

CENTRE D'ÉTUDE
& DE VALORISATION
DES ALGUES



ALGAE TECHNOLOGY
& INNOVATION
CENTRE

Synthèse des études CEVA financées dans le cadre du CPER 2015-2020

SynthEco

Rapport - Février 2021

Marine LASBLEIZ : Chef de projet Ecophysiologie et qualité de l'eau

Pierre-Emmanuel OMS : Ingénieur de projet Océanographie et Télédétection

Sylvain BALLU : Chef de projet Surveillance Marée Verte

Sophie RICHIER : Responsable de Pôle EENVI



CEVA



TABLE DES MATIERES

CONTEXTE ET OBJECTIFS	1
PARTIE 1 – SYNTHÈSE DES ÉTUDES CEVA (2015-2020)	2
1. ÉTUDES CIMAVP3 2016-2019 ET IMPRO	2
1.1. <i>Contexte des cinq études</i>	2
1.2. <i>CIMAV P3 2016, 2017, 2018</i>	5
1.3. <i>IMPRO 2019-2022</i>	6
1.4. <i>CIMAV P3 2019</i>	8
2. ÉTUDES CIMAV P3 2015, 2020 ET CARMA	11
2.1. <i>Contexte des trois études</i>	11
2.2. <i>CIMAV P3 2015</i>	15
2.3. <i>CARMA</i>	16
2.4. <i>CIMAV P3 2020</i>	18
PARTIE 2 – PRINCIPALES CONCLUSIONS PAR THÉMATIQUE D'ÉTUDES	20
1. LE FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE DES MAREES VERTES	20
1.1. <i>Les caractéristiques physiologiques des ulves</i>	20
1.2. <i>Implications sur le fonctionnement des marées vertes en zone estuarienne</i>	21
2. L'APPARITION DES NOUVELLES ALGUES PROLIFÉRANTES AUTRES QUE LES ULVES	23
3. OPÉRATIONNALISATION DU MODÈLE MARS3D-ULVE	25
PARTIE 3 – VEROUS SCIENTIFIQUES ET TECHNOLOGIQUES, NOUVELLES PISTES DE RECHERCHE	29
1. COMPRÉHENSION DU FONCTIONNEMENT DES MAREES VERTES	29
1.1. <i>Evaluation de la contribution sédimentaire au soutien des marées vertes à une échelle régionale.</i> 29	
1.2. <i>Détection et quantification des vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes dans les baies à « marée verte »</i>	29
1.3. <i>Quantification de l'apport en nutriments issu de la dégradation des dépôts algaux.</i>	30
2. ORIGINE DU CHANGEMENT D'ESPÈCES DANS LES BAIES À MAREE VERTE BRETONNES	30
2.1. <i>Identification des facteurs contrôlant des successions saisonnières d'algues opportunistes observées dans les baies à marée verte bretonnes.</i>	31
2.2. <i>Évaluer les indices d'eutrophisation des « nouvelles » algues proliférantes.</i>	31
2.3. <i>Caractérisation de l'algue rouge proliférante <i>Falkenbergia sp.</i></i>	31
3. IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE GLOBAL SUR LA DYNAMIQUE SAISONNIÈRE DES PROLIFÉRATIONS ALGALES DANS LES BAIES À ALGUES VERTES BRETONNES.	32
4. LES DÉVELOPPEMENTS TECHNOLOGIQUES ENVISAGÉS	32
4.1. <i>L'outil moléculaire.</i>	32
4.2. <i>Le développement du Diving PAM.</i>	33
4.3. <i>L'outil isotopique.</i>	33
5. LE DÉVELOPPEMENT DU MODÈLE	33
5.1. <i>Détermination de jeux de paramètres écophysiologiques spécifiques</i>	33
5.2. <i>Quantification des flux de nutriments provenant des bassins versants</i>	34
5.3. <i>Amélioration du module « Ulves »</i>	34
5.4. <i>Cartographie des flux sédimentaires de nutriments par type de substrat.</i>	34
REFERENCES	37
ANNEXES	40



CONTEXTE ET OBJECTIFS

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

De 2015 à 2020, au total huit études ont été conduites par le CEVA avec le soutien financier des collectivités locales bretonnes (Conseil Régional de Bretagne et les Conseils départementaux 22, 56) et de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne dans le cadre du CPER¹ 2015-2020. Elles se sont intéressées à l'impact des facteurs abiotiques (*e.g.* intensité lumineuse, photopériode, cycle immersion/émersion, disponibilité en nutriments) et biotiques (*e.g.* prédation, compétition interspécies) du milieu sur la croissance et la dynamique nutritionnelle de l'algue emblématique des marées vertes, *Ulva* spp. (CIMAV P3 2016-2019 ; IMPRO 2019-2022). L'apparition de nouvelles algues proliférantes (*e.g.* *Pylaiella littoralis*, *Ectocarpus* sp., *Ulvaria obscura*), coexistant avec les ulves ou se substituant à celles-ci dans les baies à « algues vertes » bretonnes, a ensuite fait émerger une nouvelle thématique de recherche visant à établir un inventaire bibliographique de ces autres algues opportunistes, à comprendre leur apparition récente et à étudier leur physiologie en lien avec celle de l'espèce référente, *Ulva* spp. (CIMAV P3 2015, 2020 ; CARMA 2018-2020). Les nouvelles données acquises *via* ces études ont ensuite été utilisées et valorisées pour la calibration et la validation d'un modèle de croissance algale (ci-après appelé OD ; CIMAV P3 2017-2020, IMPRO et CARMA). Le but final étant de faire évoluer le modèle MARS3D-Ulve couplant les processus hydrodynamiques, chimiques et biologiques en milieux côtiers.

À la demande de la Région Bretagne, le CEVA a effectué une synthèse des résultats de ces huit études réalisées dans le cadre du CPER 2015-2020, de manière à mettre en évidence les nouvelles connaissances acquises concernant le fonctionnement écologique des blooms macro-algaux et les avancées techniques réalisées sur l'outil de modélisation. Les éléments permettant d'orienter les actions à mener sur les bassins versants ont été soulignés le cas échéant. La finalité étant de mettre en perspectives les questions scientifiques émergentes, les verrous techniques et scientifiques restant à lever, ainsi que les orientations de recherche et de développement technique à suivre au cours des prochaines années pour arriver à une meilleure compréhension des proliférations de macro-algues sur le littoral breton.

Cette synthèse s'articule autour de trois grandes parties :

- (1) En première partie, une présentation synthétique (contexte, objectifs, méthodologies) de chaque étude et une compilation des principales conclusions et implications faisant ressortir la dimension appliquée des projets seront réalisées.
- (2) Sur la base de cette compilation des résultats, les différentes études seront mises en perspectives les unes avec les autres pour faire émerger les principales conclusions tirées sur l'ensemble des projets CEVA par thématique d'étude identifiée.
- (3) La dernière partie mettra en évidence les limites associées aux acquis scientifiques ainsi que les nouvelles voies d'investigation vers lesquelles orienter les futures études d'écophysiologie et de modélisation pour une meilleure compréhension du fonctionnement des proliférations de macro-algues sur le littoral breton dans un contexte « appliqué » et opérationnel.

¹ Contrat de Plan Etat Région 2015-2020



PARTIE 1 – SYNTHÈSE DES ÉTUDES CEVA (2015-2020)

Dans le cadre de cette première partie, visant à présenter les huit projets concernés et à synthétiser les principaux résultats obtenus, deux groupes de projets aux contextes et objectifs distincts ont été réalisés afin de mettre en évidence la dimension appliquée et le fil rouge de ces études (Figure 1 et Figure 9). Une fiche par projet est disponible en Annexe.

1. Etudes CIMAVP3 2016-2019 et IMPRO

1.1. Contexte des cinq études

Les 4 études CIMAVP3 menées de 2016 à 2019 et le programme IMPRO débuté en 2019 (fin prévue en 2022), ont émergé dans le contexte de la mise en place de la Disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021 (Figure 1). Cette disposition prévoit l'initiation d'études d'identification de l'origine des apports d'azote, et notamment de la part issue du relargage sédimentaire, sur les sites de vasières contribuant au déclassement des masses d'eau au titre des marées vertes. Sont en priorité concernés par la disposition 10A-2, les sites de vasières des dix masses d'eau de transition suivantes : le Bassin maritime de la Rance (FRGT02), le Trieux (FRGT03), la Rivière de Morlaix (FRGT06), la Penzé (FRGT07), l'Aber Wrac'h (FRGT08), la Rivière de Pont l'Abbé (FRGT14), le Blavet (FRGT20), la Rivière d'Étel (FRGT21), la Rivière de Vannes (FRGT24) et le Golfe du Morbihan (FRGC39).

Du fait de la complexité de l'appréciation des flux sédimentaires (CIMAV P1 2014) et de façon à appuyer les SAGEs dans la mise en œuvre d'études d'identification de l'origine des apports d'azote (N) et de phosphore (P), notamment sédimentaires, le CEVA a mis en place, en 2016, une méthodologie qui vise à utiliser les ulves pour déterminer la contribution de la fourniture sédimentaire à la biomasse créée. Sur la base de cette méthodologie, une combinaison d'expérimentations *in situ* (vasière du Lédano, estuaire du Trieux, Côtes d'Armor) et en conditions contrôlées, ont alors été réalisées entre 2016 et 2018 par le CEVA en trois projets distincts : CIMAV P3 2016, 2017 et 2018.

Sous l'impulsion du Centre de Ressources et d'Expertise Scientifique sur l'Eau de Bretagne (CRESEB) et dans la continuité des actions décrites ci-dessus, le projet « Impact du sédiment sur les proliférations de macroalgues sur vasières (IMPRO 2019-2022) » a été lancé mi-janvier 2019 afin de caractériser les flux sédimentaires contribuant à la biomasse algale créée. Regroupant des experts sur le sujet (Universités de Bordeaux et Rennes, Ifremer et CEVA), ce projet vise à acquérir des données précises de flux sédimentaires (N et P) sur différents sites stratégiques bretons dont la vasière du Lédano. Afin de mieux connaître le devenir de ces flux, une connaissance plus fine sur l'aptitude des algues à absorber l'azote et le phosphore du milieu devient nécessaire. Ainsi, dans le cadre de l'axe 3 du projet IMPRO, le CEVA a intégré un volet biologique visant à suivre et mesurer l'évolution des processus d'absorption en nutriments (*i.e.* nitrates, ammonium et phosphates) par les ulves en période diurne / nocturne et en phase d'émersion / d'immersion artificielle pour simuler les conditions rencontrées sur l'estran (cycle des marées) et ainsi faire le lien entre les flux sédimentaires (appréhendés dans les axes 1 et 2 du projet IMPRO) et leur utilisation par les ulves de manière globale. Les données acquises seront également destinées à l'alimentation du modèle MARS3D-Ulve avec pour objectif d'affiner et consolider le prévisionnel d'échouage d'algues vertes sur le littoral.

Dans l'objectif de soutenir cet effort de connaissance des processus à l'œuvre sur cette vasière, le CEVA a également proposé en 2019 de mener des campagnes d'échantillonnage (3 campagnes) sur l'anse du Lédano dans le cadre de l'étude CIMAV P3 2019. Des données biologiques (identification des algues vertes en présence, biomasse et contenu algal en N et P) et physico-chimiques (température, salinité, nitrates, ammonium et phosphates) destinées à caler/valider le modèle EcoMars-Ulve ont été



obtenues. Le modèle EcoMars-Ulve est le modèle de choix qui sera exploité tel que défini dans l'axe 4 du projet IMPRO pour permettre *in fine*, le traçage par modélisation de l'azote contenu dans les ulves (y compris la part sédimentaire) et de tester l'impact de la réduction des flux d'azote sur les proliférations.

Dans le cadre du CIMAV P3 2019, le CEVA a également intégré une étude visant à déterminer les caractéristiques écophysologiques des espèces dominant les blooms de macroalgues en zones estuariennes. Depuis plusieurs dizaines d'années, les suivis effectués par le CEVA indiquent la présence de biomasses importantes d'algues vertes dont les formes filamenteuse et en lame varient en proportion entre les sites et, dont la succession saisonnière reste peu décrite. Or, la coexistence de différentes espèces pourrait conduire à l'extension des proliférations algales par le biais de successions spatiales et temporelles d'espèces ayant des exigences écologiques différentes. Compte tenu du manque de données disponibles sur les espèces en présence, l'ensemble des espèces d'ulves, incluant celles possédant un thalle tubulaire monostromatique (anciennement du genre *Enteromorpha* ; Hayden et al, 2003) ou un thalle laminaire distromatique, est à ce jour pris en compte dans le calcul de l'indicateur biologique « bloom d'algues vertes opportunistes » pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau de transition dans le cadre de la DCE. De la même manière, les composantes biologiques incluses dans le modèle Mars3D-Ulve utilisé, sont basées sur les données écophysologiques des algues vertes de type *Ulva* de morphologie en lame sans distinction sur l'espèce.

