05	1,80
			3	0,05	0,05	2,30
			4	0,05	0,05	2,30
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	0,05	0,05	1,90
			2	0,05	0,05	1,70
			3	0,05	0,05	0,28
			4	0,05	0,05	0,23
		Co-culture des deux espèces	1	0,14	0,05	1,60
			2	0,16	0,05	0,52
			3	0,05	0,05	0,41
			4	0,80	0,86	0,47
4	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	160,00	4,00	1,20
			2	150,00	4,60	1,40
			3	150,00	2,00	0,53
			4	150,00	2,70	0,53
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	93,00	0,05	0,50
			2	140,00	0,69	0,36
			3	100,00	0,05	0,05
			4	110,00	0,05	0,05
		Co-culture des deux espèces	1	130,00	0,05	0,05
			2	140,00	0,12	0,05
			3	100,00	0,05	0,38
			4	120,00	0,05	0,12
	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	160,00	0,74	0,22
			2	150,00	0,05	0,22
			3	150,00	1,30	0,74
			4	160,00	13,00	1,90
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	62,00	0,05	0,33
			2	120,00	0,05	0,41
			3	130,00	0,05	0,30
			4	79,00	0,05	0,15
		Co-culture des deux espèces	1	130,00	0,10	0,05
			2	140,00	0,05	0,05
			3	120,00	0,05	0,05
			4	130,00	0,05	0,19
Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,26	0,05	2,30	
		2	0,13	0,05	2,20	
		3	0,40	0,05	2,60	
		4	0,38	0,05	2,30	
	Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	0,11	0,05	2,70	
		2	0,05	0,20	1,70	
		3	0,05	0,05	0,37	
		4	0,05	0,05	0,13	
	Co-culture des deux espèces	1	0,05	0,40	2,10	
		2	0,48	0,05	0,35	
		3	0,35	0,05	0,39	
		4	0,15	0,05	0,25	
5	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	160,00	5,10	1,40
			2	150,00	6,90	1,50
			3	150,00	3,50	0,76
			4	150,00	3,00	0,48
		Mono-culture d' <i>U. armoricana</i>	1	99,00	0,05	0,17
			2	150,00	2,80	0,82
			3	110,00	0,05	0,21
			4	130,00	0,18	0,21
		Co-culture des deux espèces	1	130,00	0,05	0,16
			2	130,00	0,05	0,12
			3	120,00	0,15	0,05
			4	140,00	0,05	0,11