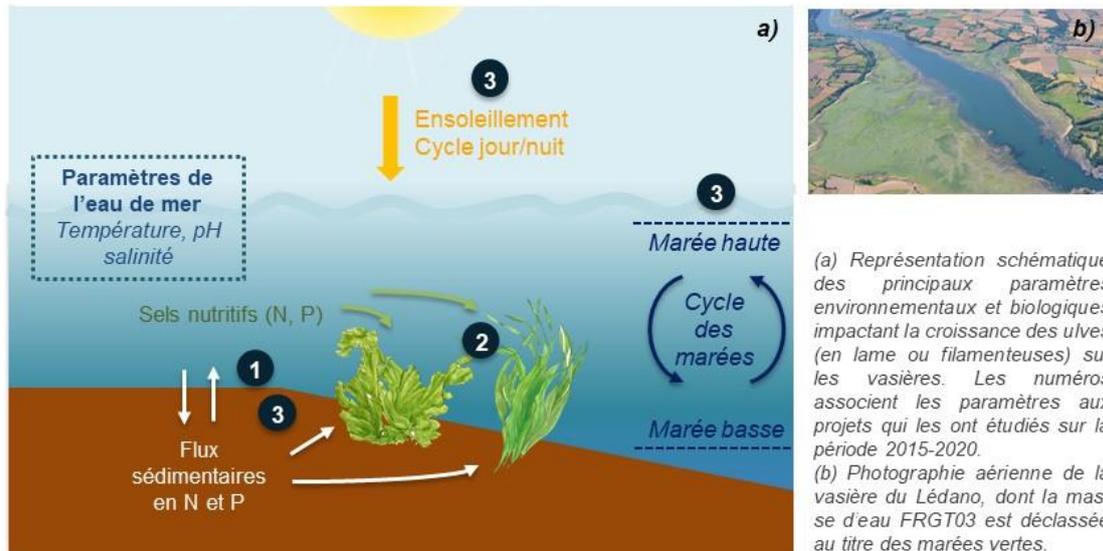
Pour l'ensemble de ces cinq études, la vasière du Lédano a été sélectionnée comme site « pilote » car il s'agit (1) d'une vasière située dans une masse d'eau de transition (FRGT03) identifiée comme prioritaire dans le SDAGE 2016-2021 sur la problématique de la prolifération des algues vertes sur vasière. En effet, le site est classé en état moyen selon l'indicateur biologique « bloom opportuniste » ; (2) d'un choix stratégique au niveau logistique et budgétaire de par sa proximité au CEVA.



Figure 1. Représentation synthétique du 1^{er} groupe de projets visant à soutenir la mise en place de la Disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021.

PROJETS EN SOUTIEN À LA MISE EN PLACE DE LA DISPOSITION 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021

⇒ Existe-t-il une contribution sédimentaire à l'apport d'azote dans les masses d'eau de transition (vasières) déclassées au titre des marées vertes ?



1.2. CIMAV P3 2016, 2017,2018

> Objectifs

Les trois études CIMAV P3 avaient pour but d'évaluer la contribution du sédiment au développement des algues vertes sur la vasière du Lédano, en combinant des expérimentations *in situ* et en conditions contrôlées en laboratoire.

> Méthodologie

Les expérimentations *in situ* ont consisté à suivre au cours de la saison la croissance et les contenus en azote et phosphore des algues, en faisant varier leur proximité au sédiment. Chaque année, un dispositif composé de deux types de cages (des cages déposées sur le sédiment mettant les algues en contact direct ou surélevées par rapport à la vase) recouvertes de toile à mailles fines a été déployé sur un même site localisé sur la vasière du Lédano (Figure 2). Ces expérimentations ont été renouvelées sur trois années successives afin de renforcer le jeu de données acquis sur cette vasière.



Figure 2. Localisation du site de prélèvement *in situ* sur la vasière du Lédano (a) et illustrations des dispositifs expérimentaux *in situ* (b) et en laboratoire (c) mis en place en 2018.

Les expérimentations en laboratoire ont consisté à incuber les ulves de la vasière du Lédano en conditions contrôlées de lumière et de température, et en faisant varier la présence/l'absence de vase dans le milieu d'incubation. Le renouvellement des expérimentations en 2017 et 2018 a ensuite permis de tester des variables additionnelles susceptibles de jouer un rôle dans la contribution sédimentaire à la croissance algale, à savoir, respectivement, l'application de phases d'anoxie et les concentrations en azote et phosphore du milieu d'incubation. À partir de 2017, l'acquisition des nouvelles données acquises par les expérimentations en conditions contrôlées avait également pour finalité d'alimenter le modèle OD.

Une démarche d'amélioration continue des dispositifs expérimentaux a été adoptée chaque année (e.g. augmentation du nombre de cages pour augmenter la significativité des résultats, diminution du temps d'expérience à 7 jours au lieu de 15 initialement pour assurer un état physiologique stable des biomasses algales; Fiches en Annexe).



> Résultats principaux

Expérimentations in situ (2016-2018)

- 1 Sur la vasière du Lédano, le sédiment ne constitue pas la source d'azote majeure responsable des proliférations d'ulves chaque année. En revanche, il peut agir en soutien à la biomasse présente au cours de la saison, au moment où les teneurs de nitrates deviennent limitantes, notamment pendant les années de faibles flux azotés (années dites « sèches »).
- 2 Le sédiment de la vasière du Lédano représente une source de phosphore pour la colonne d'eau, qui aurait tendance à s'intensifier au cours de la saison (phénomène de reminéralisation).
- 3 Néanmoins, la contribution sédimentaire à l'apport de phosphore aux algues ne constitue pas l'élément clé dans le soutien des proliférations saisonnières sur la vasière du Lédano.

Expérimentations en conditions contrôlées (2016-2018)

- 1 L'effet positif de la présence de vase sur le développement des algues a été mis en évidence en 2016 et 2017.
- 2 Le dispositif de 2018 a montré que la contribution sédimentaire à l'apport de nutriments pour la croissance algale intègre plusieurs paramètres liés à la présence de sédiment, encore mal identifiés aujourd'hui.

Modélisation

- 1 La validation du modèle OD et son application dans le cadre des expérimentations en laboratoire (en 2017 et 2018) a permis de déterminer les ordres de grandeur de flux sédimentaires relargués dans les bacs de culture en fonction des teneurs en nutriments mesurées dans les algues (quotas) et dans la colonne d'eau.
- 2 En cohérence avec la littérature, les flux sédimentaires étaient $< 1 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour le phosphate et nuls pour le nitrate. En 2017, les flux d'ammonium étaient compris entre 30 et $60 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ tandis que des valeurs 2 à 3 fois inférieures ont été déterminées en 2018. Cette différence montre que l'intensité du flux diffusif sédimentaire est fonction du gradient de concentration entre la colonne d'eau et le sédiment.

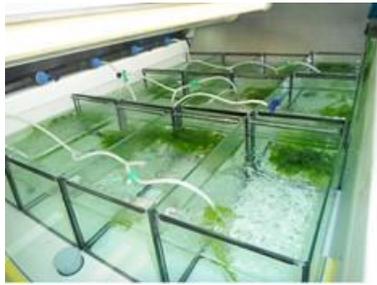
1.3. IMPRO 2019-2022

> Objectifs

Dans le cadre de l'axe 3 du projet IMPRO, deux types d'expérimentations d'écophysiologie ont été mis en place afin d'étudier dans un premier temps [l'impact de la photopériode sur l'absorption en nutriments par les ulves \(Expérimentation 1\)](#), et dans un second temps [l'impact des conditions d'immersion/émersion et de la présence/absence de sédiment sur ce processus \(Expérimentation 2\)](#). La finalité étant d'utiliser ces données pour calibrer et valider le modèle OD dans un premier temps et le modèle MARS3D-Ulve dans un second

> Méthodologie

Les deux expérimentations ont consisté à incuber, sous conditions contrôlées de température, de lumière et d'éléments nutritifs, les ulves de chaque site selon :



- 4 conditions de photopériodes ([Expérience 1](#))
- 4 conditions d'incubation faisant varier les conditions d'immersion/d'emersion des ulves, et la présence / absence de sédiment ([Expérience 2](#))

Figure 3. Photographie du dispositif de l'expérience 1

Les expérimentations 1 et 2 se sont déroulées respectivement sur une période de 24^h et de 48^h, pendant lesquelles les concentrations en sels nutritifs (nitrates, ammonium et phosphates) du milieu d'incubation ont été suivies ainsi que l'évolution des biomasses algales et de leurs contenus tissulaires en N et P.

En plus de la vasière du Lédano, l'étude a ciblé un site caractérisé par un substrat sableux : la baie de Lancieux, dans le but de mener une étude comparative en fonction de la nature des sédiments (Figure 4).

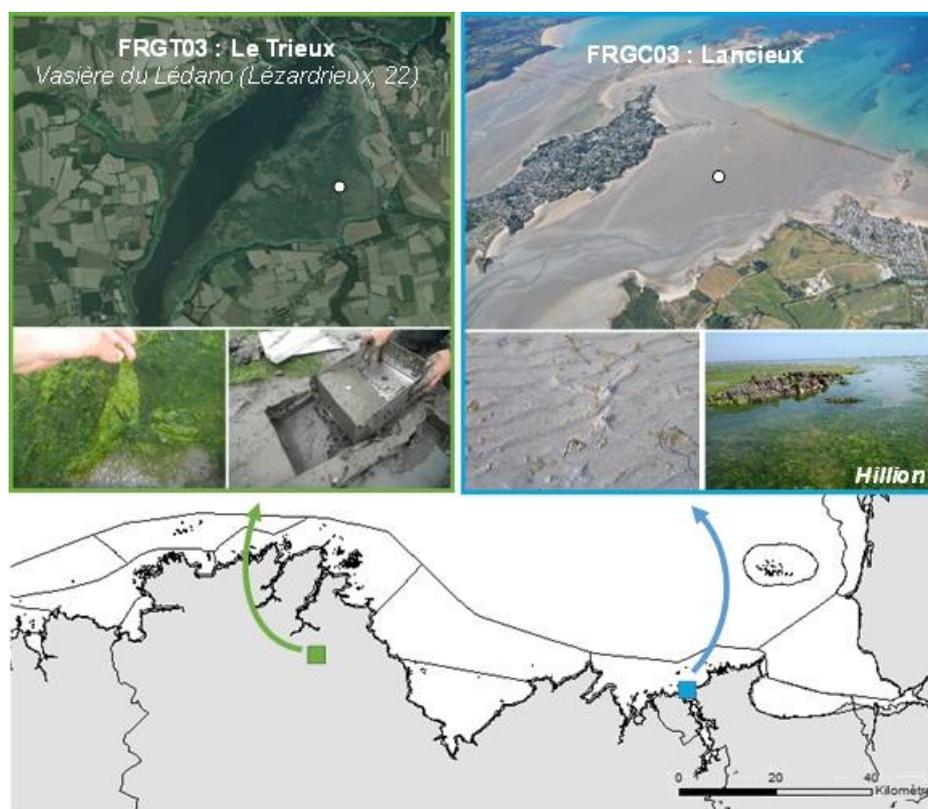


Figure 4. Localisation des sites de prélèvements

> Résultats principaux

Expérimentation 1: Quel est l'impact de la photopériode sur l'absorption en nutriments par les ulves?

- 1 | L'absorption en nutriments par les ulves se poursuit à l'obscurité.
- 2 | L'absorption en nitrates et phosphates semble plus performante à la lumière.
- 3 | L'absorption en nitrates, ammonium et phosphates est découplée dans le temps des mécanismes de croissance des ulves.



Expérimentation 2 : Quel est l'impact des conditions d'immersion/émersion et de la présence / absence de sédiment sur l'absorption en nutriments par les ulves ?

- 1 | L'immersion constitue la condition optimale pour l'absorption en nitrates et ammonium par les ulves, ainsi que pour leur croissance.
- 2 | La capacité des ulves à absorber les nutriments dans la fine pellicule d'eau de mer à marée basse suggère que le compartiment sédimentaire pourrait représenter une source de nutriments pour les ulves émergées, dont l'importance de la contribution dépendra de l'intensité du relargage sédimentaire à l'interface du sédiment.
- 3 | Cette capacité pourrait jouer un rôle dans le maintien de la marée verte au cours d'une saison de faibles apports terrigènes en azote et en phosphore pendant la période estivale. La mesure des flux réalisée dans le cadre de l'axe 1 du projet IMPRO permettra de conclure sur cette hypothèse.
- 4 | La présence de sédiment et la nature du substrat (sableux ou vaseux) n'ont pas eu d'impact sur les propriétés physiologiques des algues au cours de l'expérimentation.

Modélisation

L'étude est en cours de réalisation, les données de flux sédimentaires obtenues dans le cadre des axes 1 et du 2 du programme n'étant pas encore accessibles. Les résultats seront disponibles dans le rapport final.

1.4. CIMAV P3 2019

> *Objectifs*

Dans le but de soutenir l'effort de connaissance des processus à l'œuvre sur cette vasière, le projet CIMAV P3 avait trois objectifs :

1. **Acquérir des données biologiques** (identification d'espèces en présence, biomasse et contenu algal en N et P) **et physico-chimiques** (température, salinité, nitrates, ammonium et phosphates) dans l'anse du Lédano, destinées à caler/valider le modèle EcoMars-Ulve appliqué à cette vasière.
2. **Caractériser les traits écophysiologiques propres aux deux formes d'ulves** (filamenteuses et en lame ; Figure 5) dominant les efflorescences sur la vasière du Lédano, de manière à identifier les paramètres environnementaux contrôlant le développement et la composition des marées vertes sur la zone estuarienne du Trieux.
3. **Calibrer le modèle Mars3D-Ulve**, et le cas échéant, faire évoluer les indicateurs biologiques, qui intègrent actuellement pour les vasières, l'ensemble des espèces d'algues vertes sans distinction spécifique.

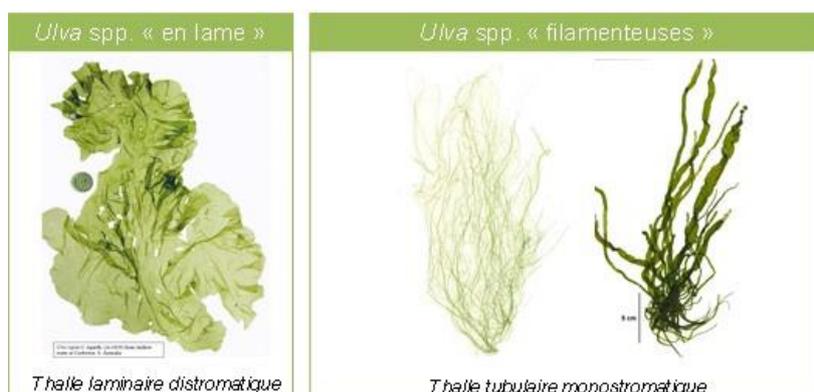


Figure 5. Illustrations des 2 types d'ulves (en lame et filamenteuses) présentes sur la vasière du Lédano.