Jour d'incubation	Période de la saison	Type de culture	Réplicat	Concentration en nitrates (µmol/L)	Concentration en ammonium (µmol/L)	Concentration en phosphates (µmol/L)
5	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	160,00	3,10	0,18
			2	140,00	0,05	0,05
			3	140,00	1,50	0,48
			4	140,00	18,00	1,90
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	91,00	0,55	0,54
			2	160,00	0,95	0,82
			3	140,00	0,17	0,49
			4	120,00	0,25	0,22
		Co-culture des deux espèces	1	140,00	0,05	0,11
			2	130,00	0,05	0,05
			3	120,00	0,22	0,05
			4	140,00	0,05	0,05
	Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,20	0,05	2,30
			2	0,34	0,15	2,30
			3	0,17	0,05	2,30
			4	0,26	0,16	2,20
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	0,47	0,05	2,70
			2	0,23	0,29	1,10
			3	0,05	0,05	2,60
			4	0,23	2,20	0,21
Co-culture des deux espèces	1	0,13	0,05	4,20		
	2	0,14	0,05	0,34		
	3	0,12	0,05	0,34		
	4	0,05	0,05	0,25		
6	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	150,00	12,00	2,30
			2	150,00	9,90	1,40
			3	140,00	2,70	0,25
			4	150,00	5,90	0,57
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	99,00	0,12	1,00
			2	160,00	5,10	1,10
			3	120,00	0,36	0,44
			4	120,00	0,05	0,35
		Co-culture des deux espèces	1	130,00	0,05	0,21
			2	140,00	0,14	0,11
			3	130,00	0,70	0,20
			4	150,00	0,20	4,30
	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	150,00	2,10	0,43
			2	150,00	0,05	0,50
			3	140,00	4,50	0,16
			4	140,00	23,00	2,00
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	99,00	0,05	0,34
			2	150,00	2,40	1,30
			3	140,00	1,20	0,91
			4	140,00	0,24	0,64
		Co-culture des deux espèces	1	140,00	1,70	2,10
			2	130,00	0,05	0,05
			3	130,00	0,21	0,13
			4	140,00	2,10	0,05
	Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,05	0,05	1,90
			2	0,05	0,05	3,10
			3	0,05	0,05	2,50
			4	0,05	0,05	2,20
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	0,05	0,05	1,70
			2	0,05	0,05	1,60
			3	0,05	0,34	0,45
			4	0,05	0,88	0,05
Co-culture des deux espèces	1	0,05	0,05	0,75		
	2	0,05	0,05	0,05		
	3	0,22	0,05	0,19		
	4	0,05	0,05	0,45		
7	Début de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	140,00	7,90	1,20
			2	150,00	8,40	1,00
			3	140,00	3,50	0,14
			4	140,00	7,30	0,78
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	120,00	0,54	0,54
			2	160,00	15,00	1,10
			3	130,00	0,20	0,05
			4	130,00	0,47	0,24
		Co-culture des deux espèces	1	140,00	1,60	0,05
			2	150,00	2,90	0,11
			3	130,00	0,05	0,05
			4	150,00	0,87	0,93
	Fin de printemps	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	140,00	1,30	0,14
			2	140,00	0,45	0,05
			3	140,00	5,40	0,05
			4	150,00	19,00	1,90
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	98,00	7,50	0,12
			2	160,00	3,00	1,70
			3	140,00	4,20	0,38
			4	140,00	1,10	0,40
		Co-culture des deux espèces	1	150,00	5,70	0,32
			2	140,00	5,40	0,27
			3	130,00	0,05	0,52
			4	140,00	0,41	0,05
	Fin de saison	Mono-culture de <i>P. littoralis</i>	1	0,05	0,05	1,70
			2	0,05	0,31	2,60
			3	0,05	0,31	0,93
			4	0,05	0,05	1,90
		Mono-culture d' <i>U. amoricana</i>	1	0,22	0,18	1,70
			2	0,71	0,13	0,62
			3	0,05	0,05	0,53
			4	0,05	0,05	1,90
Co-culture des deux espèces	1	0,05	0,05	0,51		
	2	0,05	0,19	1,00		
	3	0,05	0,63	0,65		
	4	0,05	0,05	0,46		



Annexe 9. Expérimentation de compétition *P.littoralis* vs *U.armoricana* – Données de taux de croissance, quotas azotés et phosphorés et quantités d'azote et de phosphore fixés pour *P.littoralis* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.