> Méthodologie

Pour répondre à l'**objectif 1**, trois campagnes de prélèvement ont été menées au cours de la saison 2019 afin de disposer de points de mesure pendant les différentes phases de développement des algues (printemps, début et fin d'été). Le prélèvement du matériel algal a été réalisé par deux opérateurs à pieds sur l'estran, et sur trois transects de 3 points d'observation, tandis que l'acquisition des données physico-chimiques a été effectuée en mer (1m de profondeur) à bord d'un zodiac sur deux transects de 4 points d'échantillonnage (Figure 6).



Figure 6. Illustration de la vasière du Lédano (estuaire du Trieux, Côtes d'Armor) et localisation des transects d'échantillonnage. Les transects pour les analyses biologiques et physico-chimiques sont représentés par les lignes bleues et noires respectivement.

Dans le cadre de l'**objectif 2**, des expérimentations d'écophysiologie en conditions contrôlées ont été menées en laboratoire sur les deux formes d'ulves dominantes de la vasière du Lédano. Les expérimentations d'écophysiologie ont suivi la méthodologie décrite par Lotze et Schramm (2000), permettant d'étudier la dynamique nutritionnelle et de croissance des algues à court (de la minute ou de l'heure) et plus long terme (12 jours), en réponse à un apport de nutriments. La première approche, menée sur 12 jours, permet d'évaluer les taux de croissance et la capacité d'assimilation en nutriments spécifique à chaque espèce algale étudiée (Figure 7). La seconde approche, dite à « court-terme », permet d'accéder à leurs paramètres cinétiques spécifiques (vitesses maximum d'absorption, V_{max} et



constante de demi-saturation, K_m). En amont de ces expérimentations écophysiological, une identification morphologique permettant une identification des algues au rang du genre au minimum a été réalisée, puis complétée par une analyse moléculaire pour atteindre le rang de l'espèce.

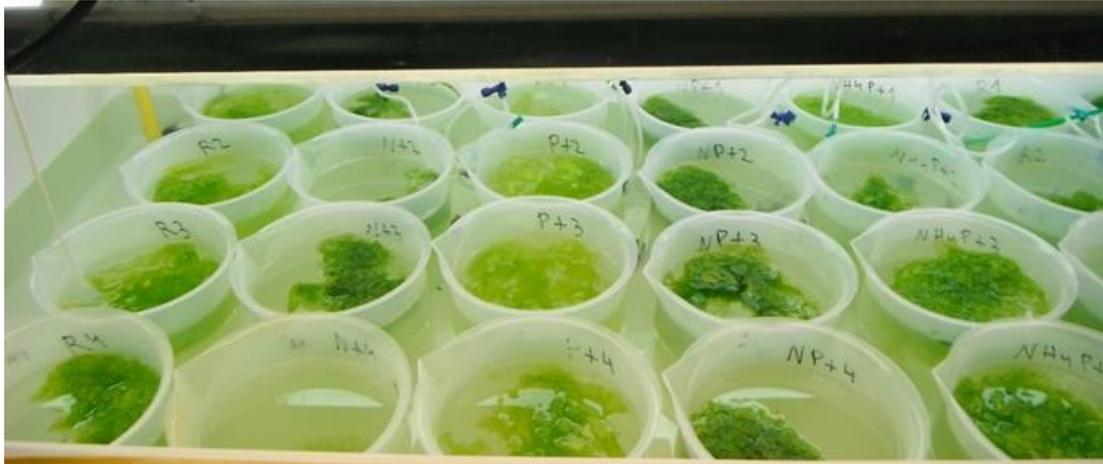


Figure 7. Photographie du dispositif expérimental en conditions contrôlées mis en place pour la première approche.

> Résultats principaux

Expérimentations d'écophysologie

- 1 | Les ulves en lame et filamenteuses de la vasière du Lédano sont caractérisées par des dynamiques nutritionnelles similaires, caractéristiques des algues opportunistes (*e.g.* rapides absorption des nutriments et croissance).
- 2 | Deux implications liées à ces observations:
 - ↪ Il ne semble pas nécessaire de distinguer les deux types d'algues vertes pour le calcul de l'indicateur biologique « bloom d'algues vertes opportunistes » pour l'évaluation de la qualité de la masse d'eau associée à la vasière du Lédano.
 - ↪ D'autres facteurs abiotiques / biotiques, encore non-identifiés, sont impliqués dans le contrôle de la composition des biomasses d'algues vertes.

Modélisation

- 1 | Les résultats obtenues en sortie de modèle OD, appliqué aux deux morphologies d'algues (ulves en lame et filamenteuse), confirment i) leurs similarités écophysiological comme suggérées par les expérimentations en conditions contrôlées ainsi que ii) la robustesse du modèle à simuler les variables biologiques (quotas, biomasse/croissance) des ulves et les variables biogéochimiques (concentrations en nutriments) du milieu (Figure 8).
- 2 | Cependant, en ce qui concerne les cinétiques d'absorption à courte échelle de temps (ordre de la minute et de l'heure), le modèle montre ses limites et sa plus grande inertie ne parvenant pas à reproduire les valeurs expérimentales.

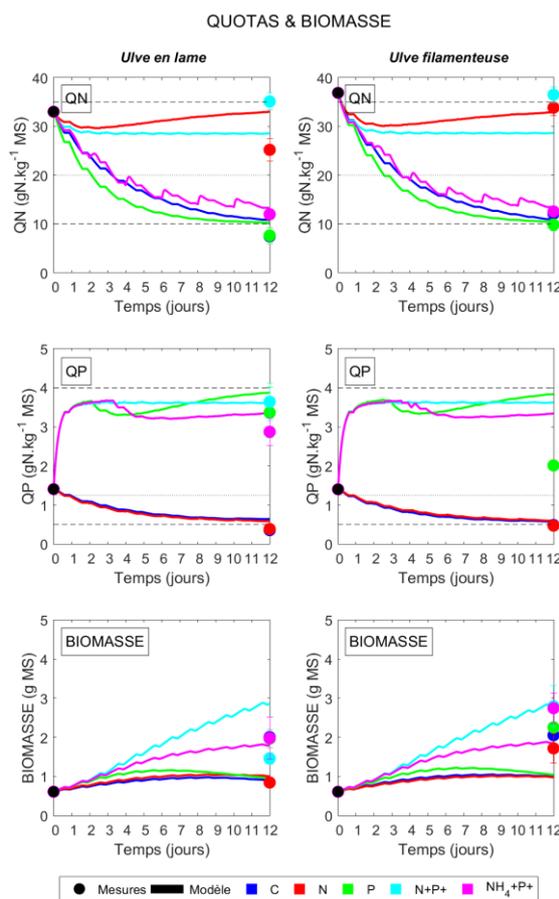


Figure 8: Quotas et biomasses mesurés (Point) et modélisés (Ligne) en fonction des différentes modalités des expérimentations écophysologiques.

2. Etudes CIMAV P3 2015, 2020 et CARMA

2.1. Contexte des trois études

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 exclusivement dédié au suivi des proliférations d'ulves (*Ulva* spp.), le CEVA a constaté et répertorié (photos, fiches de suivi terrain) l'apparition de nouvelles algues proliférantes coexistant avec les ulves ou se substituant à celles-ci (Tableau 1). Les premières proliférations massives ont tout d'abord été observées sur les baies de l'est des Côtes d'Armor (Baies de la Fresnaye et 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 la famille 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).



Tableau 1. Liste des principales espèces d'algues opportunistes autres que les ulves répertoriées sur le littoral breton

Genre/Espèce	Type	Observations terrain des proliférations
 <i>Cladophora</i> spp.	Verte filamenteuse	Ponctuellement en baie de Lancieux, de Binic et de Douarnenez
 <i>Ulvaria obscura</i>	Verte en lame	En baie de la Fresnaye de 2007 à 2009 puis de 2015 à 2020
 <i>Ectocarpus</i> spp.	Brunes filamenteuses	À l'est des Côtes d'Armor, en baies de Saint-Brieuc et de Douarnenez
 <i>Pylaiella littoralis</i>	Famille des <i>Ectocarpaceae</i> (appelées aussi Ectocarpales)	
 <i>Polysiphonia</i> sp.	Rouge filamenteuse	Episodiquement dans l'ensemble des baies
 <i>Falkenbergia</i> sp. / <i>Asparagopsis</i> sp.	Rouge filamenteuse	Dans l'anse de Dinan depuis plusieurs années et en baie de Douarnenez en 2017

Ces nouvelles algues proliférantes ne sont actuellement pas considérées dans le calcul de l'indice biologique « macroalgues opportunistes », pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). Dans le cas de *Pylaiella littoralis*, cela a eu pour conséquence d'avoir fait basculer en 2013 (années prises en compte 2008- 2013 soit 4 années sur 6 avec 0 ha d'ulves en baie de La Fresnaye) la masse d'eau Rance-Fresnaye (FRGC03) en bon état écologique malgré la présence de cette prolifération. Par ailleurs, il semblerait qu'*a minima* l'apparition de ces nouvelles espèces étende la période de prolifération algale sur le littoral breton. Une réflexion sur la nécessité ou non de prendre en considération d'autres algues opportunistes pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau avait été initiée dans le cadre de la convention ONEMA-CEVA 2014-2016 (CEVA, 2017) puis dans le cadre d'une action financée par l'Office Française de la Biodiversité visant à acquérir des connaissances complémentaires sur ces nouvelles algues opportunistes (DAOS ; CEVA 2019).

Les études écophysiologicals préliminaires (CIMAV P3 2012-2014 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 les proliférations de ces nouvelles espèces de macroalgues et la diminution des niveaux trophiques des baies. Néanmoins, l'absence d'informations concernant leurs capacités de croissance *in situ*, et les teneurs internes en azote et en phosphore leur étant nécessaires pour proliférer, a mis en évidence la nécessité de poursuivre leur caractérisation écophysiological par rapport aux ulves afin de pouvoir placer ces nouvelles proliférations dans un contexte d'amélioration de la qualité écologique des masses d'eau.

Dans ce contexte, trois projets ont été réalisés de 2015 à 2020 : les études CIMAV P3 menées en 2015 et 2020, et le projet CARMA de 2 ans (2018- 2020) (Figure 9).

Dans la continuité des études 2012-2014 du programme CIMAV P3, un suivi *in situ* de la croissance de l'algue brune *Pylaiella littoralis* a été réalisé au cours de la saison 2015 en baie de La Fresnaye (CIMAV P3 2015) ainsi qu'une mise au point des conditions optimales de culture en laboratoire. Ces premières étapes ont été réalisées dans le but de mener, dans le futur, des expérimentations écophysiological (détermination des quotas de subsistance Q_0 et critique Q_1) en conditions contrôlées sur cette espèce.



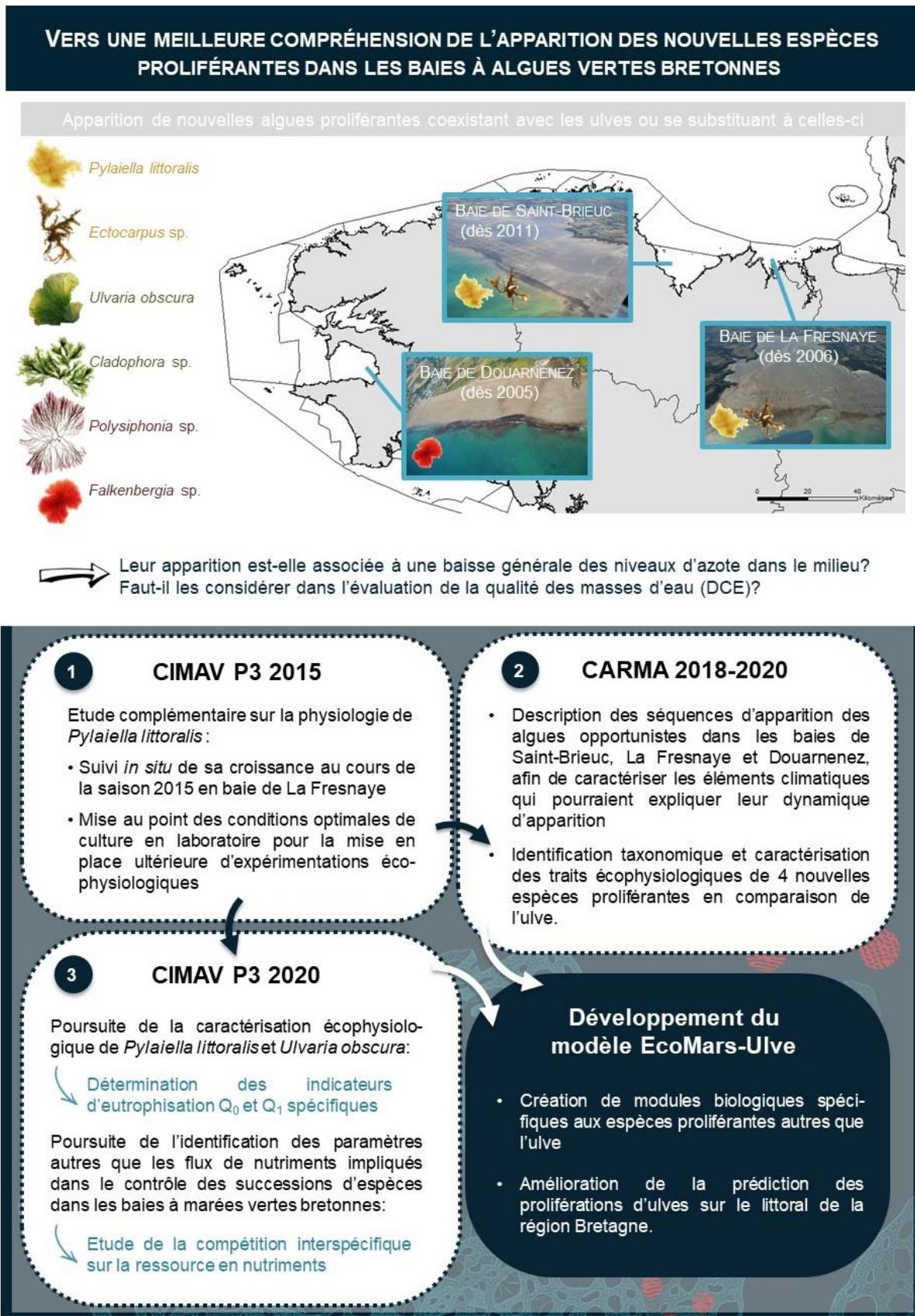
Le projet CARMA a permis d'élargir ces études écophysiologiques aux autres algues opportunistes proliférant sur le littoral breton (*Ulvaria* sp., *Cladophora* sp., *Polysiphonia* sp., *Ectocarpus* sp. et *Falkenbergia* sp.) et, plus précisément, d'apporter de nouveaux éléments de réponse concernant la dynamique de ces populations par rapport à l'espèce emblématique *Ulva* spp.