Jour d'incubation	Période de la saison	Algues	Poids lyophilisé (g)	Taux de croissance (%/J)	N (g/100g MS)	P (g/100g MS)	N fixé (mg)	P fixé (mg)
0		<i>P. littoralis</i>	1,30		2,10	0,251		
			1,13		2,32	0,293		
			1,77		1,98	0,289		
			1,34		2,06	0,271		
		<i>U. armoricana</i>	2,01		1,45	0,264		
			2,00		1,58	0,268		
			2,21		1,46	0,262		
			2,11		1,47	0,241		
7	Début de saison	<i>P. littoralis en mono-culture</i>	1,48	1,7	4,33	0,364	36,4	1,8
			1,43	1,8	4,30	0,360	34,8	1,7
			1,85	5,1	4,23	0,384	50,7	3,5
			1,66	3,2	4,27	0,406	42,8	3,1
		<i>U. armoricana en mono-culture</i>	2,74	6,5	5,12	0,325	114,9	4,5
			1,66	n.d.	5,37	0,430	63,3	2,7
			2,85	6,8	4,90	0,314	113,6	4,4
			2,77	6,7	4,99	0,325	112,8	4,6
		<i>P. littoralis en co-culture</i>	1,06	7,1	4,38	0,336	32,8	1,8
			1,33	9,3	4,24	0,353	41,8	2,8
			1,26	9,3	4,24	0,336	39,6	2,4
			1,16	7,6	4,35	0,365	36,1	2,4
		<i>U. armoricana en co-culture</i>	1,46	6,9	5,32	0,397	64,1	3,5
			1,34	6,1	4,93	0,342	53,1	2,3
			1,31	5,0	5,63	0,379	60,1	2,6
			1,78	9,9	5,07	0,309	76,9	3,2
	Fin de printemps	<i>P. littoralis en mono-culture</i>	1,73	4,6	4,35	0,436	48,9	4,1
			1,56	3,1	4,41	0,395	42,2	2,7
			1,68	4,0	4,50	0,405	48,7	3,3
			1,79	5,1	4,22	0,363	49,2	3,0
		<i>U. armoricana en mono-culture</i>	1,30	n.d.	5,26	0,309	42,6	-0,5
			1,45	n.d.	4,84	0,400	44,8	1,4
			2,40	4,1	4,71	0,332	86,7	3,4
			2,67	5,7	5,30	0,344	114,9	4,6
		<i>P. littoralis en co-culture</i>	0,92	4,7	4,33	0,340	25,8	1,3
			0,79	2,4	4,54	0,368	21,6	1,1
			0,68	n.d.	4,33	0,332	14,8	0,4
			1,01	5,6	4,10	0,350	26,9	1,6
		<i>U. armoricana en co-culture</i>	1,11	2,5	5,07	0,435	42,4	2,4
			1,52	6,7	5,24	0,342	65,5	2,7
			1,31	5,6	5,08	0,382	53,5	2,7
			1,14	2,9	5,14	0,362	44,8	1,7
	Fin de saison	<i>P. littoralis en mono-culture</i>	2,66	10,3	2,77	0,308	46,5	4,6
			3,19	12,5	2,58	0,305	53,9	6,1
			2,49	10,0	2,59	0,284	38,4	3,7
			2,05	7,1	2,35	0,292	21,9	2,6
		<i>U. armoricana en mono-culture</i>	2,77	6,2	1,92	0,341	26,9	4,9
			3,10	8,0	1,87	0,415	31,6	8,3
			3,34	9,3	1,59	0,366	27,3	7,8
			3,54	10,1	1,61	0,380	31,4	9,0
		<i>P. littoralis en co-culture</i>	2,21	16,8	2,58	0,346	42,6	5,8
			2,42	18,3	2,53	0,417	47,0	8,2
			2,18	17,7	2,53	0,298	41,8	4,7
			2,17	16,6	2,36	0,384	36,9	6,5
		<i>U. armoricana en co-culture</i>	2,53	14,5	1,86	0,369	33,4	7,0
			2,35	14,2	1,60	0,377	24,8	6,6
			2,74	16,4	1,59	0,454	30,7	10,2
			2,59	14,9	1,64	0,474	28,9	9,9



Annexe 10. Expérimentation de compétition *P.littoralis* vs *U.armoricana* – Données de rendements quantiques F_v/F_m journaliers de J0 à J7 pour *P.littoralis* et *U.armoricana* incubés selon les modalités de mono- et co-culture.