Dans le cadre du programme CIMAV P3 (2020), des expérimentations en conditions contrôlées ont été mises en œuvre pour affiner la caractérisation de deux espèces proliférantes « autres que l'ulve » particulières: *Ulvaria obscura* et *Pylaiella littoralis*, dont les successions avec l'algue verte *Ulva* sp. sont régulièrement observées en baies de Saint Brieuç, de La Fresnaye et de Douarnenez. Cette étude a ciblé (1) les phénomènes de compétitions inter-espèces sur la ressource en nutriments, qui pourraient jouer un rôle déterminant dans la dynamique de ces populations ; (2) ainsi que la caractérisation des quotas (azotés et phosphorés) de subsistance Q_0 et critique Q_1 spécifiques aux deux espèces (en continuité avec l'étude CIMAV P3 2015). À ce jour, ces indicateurs biochimiques sont uniquement établis pour *Ulva* sp. 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.

Ces trois projets ont pour objectif commun de développer le modèle Mars3D-Ulve (qui n'intègre initialement pas les nouvelles espèces proliférantes) par la mise au point de nouveaux modules biologiques spécifiques à ces espèces (e.g. *Pylaiella littoralis* et *Ulvaria obscura*) et aux compétitions inter-spécifiques ayant lieu entre *Ulva* sp. et ces dernières. La finalité, à terme, étant d'améliorer la prévision des proliférations d'ulves sur le littoral de la région Bretagne.



Figure 9. Représentation synthétique du 2^e groupe de projets visant à une meilleure compréhension de l'apparition des nouvelles espèces proliférantes dans les baies à algues vertes bretonnes





2.2. CIMAV P3 2015

> Objectifs et méthodologies

En 2015, l'objectif de l'étude CIMAV P3 était de poursuivre l'amélioration des connaissances sur le développement de l'algue brune filamenteuse *Pylaiella littoralis*. Deux types d'expérimentation ont été menés :

1. une **expérimentation *in situ***, visant à étudier les variations saisonnières et la dynamique de croissance de cette espèce en baie de la Fresnaye, en parallèle des algues vertes en présence (identifiées comme *Ulvaria obscura* en 2015). Pour cela, les algues ont été placées dans des sacs à mailles fines en trois points fixe de la baie et les biomasses algales ont été suivies à intervalle régulier (tous les 15 jours) de juillet à fin septembre (Figure 10).



Figure 10. Emplacement et photographie du dispositif expérimentale *in situ* mis en place en baie de La Fresnaye.

2. plusieurs **expérimentations en conditions contrôlées**, visant à lever un point de blocage lié à la culture de *P. littoralis* en milieu contrôlé, et envisager des expérimentations écophysiologiques plus poussées. Elles ont consisté à incuber cette algue dans plusieurs type d'eau de mer (artificielle, naturelle enrichie et non-enrichie) et, *via* le suivi de sa croissance, d'identifier le milieu de culture le plus approprié (Figure 11).

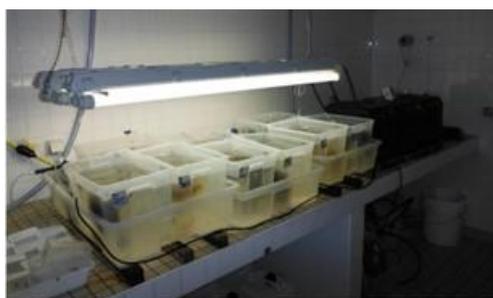


Figure 11. Dispositif expérimental de culture de *P.littoralis* en milieu contrôlé

> Resultats obtenus

Expérimentation *in situ*

- 1 | *P. littoralis* est capable de perdurer tout au long de l'année en baie de La Fresnaye, mais les conditions environnementales (notamment la lumière) et la compétition avec d'autres espèces opportunistes semblent être des facteurs influants pour son développement.
- 2 | Les conditions nutritionnelles du milieu semblent être le facteur principal contrôlant la dynamique d'*U. obscura* en baie de La Fresnaye.



Expérimentations en conditions contrôlées

- 1 | Le milieu de culture basé sur de l'eau de mer artificielle testée ne convient pas à la mise en culture de *P. littoralis*. L'eau de mer naturelle devra être utilisée pour les expérimentations futures.
- 2 | L'écophysiologie de *P. littoralis* semble varier selon la période de l'année. La mise en place de nouvelles expérimentations devra prendre en compte cette variation saisonnière.

2.3. CARMA

> Objectifs

Le projet CARMA avait trois grands objectifs :

1. Décrire les séquences d'apparition et la dynamique annuelle des différentes algues opportunistes dans les baies de Saint-Brieuc, de La Fresnaye et de Douarnenez, afin de caractériser les éléments climatiques qui pourraient expliquer ces séquences d'apparition.
2. Caractériser les traits écophysiologiques de chaque espèce afin de comprendre et d'expliquer l'apparition récente de ces proliférations et la dynamique de ces populations vis-à-vis de l'ulve,
3. Créer de nouveaux modules biologiques spécifiques aux espèces proliférantes autres que l'ulve, afin de les intégrer dans le modèle écologique Mars3D-Ulve.

> Méthodologie

Pour répondre au 1^{er} objectif, les données d'observation CEVA relatives aux proliférations d'algues autres que l'ulve (suivis sur les sites à marées vertes » ; programme Prolittoral (2002-2006) et réseaux DCE RCS et RCO (2007-2019)), ont été compilées et mises en parallèle avec les éléments climatiques d'intérêt (les précipitations (influant directement sur les apports terrigènes des principaux cours d'eau aux baies), la température de l'eau, l'ensoleillement, la fréquence et l'intensité de la houle hivernale).

Dans le cadre du 2^{ème} objectif, des expérimentations d'écophysiologie en conditions contrôlées ont été menées en laboratoire sur cinq espèces opportunistes (*Ectocarpus* sp., *Polysiphonia* sp., *Cladophora* sp., *Ulvaria* sp. et *Ulva* sp. comme espèce de référence) prélevées sur deux années consécutives (2018 et 2019) en baies de La Fresnaye et de Saint-Brieuc (Figure 12). Les expérimentations d'écophysiologie ont suivi la méthodologie décrite par Lotze et Schramm (2000), permettant d'étudier la dynamique nutritionnelle et de croissance des algues à court (de l'ordre de la minute ou de l'heure) et plus long terme (12 jours), en réponse à un apport de nutriments (cf. paragraphe 1.4 CIMAVP3 2018 « Méthodologie »). En amont de ces expérimentations, chaque espèce étudiée a été identifiée au moyen d'une analyse morphologique et moléculaire.



Figure 12. Localisations des prélèvements des cinq nouvelles algues opportunistes étudiées dans le projet CARMA, et photographies des expérimentations menées en conditions contrôlées en laboratoire.

> Resultats obtenus

Compilation des données historiques d'observation

- 1 L'apparition des proliférations des *Ectocarpaceae* (*Pylaiella littoralis*, *Ectocarpus* sp.) et de *Cladophora* sp. semble traduire une baisse générale des niveaux d'azote dans le milieu.
- 2 D'autres facteurs, autres que les concentrations en azote, semblent conditionner les proliférations de ces nouvelles algues opportunistes: la reconduction pluriannuelle du stock algal et l'évolution saisonnière de la température de l'eau et de l'ensoleillement.

Expérimentations d'écophysologie

- 1 Les algues brunes filamenteuses, *Pylaiella* sp. et *Ectocarpus* sp. et l'algue verte filamenteuse *Cladophora* sp. sont plus compétitives que les ulves à l'absorption en nitrates à de faibles concentrations dans le milieu, expliquant leur développement en cours de saison en parallèle du déclin des ulves.
- 2 *Ulvaria obscura* possède une dynamique nutritionnelle similaire à celles des ulves vis-à-vis du nitrate en conditions de mono-culture, expliquant son développement en début de saison, aux mêmes périodes que les ulves.
↳ Cela implique que la disparition des ulves en baie de La Fresnaye au profit d'*Ulvaria obscura* n'est pas directement corrélée à une diminution des niveaux d'azote dans le milieu, et que d'autres facteurs environnementaux doivent être impliqués.
- 3 Par rapport aux autres espèces opportunistes étudiées, *Polysiphonia* sp. est apparue moins compétitive à l'absorption en nutriments (nitrates, ammonium et phosphates) quel que soit le niveau de concentration dans le milieu, suggérant une stratégie de développement voire une niche écologique différente.
- 4 L'apparition des nouvelles algues opportunistes ne traduit pas toujours une amélioration de qualité des masses d'eau côtières étant donné leurs fortes capacités d'absorption en nutriments dans le milieu et leur aptitude à proliférer même à de forts niveaux de concentration en azote (en début de saison notamment).
↳ La prise en compte des espèces opportunistes « autres que les ulves » dans le calcul de l'indicateur biologique semble donc pertinente pour l'évaluation DCE de la qualité des masses d'eau côtières dans les baies bretonnes.



Modélisation

1

La modélisation des principaux processus bio-physico-chimiques impliqués dans la croissance des macro-algues à l'étude s'appuie sur des données de la littérature ou de résultats expérimentaux CEVA. Ces données sont généralement issues d'expériences menées selon des protocoles hétérogènes qui impliquent l'obtention de réponses très diverses. Par conséquent, cette dispersion de valeurs relatives aux paramètres clefs du modèle provoque en cascade une marge d'incertitude sur les résultats du modèle.

2

Il est donc nécessaire de disposer d'un jeu de données plus robuste et en particulier sur les espèces locales afin de pouvoir calibrer le modèle et à terme prédire une dynamique de croissance de ces nouvelles espèces. À titre d'information, l'intégration du module biologique « Ulves » dans le modèle MARS3D a nécessité de nombreuses années d'expérimentations et la production d'une base de données fiable permettant de simuler la croissance algale observée sur le littoral Grand Ouest. Le travail effectué dans ces programmes sur les espèces « autres que les ulves », constitue ainsi une première étape dans le processus d'intégration d'autres modules biologiques dans MARS3D-Ulve, mettant en lumière les lacunes dans le jeu de données actuels et actions à mettre en œuvre pour atteindre les objectifs fixés..

2.4. CIMAV P3 2020

> Objectifs

L'étude CIMAV P3 de 2020 avait trois objectifs :

1. Caractériser les quotas N et P de subsistance Q_0 et critique Q_1 spécifiques d'*Ulvaria obscura* et *Pylaiella littoralis*.
2. Caractériser les phénomènes de compétition potentiels sur la ressource en nutriments entre les deux « nouvelles » espèces proliférantes et *Ulva* sp.
3. Poursuivre la mise au point de modules biologiques spécifiques à *Pylaiella littoralis* et *Ulvaria obscura* engagée dans le projet CARMA.

> Méthodologie

Pour répondre au 1^{er} objectif, des expérimentations en conditions contrôlées ont été menées pour chaque espèce, et ont consisté à comparer le paramètre de croissance algale d'*U. obscura* et de *P. littoralis* en milieu enrichi et carencé en nutriments (N ou P). Des mesures journalières des concentrations internes (« quotas ») en N et P ont été 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.

Dans le cadre du 2^{ème} objectif, deux expérimentations distinctes ont été mises en place en conditions contrôlées (température, nutriments, lumière) afin d'étudier les compétitions d'espèces entre *Ulvaria obscura* vs *Ulva* sp. et entre *Pylaiella 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 leurs quotas N et P ainsi que de leur capacité photosynthétique (utilisé comme indicateur de l'état physiologique de l'algue).

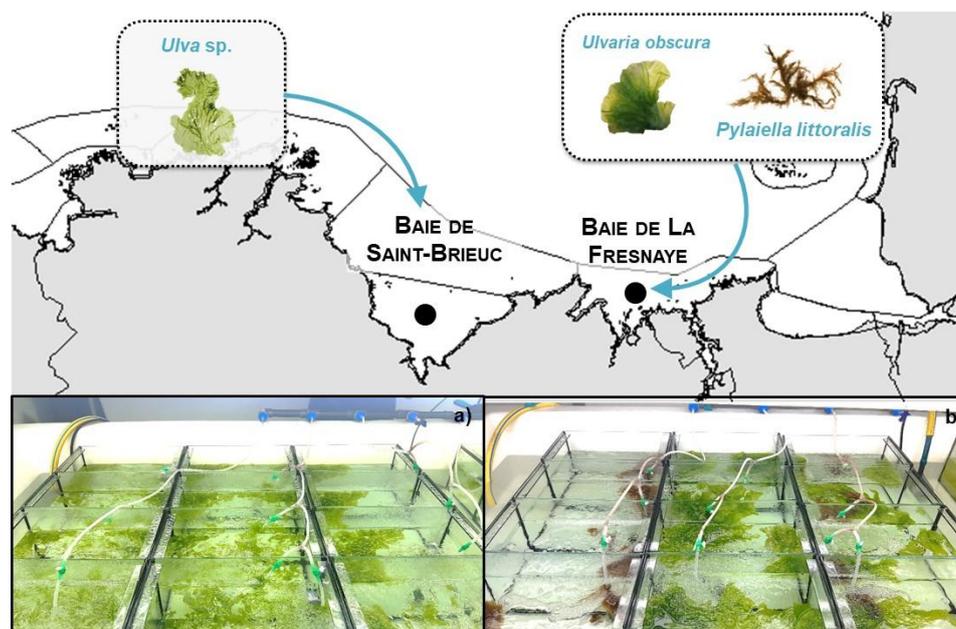


Figure 13. Localisation des prélèvements des trois algues de l'étude CIMAV P3 2019 et photographies des dispositifs expérimentaux mis en place en conditions contrôlées pour estimer les indices Q_0 et Q_1 d'*U. obscura* (a) et pour étudier la compétition inter-espèces entre *P. littoralis* et *Ulva* sp.. (b).

> Resultats obtenus

Estimation des Q_1 et Q_0 de *P. littoralis* et d'*U. obscura*

- 1 | 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 % MS et les Q_1P et Q_0P < 0,041 % MS.
- 2 | 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.

Expérimentation de compétition sur la ressource en nutriments entre *U. obscura* et *Ulva* sp.

- 1 | *U. obscura* et *Ulva* sp. ont montré des dynamiques nutritionnelles relativement similaires en conditions de mono-culture. Par ailleurs, en conditions de co-culture, ce sont les ulves qui ont atteint une plus forte biomasse algale à l'issue des 7 jours d'incubation.
- 2 | 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, et d'autres facteurs biotiques/abiotiques doivent par conséquent être impliqués dans la composition de ces proliférations saisonnières.

Expérimentation de compétition sur la ressource en nutriments entre *P. littoralis* et *Ulva* sp.

- 1 | En condition de fin de saison (*i.e.* faibles concentrations en nutriments dans le milieu), *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.
- 2 | 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 bretonnes résultent des faibles niveaux d'azote du milieu, plus favorables au développement de ces algues brunes filamenteuses qu'à celui des ulves.

Modélisation : L'étude est en cours de réalisation. Les résultats seront disponibles dans le rapport final

PARTIE 2 – PRINCIPALES CONCLUSIONS PAR THEMATIQUE D'ETUDES

Sur la base de la compilation des résultats réalisée en première partie, les différentes études ont été mises en perspectives les unes avec les autres pour faire émerger les principales conclusions tirées sur l'ensemble des projets CEVA selon trois thématiques d'étude.

1. Le fonctionnement écologique des marées vertes

1.1. Les caractéristiques physiologiques des ulves

Les études menées de 2015-2020 ont permis de consolider les connaissances concernant les caractéristiques physiologiques des ulves en termes de croissance et de dynamique nutritionnelle, et d'apporter de nouvelles informations essentielles à une meilleure compréhension du fonctionnement écologique des marées vertes en zone estuarienne.

- > Les ulves se caractérisent par de fortes capacités d'absorption et d'assimilation en nitrates et ammonium. En cohérence avec les résultats des précédentes études réalisées par le CEVA (Annexe), les vitesses maximales d'absorption en nitrates (de l'ordre de 50-200 $\mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) étant généralement plus faibles que celles en ammonium ($> 200 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$).
- > Les résultats des expérimentations d'écophysiologie sur les ulves de la vasière du Lédano et de la baie de Saint-Brieuc (IMPRO 2019-2022) ont montré que l'absorption en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) ne se limite pas à la période de lumière, et que l'immersion constitue la condition optimale pour l'assimilation des éléments nutritifs nécessaires à leur croissance.
- > Les ulves se caractérisent par de forts taux de croissance en conditions non-limitantes, l'azote présent dans le milieu (nitrates, ammonium) étant le premier facteur limitant leur croissance (CIMAV P3 2019 ; CARMA 2018-2020).
- > L'absorption en nutriments et les mécanismes de croissance des ulves sur les sites d'étude sont des processus dissociés dans le temps (IMPRO 2019-2022).
- > Le développement des ulves serait favorisé lorsqu'elles sont immergées dans l'eau de mer, leur capacité photosynthétique pouvant être altérée par les conditions d'émersion (impliquant de la dessiccation, des limitations en nutriments inorganiques essentiels).

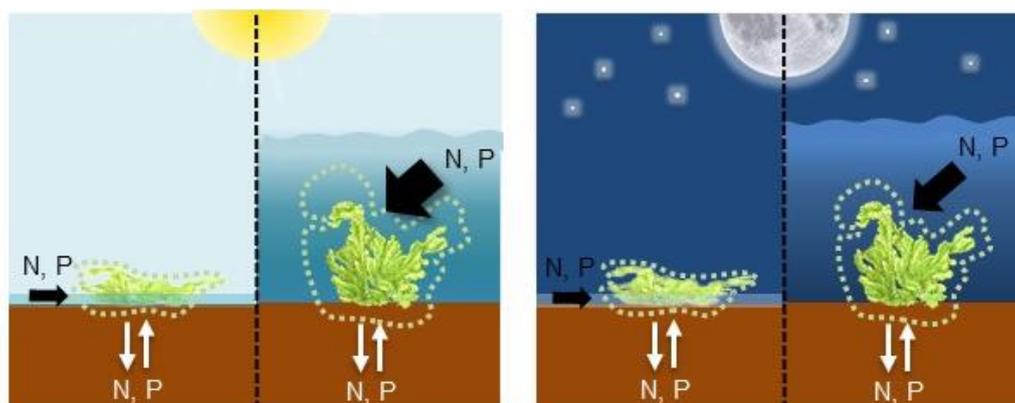


Figure 14. Comparaison des capacités d'absorption en nutriments (N, P) et de croissance des ulves en zone estuarienne selon la période de jour/de nuit et selon les conditions d'immersion/d'émersion imposées par le cycle de marée. Les flèches noires et blanches indiquent les flux de nutriments N et P issus respectivement de la colonne d'eau et du sédiment. La taille des flèches noires est proportionnelle à l'importance de l'absorption en nutriments.

Les pointillés verts illustrent l'importance relative de la croissance de l'algue. Les flux sédimentaires sont actuellement en cours d'évaluation (IMPRO).



1.2. Implications sur le fonctionnement des marées vertes en zone estuarienne

Absorption des nutriments par les ulves en zone estuarienne

D'après les résultats du projet IMPRO, les ulves en zone estuarienne absorbent principalement les nutriments dont elles ont besoin à marée haute, et ce, de jour comme de nuit. Leurs fortes vitesses d'absorption leur permettent d'assimiler rapidement les nutriments présents dans l'eau de mer dès que leurs thalles sont à nouveau ré-immersées par la marée montante. Toutefois, l'étude a montré que les ulves émergées sont capables d'absorber et d'assimiler, mais de manière plus limitée qu'en conditions d'immersion, des éléments azotés et phosphorés dans la fine pellicule d'eau de mer persistant à la surface du sédiment à marée basse. L'importance de la contribution sédimentaire à la croissance des algues vertes dépendra de l'intensité du relargage à l'interface du sédiment. Le programme IMPRO fournira prochainement ces informations clés, et apportera également des éléments de réponse sur la variabilité saisonnière des flux sédimentaires sur la vasière du Lédano.

La contribution sédimentaire à la croissance des ulves

Les études CIMAV P3 (2016-2018) ont mis en évidence l'effet positif du sédiment sur la croissance des algues sur la vasière du Lédano, en contribuant à l'apport d'azote et de phosphore nécessaire à leur développement. Néanmoins, dans les conditions testées, cet apport sédimentaire ne semble pas significatif pour déclencher, à lui-seul, les proliférations algales observées annuellement sur le site :

- > l'apport en azote aux algues n'a été perceptible que lorsque les concentrations en azote dans la colonne d'eau atteignaient de faibles niveaux. Ce constat suggère que, sur la vasière du Lédano, le sédiment ne constitue pas la source d'azote majeure responsable des proliférations d'ulves chaque année.
- > l'apport en phosphore aux algues a été mis en évidence sur toute la période de prolifération sur la vasière du Lédano, avec une intensification du relargage sédimentaire en phosphore dans la colonne d'eau de juin à septembre. Mais cet apport ne semble pas avoir d'impact significatif sur la croissance des ulves, suggérant que le phosphore ne constitue pas l'élément clé contrôlant l'intensité des proliférations saisonnières sur la vasière du Lédano

↘ L'azote d'origine terrigène présent dans la colonne d'eau en début de saison apparaît être le principal facteur déclencheur des marées vertes en zone estuarienne, tandis que l'apport d'origine sédimentaire participerait plutôt au maintien de la biomasse présente au cours de la saison, au moment où les teneurs en azote deviennent limitantes, notamment en arrière-saison des années de faibles flux azotés.

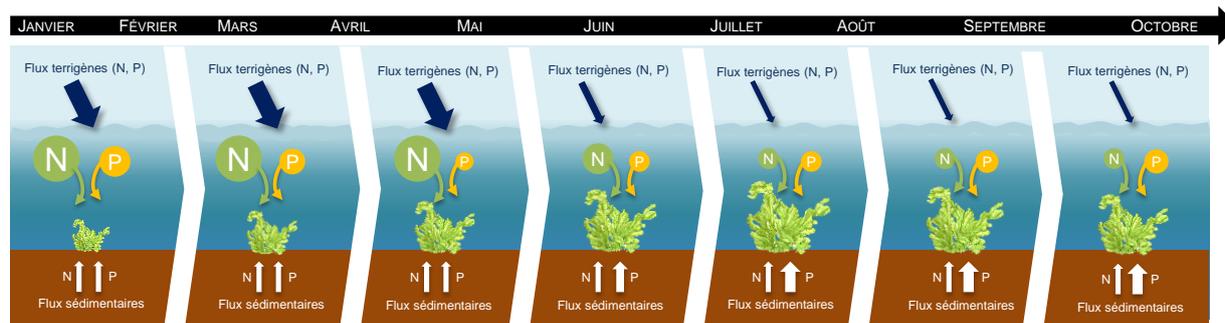


Figure 15. Représentation schématique de l'évolution saisonnière des flux de terrigènes, sédimentaires et des niveaux de concentrations en nutriments azotés (N) et phosphorés (P) dans la colonne d'eau en lien avec l'évolution saisonnière du développement des ulves en zone estuarienne au cours d'une saison de faibles flux azotés. Cette représentation est réalisée avec les données à disposition et hypothèses issues des études CEVA sur la vasière du Lédano. Elle sera prochainement mise à jour avec les données de flux sédimentaires mesurés dans le projet IMPRO.

Contrôle de la composition des biomasses d'algues vertes

En zone estuarienne, deux principales formes d'ulves (en lame et filamenteuse) dominent les blooms de macro-algues en proportions variables selon les sites. Sur la vasière du Lédano, la forme filamenteuse était globalement prépondérante sur la forme foliaire en termes de biomasse au cours de la saison 2019. Les expériences d'écophysiologie ont montré que ces deux formes étaient pourtant caractérisées par des croissances et des dynamiques nutritionnelles similaires dans les conditions contrôlées testées (CIMAV P3 2019). Deux implications peuvent être avancées à partir de ces résultats :

- > Les deux formes d'ulves correspondent à une même espèce possédant au moins deux morphologies différentes.
- > D'autres facteurs déterminants, encore non-identifiés et pouvant agir en interactions, contrôlent la composition des biomasses d'algues vertes sur la vasière du Lédano :

LES FACTEURS ABIOTIQUES	LES FACTEURS BIOTIQUES
<ul style="list-style-type: none">- la lumière- la température- la disponibilité en nutriments	<ul style="list-style-type: none">- le broutage sélectif par les herbivores- l'allélopathie²,- les cycles de développement saisonniers spécifiques aux algues- la morphologie des algues

La similarité des profils physiologiques des ulves en lame et filamenteuses (*i.e.* rapides absorption des nutriments et croissance ; caractéristiques des algues opportunistes) mise en évidence sur la vasière du Lédano indique que, sur ce site, il n'apparaît pas nécessaire de distinguer ces deux types d'ulves dans le calcul de l'indicateur biologique « bloom d'algues vertes opportunistes » pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau de transition dans le cadre de la DCE.

² Ensemble des interactions biochimiques entre deux ou plusieurs algues, pouvant avoir un impact sur leur physiologie (*e.g.* croissance, survie ou encore reproduction)



2. L'apparition des nouvelles algues proliférantes autres que les ulves

Les données d'observations *in situ* des proliférations ont été corrélées à l'évolution saisonnière et annuelle des facteurs environnementaux (éléments climatiques) ainsi qu'aux résultats de caractérisation des traits écophysologiques propres à ces espèces (issus des études CIMAV P3 2015, 2020 et CARMA 2018-2020, et études antérieures). Les conclusions suivantes sont proposées:

- > L'apparition des nouvelles espèces proliférantes est en partie associée à une baisse générale des niveaux d'azote, qui dans le cas de saisons « sèches » (caractérisées par de faibles apports terrigènes en azote sur la période de mai à septembre), induit de bas niveaux azotés dans le milieu au cours de la saison, moins favorables à la croissance des ulves. À ces bas niveaux d'azote, plusieurs espèces (Figure 16) sont plus compétitives à l'absorption en nitrates, ce qui va leur permettre de se développer et de limiter la croissance des ulves.
- > L'apparition des nouvelles espèces proliférantes est aussi contrôlée par des facteurs, autres que les niveaux d'azote, qui peuvent limiter la croissance des ulves en début de saison et favoriser le développement de ces nouvelles espèces : une température et un ensoleillement inférieurs à la moyenne saisonnière, un faible stock d'ulves présent en fin de printemps par rapport au stock d'une autre espèce, ou encore des interactions biologiques (*e.g.* l'allélopathie, prédation sélective).