Jour d'incubation	Période de la saison	Algue et modalité de culture	F _v /F _m
0		<i>P. littoralis</i>	0,734
			0,755
			0,702
			0,686
		<i>U. armoricana</i>	0,671
			0,677
			0,665
			0,664
1	Début de saison	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,665
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,646
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,648
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,680
	Fin de printemps	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,631
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,623
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,692
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,721
	Fin de saison	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,650
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,781
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,673
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,760
2	Début de saison	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,665
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,646
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,648
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,680
	Fin de printemps	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,631
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,623
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,692
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,721
	Fin de saison	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,650
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,781
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,673
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,760
3	Début de saison	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,667
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,732
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,732
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,667
	Fin de printemps	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,710
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,700
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,638
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,754
	Fin de saison	<i>P.littoralis en mono-culture</i>	0,665
		<i>U.armoricana en mono-culture</i>	0,649
		<i>P.littoralis en co-culture</i>	0,705
		<i>U.armoricana en co-culture</i>	0,734

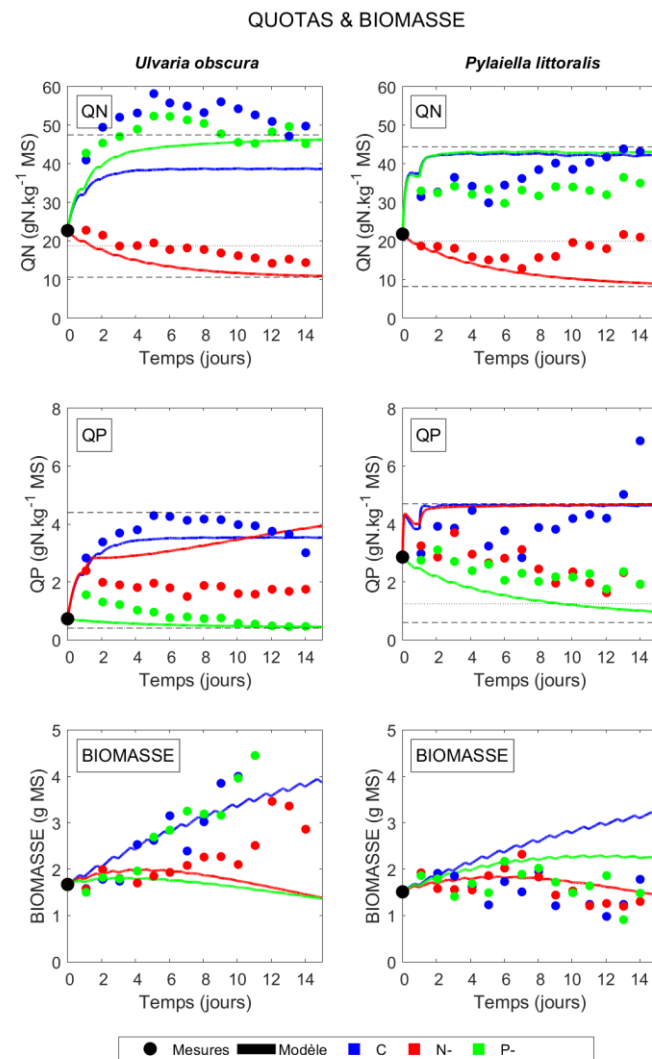
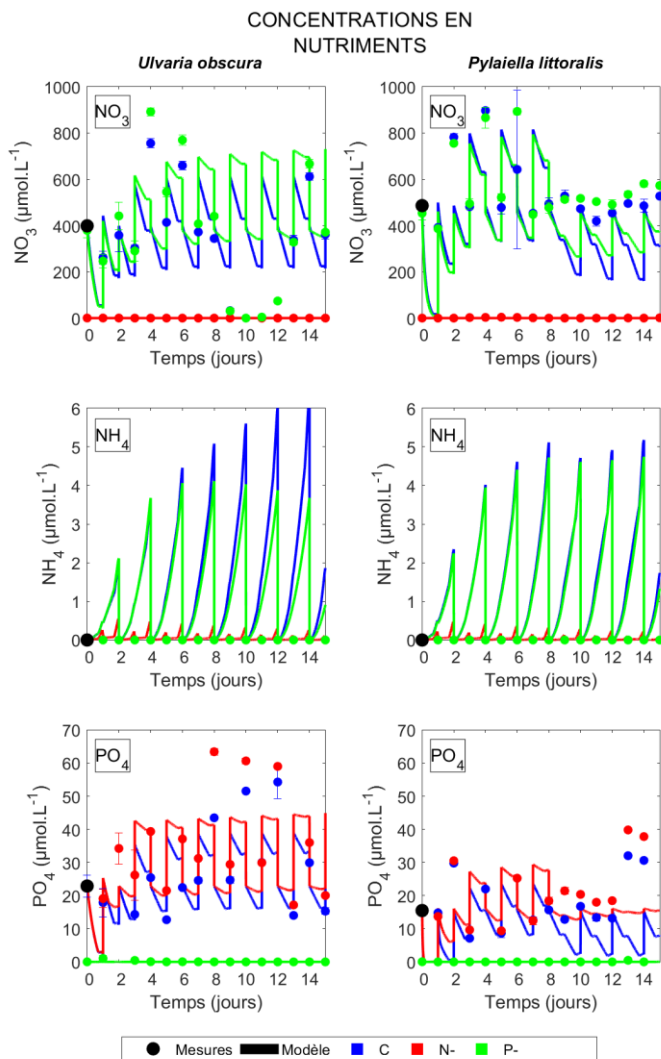