↘ La substitution des ulves en baie de la Fresnaye depuis 2006 par de nouvelles algues proliférantes (principalement les *Ectocarpales* et *Ulvaria obscura*) semble avoir été initiée par ces facteurs, même si les années de faibles flux azotés ont probablement permis l'établissement de ces nouvelles proliférations. En 2006, la saison s'est caractérisée par un réchauffement printanier de l'eau de mer relativement tardif et par un faible stock d'ulves reconduit de la saison précédente ; ce qui a permis aux *Ectocarpales*, plus adaptées aux faibles températures et ensoleillement (Figure 16), de se développer avant les ulves. Dès 2007, les algues vertes *Ulvaria obscura* ont régulièrement proliféré en baie de La Fresnaye, aux périodes où les ulves étaient initialement observées. Etant donné qu'*Ulvaria obscura* et *Ulva* sp. ont des dynamiques nutritionnelles similaires vis-à-vis de l'azote, cela suggère que la disparition des ulves en baie de La Fresnaye au profit de cette espèce n'est pas corrélée à une diminution des niveaux d'azote dans le milieu, mais doit-être la conséquence d'autres facteurs biotiques ou abiotiques.

- > La Figure 16 ci-dessous synthétise les conditions dans lesquelles les nouvelles algues proliférantes apparaissent plus/moins compétitives à l'absorption en nutriments et à la croissance que les ulves:

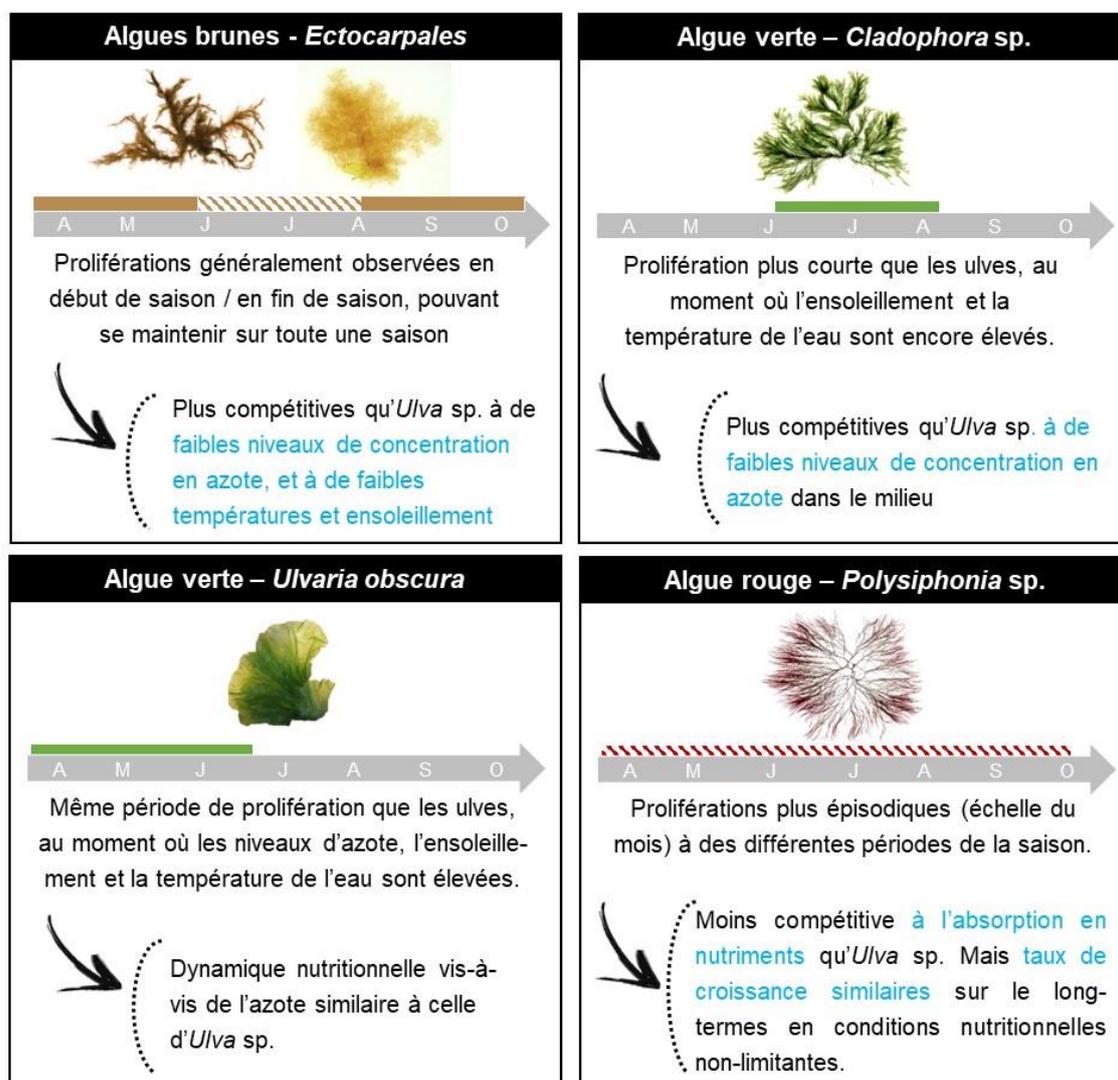


Figure 16. Périodes de prolifération des nouvelles algues étudiées généralement observées de 2002 à 2020 en baies de La Fresnaye, Saint-Brieuc et Douarnenez (indiquées au-dessus de la flèche grise sur laquelle est inscrite les initiales des mois de la saison productive d'avril à octobre) et identification des facteurs pouvant les mettre en compétition avec l'ulve en termes de croissance et d'absorption en nutriments.

> Etant donné que ces espèces présentent une forte capacité d'absorption en nutriments dans le milieu, et qu'elles prolifèrent même à de forts niveaux de concentration en azote, notamment en début de saison quand d'autres facteurs (*i.e.* température, stock d'ulves présents en début de saison) favorisent leur croissance au détriment des ulves, il est important de souligner que leur présence, ne traduit pas toujours une amélioration de la qualité des masses d'eau côtières. Par conséquent, la prise en compte des espèces opportunistes « autres que les ulves » dans le calcul de l'indicateur biologique semble pertinente pour l'évaluation DCE de la qualité des masses d'eau côtières.

Dans cette optique, l'étude CIMAV P3 2020 avait pour but d'évaluer les quotas critique (Q_0) et de subsistance (Q_1) spécifiques à *U. obscura* et *P. littoralis*. Ces indicateurs sont actuellement utilisés pour *Ulva* sp. ($Q_1N = 2\%$ MS, $Q_0N = 1\%$ MS, $Q_1P = 0,125\%$ MS et $Q_0P = 0,05\%$ MS) uniquement, pour mesurer le niveau d'eutrophisation des différents sites suivis dans le cadre du Plan de Lutte contre les Marées Vertes (PLAV2 2017-2021). La prise en compte de ces nouvelles espèces pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau implique donc une meilleure connaissance de ces indicateurs pour chacune d'entre-elles. 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 les Q_1P et $Q_0P < 0,041\%$ MS. En revanche, l'évaluation des indices de *P. littoralis* n'a pu être réalisée à cause du déclenchement de la



reproduction des thalles, probablement provoqué par les conditions nutritives de l'expérimentation ou dû au cycle biologique des algues prélevées.

3. Opérationnalisation du modèle Mars3D-Ulve

Depuis 2006 le CEVA mène des travaux de modélisation de la croissance des ulves, couplés à un modèle hydrodynamique permettant de prendre en compte l'advection-dispersion des nutriments dans les différentes baies à algues vertes bretonnes.

Au cours d'améliorations successives, le modèle s'est doté d'une nouvelle dimension de calcul (dimension verticale) permettant une meilleure prise en compte des processus physiques, chimiques et biologiques. Outre cette nouvelle dimension, de nombreuses améliorations du module biologique « Ulve » ont pu être réalisées à partir des résultats des expérimentations écophysiologiques menées par le CEVA. L'apport de ces résultats d'expérimentation, conjointement à l'apport des nombreuses données historiques des suivis « marées vertes », font aujourd'hui du modèle MARSD3-Ulve un modèle performant et robuste quant à la simulation des profilations algales (d'algues vertes de type *Ulva*) en milieu côtier.

Il en fait également un outil précieux dans l'évaluation des objectifs de qualité des masses d'eau côtières pour la composante « nitrate » des bassins versants et dans l'évaluation des contributions des différentes sources d'azote d'une baie à la croissance algale.

Le Tableau 2 présente les différentes études réalisées en ce sens depuis 2006.

Cependant la diversité des processus modélisés (processus hydrodynamiques, thermodynamiques, chimiques, biologiques, sédimentaires...) en font un modèle complexe qui n'est pas aisé à mettre en œuvre et peut être gourmand en terme de temps de calcul et de préparation de données d'entrées.

Afin de s'affranchir de cette étape chronophage, le modèle a été réadapté en langage Matlab afin de pouvoir tester très rapidement, différents jeux de paramètres du module de croissance algale en s'affranchissant des processus hydrodynamiques dans les trois dimensions et en faire donc un modèle 0D, adapté aux expérimentations en laboratoire.

Voici listées ci-après, les différentes améliorations apportées depuis 2006 au modèle Ulve initial, principalement par les observations terrain et les expérimentations écophysiologiques:

- Ajustement sur la base de mesures et de données bibliographiques d'une **évolution saisonnière des capacités de pompage des sels nutritifs par les ulves** pour permettre une évolution des quotas simulés conforme aux mesures terrain,
- Amélioration de la **formulation du taux de croissance instantané** et ajustement de ce dernier pour obtenir des valeurs moyennes journalières et saisonnières cohérentes avec celles mesurées *in situ* par le CEVA,
- Modification de la formulation de **l'effet limitant de la température** (formulation de Thornton et Lessen, 1978),
- **Restriction de la période de simulation d'avril à septembre** de façon à ne pas modéliser les processus hivernaux et automnaux très fortement turbulents et dont la modélisation est impossible dans l'état actuel des connaissances,
- Initialisation de la **biomasse initiale sur la base des cartographies** issues du suivi surfacique engagé par le CEVA depuis 2002. Le stock initial de début de saison (typiquement début avril) est proche des mesures terrain,



- Poursuite des **processus biologiques en phase émergée** (prise en compte de la dégradation des ulves par le phénomène de dessiccation, pompage des quotas en azote et phosphore ...) sur la base des résultats des expérimentations écophysiologicals du programme IMPRO,
- Développement sous EcoMars-Ulve d'un module permettant de **tracer automatiquement l'azote dissous avec possibilité de tracer les apports océaniques**,
- **Abandon du module de transport Ifremer** (représenté par le compartiment « ulves en suspension ») du fait de son incapacité, en particulier sur les systèmes dynamiques ouverts telles les baies ouvertes de Bretagne nord, à auto-organiser les ulves de façon réaliste sur la zone d'estran. Ce module de transport basé sur les formulations de Parthéniades (1965) et de Krone (1962) éjecte rapidement les algues en haut d'estran où elles ne sont plus reprises et ne parvient donc pas à les maintenir sur la zone de balancement des marées,
- Introduction d'un **relargage sédimentaire en NO_3 , NH_4 et PO_4** sur la base de données de mesures avec la possibilité de tracer l'azote issu du sédiment dans les tissus de l'ulve,
- Prise en compte de **données de mesures locales pour la constitution des données de forçage à la limite marine** en température, salinité, nitrates, ammonium et phosphates dissous,
- **Passage dans la biologie un pas de temps sur deux** : gain de temps important dans la durée des simulations sans dégradation des résultats,
- **Développement de la capacité du modèle à lancer plusieurs simulations en parallèle** : gain de temps pour tester plusieurs scénarios de flux sur une même année.

Le schéma ci-dessous présente les différentes variables d'état, paramètres et processus pris en compte par le modèle hydrodynamique MARS3D couplé au modèle biochimique de croissance des ulves. L'ensemble des équations et des paramètres du modèle biochimique a fait l'objet d'une publication dans *Journal of Marine Systems* (Perrot *et al.* 2014). Le modèle hydrodynamique calcule l'advection des nutriments, dont les concentrations sont nécessaires pour simuler la croissance des ulves.

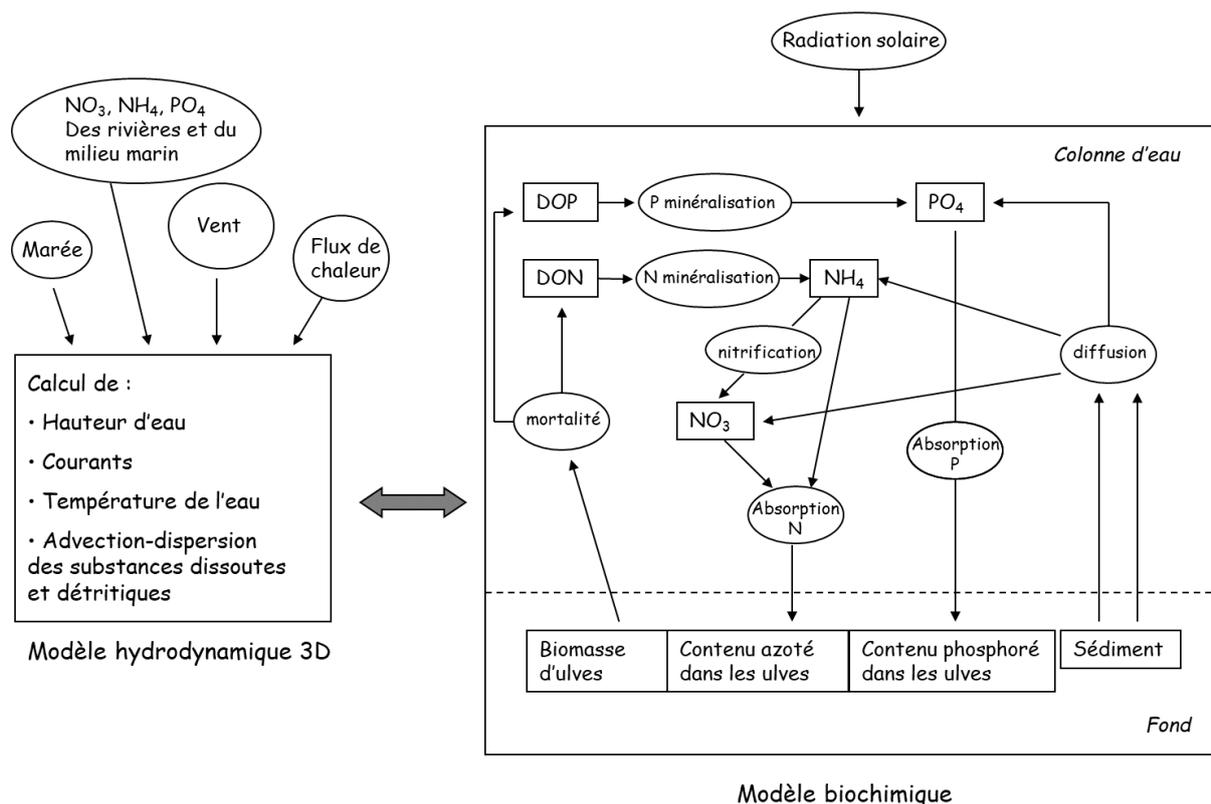


Figure 17 : Schéma conceptuel du modèle MARS3D-Ulve.



Tableau 2: Tableau de synthèse des différentes applications du modèle MARS-Ulve sur les baies du littoral français dites à « algues vertes » depuis 2006

Secteur concerné (année hydrologique concernée)	Version du modèle MARS-Ulve	Concentration moyenne en NO ₃ des cours d'eau pondéré par le flux de mai à septembre pour l'année simulée (mg.l ⁻¹)	Concentration déterminée par le modèle (mg.l ⁻¹)	Abattement correspondant sur les flux	Principales sources d'azote responsables de la marée verte	Année de réalisation de l'étude
			(Objectif = biomasse/2) ⁽³⁾	(Objectif = Biomasse /2) ⁽³⁾		
Baie de St Brieuc (2002)	2D	23	5-10 ⁽¹⁾	60-80 %	Gouet (58 %) – Gouessant (22 %) - Urne (10 %)	2006
Baie de la Forêt (2004)	2D	32	5-10 ⁽¹⁾	70-80 %	Moros/Styval (29 %) – St Laurent (21 %) – Minaouet (14 %)	2006
Baie de la Fresnaye (2004)	2D	47	15-20 ⁽²⁾	60-70 %	Frémur (56 %)	2008
Baie de Guisseny (2005)	2D	56	10-15 ⁽²⁾	70-80 %	Quillimadec (76 %)	2008
Baie de Douarnenez (2005)	2D	39	10-15 ⁽²⁾	60-70 %	Lapic (24 %) - Ris (20 %) - Port Rhu (13 %) - Kerharo (10 %)	2009
Estuaire du Blavet (2009)	2D	25	5 - 10 ⁽²⁾	60-80 %	Blavet (57 %) - Scorff/Scave (27 %)	2009
Baie de Lannion (2005)	2D	34	5-10 ⁽²⁾	60-70 %	Yar (31 %) - Douron (27 %) - Roscoat (14 %)	2010
Baie de Lannion (2005)	3D	34	10-15 ⁽²⁾	40-60 %	Yar (32 %) - Douron (31 %) - Roscoat (13 %)	2010
Estuaire du Blavet (2009)	3D	25	5-10 ⁽²⁾	60 -80 %	Blavet (69 %) - Scorff/Scave (17 %)	2010
Baie de St Brieuc (2009-2010)	3D	24 ⁽⁴⁾	10-15 ⁽²⁾	40-60 %	Sur 2009 : Gouet (29 %) – Gouessant (26 %) - Urne (12 %)	2011



Ria d'Etel (2008 - 2010)	3D	30 ⁽⁴⁾	5-10 ⁽²⁾	60-70 %	Sur 2008 : Demi-Ville (26 %) - Pont Roch (21 %) - Sédiment (18 %)	2011
Ile d'Oleron (2009)	3D	21	/	/	Charente (74%) – Gironde (22%)	2012
Ria d'Etel (2008 - 2010)	ECO -MARS3D	30 ⁽⁴⁾	10-15	50-60%	/	2013
Baie de la Fresnaye (2012-2013)	0D+3D	/	/	/	/	2015
Golfe du Morbihan (2012)	ECO-MARS3D	10	/	/	Apports Locaux (56%) - Loire (18%)-- Limite marine (10%)	2016
Golfe du Morbihan (2015)	ECO-MARS3D	11	Scérarios complexes	/	Apports Locaux (40%) – Loire (27%)-Limite marine (13%)	2017
Baie de Saint Brieuc (2008 à 2018)	ECO-MARS3D	21.5	Scénarios TNT2	/	/	2020



PARTIE 3 – VERROUS SCIENTIFIQUES ET TECHNOLOGIQUES, NOUVELLES PISTES DE RECHERCHE

Les huit études menées de 2015-2020 ont ainsi permis de progresser sur la compréhension du fonctionnement écologique des marées vertes, notamment en zone estuarienne, et d'apporter de nouvelles informations sur les raisons de l'apparition des nouvelles algues proliférantes sur les baies à algues vertes bretonnes. Elles ont également pu mettre en perspective la nécessité de poursuivre les investigations pour arriver à une meilleure compréhension du fonctionnement des proliférations de macro-algues (ulves et autres algues opportunistes) sur le littoral breton et à la mise en place d'une gestion adaptée par les collectivités locales et gestionnaires de l'eau. En ce sens, les nouvelles voies d'investigation vers lesquelles orienter les futures études d'écophysiologie et de modélisation et les limites associées aux acquis scientifiques sont présentées dans cette troisième partie. Les nouvelles voies d'investigation identifiées ont été synthétisées dans le Tableau 3 et ont été classées selon un ordre de priorisation par le CEVA.

1. Compréhension du fonctionnement des marées vertes

1.1. Evaluation de la contribution sédimentaire au soutien des marées vertes à une échelle régionale.

Afin de répondre à la Disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021 et appuyer les SAGES (Schémas d'Aménagement et de Gestion des Eaux) dans la mise en œuvre de plans de gestion en vue de réduire les marées vertes, les études écophysiologiques menées sur l'ulve sur la période 2015-2020 ciblaient plus particulièrement la zone estuarienne et le rôle du sédiment dans l'alimentation des marées vertes. La majorité de ces études ont été conduites sur la vasière du Lédano et un travail de transfert à l'ensemble des sites à marées vertes des zones estuariennes s'impose aujourd'hui. Dans ce cadre, en plus des informations sur la variabilité saisonnière des flux sédimentaires en azote et phosphore au niveau de la vasière du Lédano (Axe2), le programme IMPRO fournira prochainement (Axe 1) des données sur la variabilité spatiale de ces flux à l'échelle des vasières bretonnes (incluant celles concernées par la disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne).

Ces données pourraient permettre d'établir une cartographie des sites « vasières » avec, d'une part les sites comparables à la vasière du Lédano (en termes de flux sédimentaires en azote et phosphore) et d'autre part, les sites contrastés nécessitant des investigations approfondies sur la nature de la variabilité inter-site.

De plus, ce travail a également pour finalité la consolidation du jeu de données dédié à la calibration du modèle biologique MARS3D-Ulve. **En effet, le déploiement du modèle à d'autres sites de vasières contribuant au déclassement des masses d'eau au titre des marées vertes (comme précédemment réalisé par le CEVA au niveau du Golfe du Morbihan, rade de Lorient et Ria d'Étel) reste l'objectif ultime pour guider les gestionnaires à la mise en œuvre de mesures adaptées aux zones concernées.**

1.2. Détection et quantification des vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes dans les baies à « marée verte »

Ces dernières années, les études écophysiologiques ont ciblé l'impact des concentrations en nutriments ou de la présence/absence de sédiment sur la dynamique nutritionnelle et de croissance des ulves. Les résultats obtenus ont mis en évidence que la formation des marées vertes saisonnières était également dépendante d'autres facteurs biotiques et abiotiques, dont notamment les stocks d'ulves résiduels présents en sortie d'hiver. Ces stocks peuvent être issus de la marée verte de la saison précédente du même secteur, ou peuvent être transportés d'un autre site par la circulation marine. Avec l'amélioration des conditions de lumière en fin d'hiver, ces stocks hivernaux permettent un démarrage précoce des



proliférations dès lors que les conditions environnementales (température, lumière et nutriments) sont optimales pour leur croissance, puis l'accumulation d'un maximum de biomasse avant la période de limitation par l'azote. Afin d'anticiper l'intensité des marées vertes annuelles sur le littoral breton, l'importance des stocks résiduels hivernaux est aujourd'hui évaluée en considérant la taille de la prolifération d'algues vertes de la saison précédente ainsi que le caractère dispersif de l'hiver (*via* les données annuelles de houles de novembre à février ; données Windguru-Lannion). Nous détenons donc peu d'informations précises sur les vecteurs de reconduction des proliférations et notamment dans les baies à algues vertes bretonnes, ni même sur la forme sous laquelle ils se présentent. Les micro-propagules d'ulves, capables de survivre aux conditions hivernales, pourraient notamment constituer une source de cellules algales capables de se développer dès que les conditions saisonnières de température et de lumière deviennent favorables au printemps. Le rôle de ces micro-propagules dans la formation des marées vertes a en effet pu être mis en évidence dans les eaux côtières de Chine (*e.g.* Mer Jaune, Mer de Bohai), où des proliférations massives d'*Ulva prolifera* ont été régulièrement observées ces dernières années (Gao *et al.* 2010; Han *et al.* 2019; Fan *et al.* 2015; He *et al.* 2019). **La mise en place d'expérimentations visant à détecter et quantifier ces « vecteurs » en saison hivernale serait donc d'intérêt pour arriver à une meilleure compréhension du phénomène et à une meilleure gestion en amont.** Les propagules d'ulves sont-elles endémiques des baies dans lesquelles elles prolifèrent ou proviennent-elles de sites éloignés acheminées par les courants ? Le recours aux techniques de biologie moléculaire serait indispensable afin de discriminer les populations endémiques des populations invasives (Zhao *et al.* 2018).

1.3. Quantification de l'apport en nutriments issu de la dégradation des dépôts algaux.

L'évaluation des contributions sédimentaires et terrigènes à l'apport de nutriments azotés et phosphorés aux ulves a été ciblée ces dernières années pour comprendre le fonctionnement des marées vertes sur le littoral breton et développer le modèle biologique MARS3D-Ulve. Or on ignore encore quelle est l'importance de la contribution organique associée à la dégradation des ulves en fin de cycle. Zhang *et al.* (2020) ont en effet montré que la décomposition d'*Ulva prolifera*, algue responsable de proliférations massives en Mer Jaune, engendrait un relargage d'ammonium et d'azote organique dissous en quantités considérables dans le milieu, et que le cycle bloom-déclin de ces algues avait un impact sur les stocks de nutriments azotés à l'échelle locale. Les flux d'azote et de phosphore organiques détritiques ainsi que la reminéralisation de cette matière sont actuellement pris en compte dans le modèle EcoMars-Ulve, mais la fixation des paramètres utilisés pour modéliser ces processus est basée sur des données bibliographiques. **Ces paramètres pouvant différer des valeurs réellement rencontrées dans les baies bretonnes, une meilleure calibration du modèle nécessiterait de quantifier le relargage de matière organique et de sa reminéralisation au cours du cycle biologique de l'ulve.**

De plus, cette étude permettrait d'évaluer l'importance de la contribution de la biomasse algale aux stocks d'azote du milieu et ainsi de disposer des données à destination des gestionnaires en charge notamment de la mise en place et de l'orientation des stratégies de ramassage sur le littoral breton.

2. Origine du changement d'espèces dans les baies à marée verte bretonnes

Les expérimentations réalisées ces 5 dernières années ont pu confirmer le lien entre l'apparition des nouvelles algues opportunistes et la diminution générale des niveaux azotés du milieu. Néanmoins, leurs caractéristiques d'algues opportunistes et le fait qu'elles prolifèrent à des périodes de la saison où les concentrations en nutriments sont élevées, suggèrent que leur présence ne traduit pas toujours une amélioration de la qualité des masses d'eau côtières. L'identification des facteurs, autres que les niveaux d'azote, responsables de ces nouvelles proliférations représente donc une voie d'investigation à poursuivre pour comprendre la dynamique de développement de ces algues opportunistes en parallèle



de celle des ulves. L'origine de la disparition des ulves en baie de La Fresnaye au profit des proliférations d'*Ulvaria obscura* reste notamment à élucider.

2.1. Identification des facteurs contrôlant des successions saisonnières d'algues opportunistes observées dans les baies à marée verte bretonnes.

Outre les facteurs de température et de luminosité de début de saison qui, en-dessous de la moyenne saisonnière, peuvent favoriser la croissance des nouvelles espèces proliférantes (e.g. *Ectocarpales*) à celle des ulves, la composition du stock de reconduction présent en fin d'hiver ainsi que les interactions biologiques représentent des pistes à investiguer.