Jour d'incubation	Période de la saison	Algue et modalité de culture	Fv/Fm
4	Début de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,694
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,718
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,699
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,685
	Fin de printemps	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,662
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,659
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,671
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,703
	Fin de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,658
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,645
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,681
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,729
5	Début de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,685
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,676
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,678
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,699
	Fin de printemps	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,669
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,698
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,694
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,718
	Fin de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,675
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,639
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,672
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,705
6	Début de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,671
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,667
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,641
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,615
	Fin de printemps	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,673
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,707
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,690
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,702
	Fin de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,613
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,625
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,643
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,718
7	Début de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,625
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,677
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,640
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,670
	Fin de printemps	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,622
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,653
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,673
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,644
	Fin de saison	<i>P.littoralis</i> en mono-culture	0,655
		<i>U.armoricana</i> en mono-culture	0,649
		<i>P.littoralis</i> en co-culture	0,645
		<i>U.armoricana</i> en co-culture	0,690

f

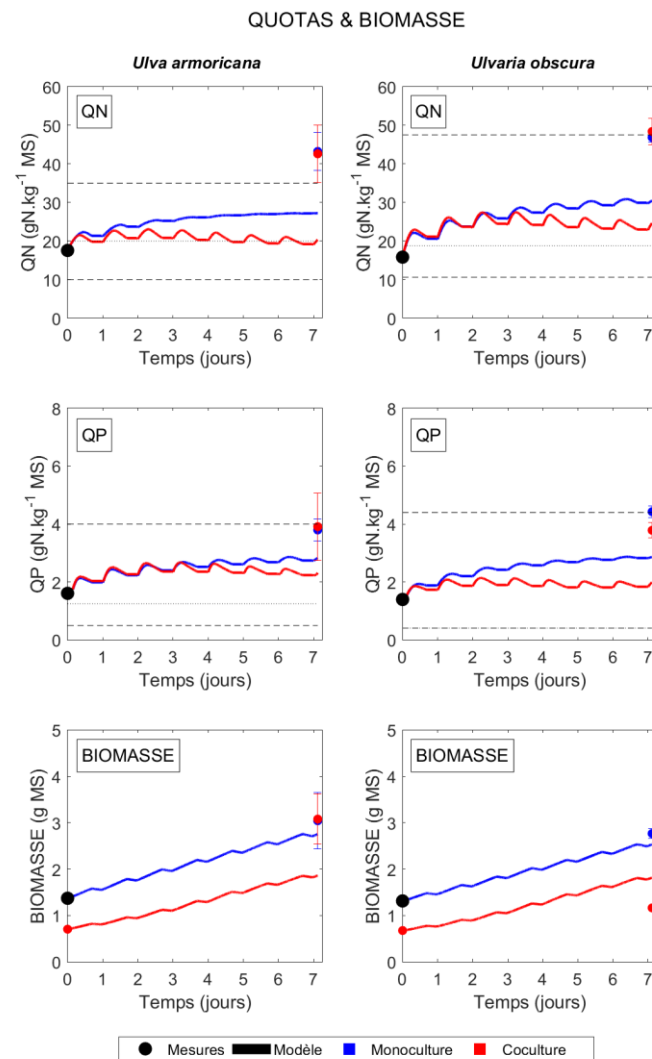
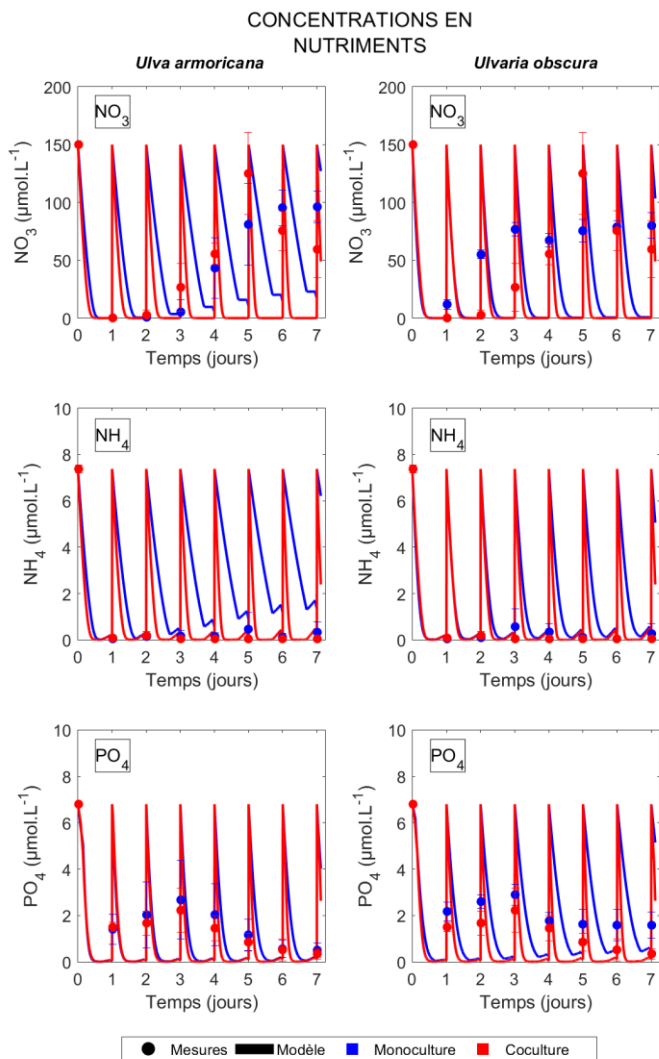


Annexe 11 : Résultats de modélisation de l'expérience 1, pour l'ensemble des modalités *i.e.* Contrôle (C) en bleu, N en rouge et P en vert, les mesures sont représentées par les points et les résultats de modélisation par des lignes continues.





Annexe 12 : Résultats de modélisation de l'expérience 2, pour l'ensemble des modalités monoculture en bleu et coculture en rouge, les mesures sont représentées par les points et les résultats de modélisation par des lignes continues.





Annexe 13 : Résultats de modélisation de l'expérience 3 en coculture, pour l'ensemble des modalités i.e. Début de saison (bleu), Fin de printemps (rouge), Fin de saison (vert)