- La composition du stock de reconduction : comme décrit plus haut, le stock d'algues résiduel présent en début de saison peut permettre une anticipation du développement des algues en présence, leur permettant d'établir une biomasse prête à proliférer dès l'installation des conditions printanières favorables au bloom saisonnier. La composition de ce bloom saisonnier sera de fait dépendant des espèces présentes en sortie d'hiver, ainsi que de l'importance du stock de chaque espèce.
- Les interactions allélopathiques : les deux algues *Ulvaria obscura* et *Falkenbergia* (premier stade cellulaire de l'algue *Asparagopsis*) sont connues pour produire des composés allélopathiques, c'est-à-dire pouvant impacter la physiologie d'autres organismes présents dans le milieu (van Alstyne *et al.* 2011 ; Silva *et al.* 2020). Cette guerre biologique n'est donc pas à écarter, notamment pour expliquer le maintien des proliférations d'*Ulvaria obscura* en baie de La Fresnaye depuis plusieurs années, ou les développements massifs de *Falkenbergia* dans l'Anse de Dinan et dans la baie de Douarnenez. La détection de ces composés dans l'eau de mer constituerait une première piste d'investigation.
- La prédation sélective : les populations d'algues peuvent être contrôlées par le maillon trophique supérieur que constitue les herbivores. Ainsi, selon la composition de cette communauté dans le milieu, des préférences alimentaires peuvent se dessiner et favoriser la croissance d'une espèce de macro-algues moins impactée par le broutage qu'une autre. L'existence de cette prédation sélective avait été mise en évidence pour l'isopode *Idotea baltica*, présent en abondance en baie de La Fresnaye, dans le cadre du programme CIMAV P3 2008.

2.2. Evaluer les indices d'eutrophisation des « nouvelles » algues proliférantes

Les études écophysiological menées par le CEVA (cf Partie 2 § 2) ont démontré la pertinence d'intégrer les nouvelles algues opportunistes observées dans les baies à « marée verte » dans le calcul de l'indicateur biologique pour l'évaluation DCE de la qualité des masses d'eau côtières. Ainsi il apparaît primordial de définir les indices Q_0 et Q_1 de chaque nouvelle algue proliférante, afin de disposer d'un indicateur d'eutrophisation relatif à chaque espèce en présence dans les sites sensibles aux marées vertes (PLAV2 2017-2021, suivis DCE).

2.3. Caractérisation de l'algue rouge proliférante *Falkenbergia* sp.

Des proliférations de l'algue rouge *Falkenbergia*, correspondant au stade tetrasporophyte d'*Asparagopsis armata*, sont rapportées depuis plusieurs années dans l'anse de Dinan et, plus récemment en baie de Douarnenez en période estivale. Bien qu'identifiée comme espèce d'intérêt dans le programme CARMA pour en déterminer les caractéristiques écophysiological (croissance, dynamique nutritionnelle), cette algue n'a pu être acclimatée en culture suite à la dégradation rapide des thalles quelques heures après leur prélèvement *in situ*. Cette première expérience a mis en évidence la nécessité de développer, pour cette espèce en particulier, un protocole spécifique tenant compte notamment du relargage de composés halogénés (phytotoxiques) dans le milieu qui pourrait être responsable des processus de nécrose observé lors des expérimentations CARMA. Bien que son



apparition reste très localisée, cette espèce d'algue rouge figure parmi les « algues opportunistes autres que les ulves » succédant aux ulves dans les baies à « marée verte ».

3. Impacts du changement climatique global sur la dynamique saisonnière des proliférations algales dans les baies à algues vertes bretonnes.

Dans le contexte du changement climatique, la dynamique saisonnière des populations algales sur les baies à algues vertes bretonnes est susceptible d'évoluer avec la modification des conditions environnementales telles que la température et le pH des eaux de surface (Gao *et al.* 2017; Charria *et al.* 2020; Chen *et al.* 2020). Sur la période s'étendant de 1992 à 2012, Gallon *et al.* (2014) ont observé une modification des assemblages des algues intertidales du littoral breton, en lien avec l'évolution de trois paramètres environnementaux (*i.e.* température des eaux de surface, concentrations de la chlorophylle a et de la matière inorganique en suspension). Cependant, l'impact du changement climatique sur la composition et la dynamique des proliférations d'algues opportunistes n'a, à ce jour, jamais été documenté à l'échelle locale, en région Bretagne. Dans l'objectif d'anticiper les problématiques environnementales auxquelles seront confrontés les gestionnaires dans un futur proche, il semble pourtant indispensable d'évaluer la capacité des différentes espèces à proliférer et d'identifier les « gagnants »/« perdants » des prochaines décennies.

Les prévisions réalisées à l'échelle globale (Bartsch, 2012; IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014) annoncent d'ici à 2100 une augmentation de la température de l'air, qui s'accompagnera notamment d'un réchauffement des eaux de surface (de plus de 4°C), de leur acidification (atteinte d'un pH de 7,7) ainsi que d'une modification du cycle de l'eau (*e.g.* précipitations, évaporation de l'eau). Des changements dans l'intensité des flux terrigènes aux systèmes côtiers sont de fait à prévoir, avec des conséquences potentielles sur les niveaux d'eutrophisation des milieux littoraux (Tréguer *et al.* 2014; Kambey *et al.* 2020). Néanmoins, au vu de la diversité des environnements côtiers de la région Bretagne (apports terrigènes, hydrodynamisme, géomorphologie, forçages météorologiques), il est attendu que ces tendances soient beaucoup plus variables à l'échelle locale (Tréguer *et al.* 2014 ; Thèse SBR, Gac 2021).

Afin d'anticiper l'évolution des proliférations d'algues opportunistes sur les baies à marée verte bretonnes, il nous semble nécessaire, dans un premier temps, **de définir localement les tendances d'évolution des paramètres environnementaux contrôlant la dynamique des blooms saisonniers** (*e.g.* température et pH de l'eau de mer, pluviométrie/apport des cours d'eau) en se basant sur des études récentes ou en cours (*e.g.* Thèse SBR, Gac 2021 ; études Météo France). Dans un second temps, , il convient de **caractériser la réponse des espèces proliférantes aux changements environnementaux attendus**, par la mise en place d'expérimentations en conditions contrôlées.

4. Les développements technologiques envisagés

4.1. L'outil moléculaire

Le CEVA a doré et déjà amorcé le développement de l'approche moléculaire en se rapprochant des centres techniques du réseau ActFood Bretagne dont il est membre (montage d'un projet Tremplin Carnot sur l'exploration / exploitation du métabarcoding). Sur la thématique des « marées vertes », l'outil moléculaire a été identifié comme un outil d'avenir en plein essor (Zhao *et al.* 2018). Cet outil permettrait en effet de mettre à disposition une « carte génétique » des marées vertes, mettant en lumière des sites connectés par des mouvements de populations intersites ou au contraire des sites isolés. Couplé à une caractérisation écophysiological, cet outil moléculaire pourrait également



permettre d'identifier les populations d'ulves les plus propices au développement de marées vertes, et par conséquent de mettre en place des programmes de gestion du littoral priorisant des méthodes curatives coordonnées (e.g. ramassages intercommunaux sur les « points chauds » de prolifération).

4.2. Le développement du Diving PAM.

Depuis 2019, le CEVA a fait l'acquisition d'un équipement innovant, le fluorimètre Diving PAM, capable de suivre en temps réel, l'état physiologique des macro-algues en laboratoire ou directement sur le terrain. Au-delà d'un suivi approfondi de l'écophysiologie des algues, le CEVA ambitionne d'évaluer le niveau d'eutrophisation d'un site grâce à cet outil. En effet, une corrélation entre les paramètres photosynthétiques, la croissance de l'algue et son contenu tissulaire en azote apparaît comme une première piste à explorer.

4.3. L'outil isotopique

L'utilisation de l'outil isotopique apparaît comme un bon candidat pour tracer les flux de nutriments entre le compartiment biologique et le milieu. La mesure de la signature isotopique de l'azote dans les tissus algaux a notamment été utilisé avec succès en baie de Seine pour tracer et discriminer les sources d'azote naturelles et anthropiques (Lemesle, 2015).

Dans le contexte de compréhension du processus des « marées vertes » cet outil pourrait notamment être utilisé pour quantifier l'apport en nutriments issu de la dégradation des ulves et recyclé dans le milieu, comme détaillé plus haut dans le point 1.3 (Zhang *et al.* 2020).

5. Le développement du modèle

Les expérimentations écophysiologiques, alimentent continuellement le modèle en nouvelles données essentielles à sa validation et à sa calibration, permettant d'obtenir de plus fiables prédictions et une meilleure compréhension des proliférations dans les baies à algues vertes. Il est cependant nécessaire de continuer à améliorer cette compréhension afin de rendre compte notamment de l'évolution des espèces en présence.

5.1. Détermination de jeux de paramètres écophysiologiques spécifiques

Historiquement, les études se sont focalisées sur la macro-algue majoritairement responsable de ces proliférations, à savoir l'algue verte de type *Ulva*. Cependant, ces dernières années, les suivis de terrain ont mis en évidence de nouvelles espèces d'algues opportunistes, dont les proliférations succèdent ou remplacent celles de l'ulve, l'algue emblématique des marées vertes.

La caractérisation écophysiologique de ces nouvelles espèces est, de ce fait, devenue un des enjeux essentiels afin de déterminer les paramètres contrôlant la dynamique de croissance de ces nouvelles espèces et ainsi rendre possible la prédiction de leur prolifération par l'implémentation du modèle MARS3D-Ulve.

Après plusieurs années de travaux conjoints, combinant expérimentations en laboratoire et travaux mathématiques de validation / calibration, l'intégration de paramètres écophysiologiques propres à *Ulva* dans le modèle Mars3D-Ulve permet aujourd'hui de proposer un prévisionnel des échouages attendus sur le littoral, en fonction des conditions nutritionnelles (flux de nitrates) en provenance du bassin versant amont.

Le CEVA a donc pour ambition de poursuivre l'acquisition de données pour les algues « autres que les ulves » afin de disposer *in fine* de jeux de données robustes visant à terme à modéliser les compétitions / co-habitations inter-espèces observables dans les baies à marées vertes aujourd'hui.



5.2. Quantification des flux de nutriments provenant des bassins versants

Le modèle de croissance des ulves dépend d'une vingtaine de paramètres que les expérimentations, les observations *in situ* et la bibliographie tentent de déterminer le plus finement possible. Cependant, une des variables les plus sensibles pour le modèle est le flux d'azote provenant dans bassins versants, qui lui est prescrit. Actuellement les flux d'azote des bassins versants dépendent, pour l'exemple type de Saint-Brieuc, de mesures bi-mensuelles durant la période « décisive » de mai–septembre et de mesures mensuelles le reste de l'année. Ces mesures sont issues de prélèvements ponctuels et sont soumises à l'hypothèse que les concentrations mesurées sont représentatives de l'ensemble du flux sur l'intervalle de temps séparant deux prélèvements consécutifs.

Afin d'améliorer significativement la chronologie des flux d'azote et par conséquent les prédictions du modèle, **il semble important de mettre en place à l'embouchure des principales sources d'azote terrigènes, des automates de prélèvement permettant un prélèvement intégré du flux d'azote sur l'ensemble d'une journée ou d'une semaine.** Dans cet objectif le CEVA préconise de mettre en place un de ces dispositifs visant à améliorer et affiner fortement la connaissance et la simulation des croissances de macroalgues proliférantes, sur l'ensemble des baies qui en seront équipées.

5.3. Amélioration du module « Ulves »

Malgré les nombreuses études dédiées à l'écophysiologie de l'algue verte *Ulva*, l'évolution saisonnière des cinétiques d'absorption des nutriments de cette macro-algue est encore peu connue et demande à être approfondie. L'équation permettant de décrire la cinétique d'absorption des nutriments dans le milieu est basée sur un modèle type « Michaelis-Menten ». Les deux paramètres contrôlant la cinétique d'absorption dans ce modèle sont la vitesse maximale d'absorption en nutriment de l'ulve (V_{max}) et la constante de demi-saturation (K_m) qui représente la concentration en nutriment pour laquelle la vitesse est égale à la moitié de V_{max} .

Actuellement ces deux paramètres sont considérés comme constants mais les observations et les expérimentations montrent qu'ils peuvent évoluer en fonction de différents facteurs au cours de la saison. **Il serait donc intéressant d'étudier la variabilité au cours du temps de ces deux paramètres et d'en déterminer les facteurs d'évolution.**

5.4. Cartographie des flux sédimentaires de nutriments par type de substrat

Les expérimentations CIMAV et IMPRO ont montré l'influence du relargage sédimentaire dans le soutien à la croissance des ulves lors des périodes d'étiages et/ou de fin de saison lorsque les apports terrigènes en nutriments ne sont plus suffisants pour combler les besoins nutritionnels des ulves.

Les résultats du projet IMPRO vont permettre d'estimer les différences de flux en fonction de la nature du sédiment et de la saison. **Afin de prendre en compte au mieux cet apport sédimentaire dans le modèle, une cartographie de la nature du fond des différentes baies bretonnes associée à des mesures ou des estimations de ces flux sédimentaires permettront une meilleure représentation des biomasses et des cinétiques de croissance des ulves durant la période estivale et jusqu'en fin de saison.**



Tableau 3. Synthèse des voies d'investigation identifiées. Un classement par ordre de priorité a été proposé par le CEVA.

Ordre de priorité	Thématiques	Voies d'investigation identifiées	Enjeux
1	Prolifération des "nouvelles" algues proliférantes	Evaluer les indices d'eutrophisation des « nouvelles » algues proliférantes.	Evaluer le seuil critique et de subsistance (relatif à la croissance) des algues opportunistes « autres que les ulves » et comparer avec l'espèce de référence <i>Ulva</i> sp. Faire évoluer les indicateurs DCE pour une meilleure évaluation des masses d'eau côtières.
1bis	Prolifération des "nouvelles" algues proliférantes	Identifier les facteurs contrôlant les successions saisonnières d'algues opportunistes « autres que les ulves ».	Identifier l'origine du changement d'espèces dans les baies à « marée verte » et les conséquences sur la qualité des masses d'eau et sur l'évolution des indicateurs DCE pour l'évaluation de la qualité des masses d'eau côtières.
1ter	Flux terrigènes en azote	Quantifier les flux d'azote provenant des bassins versants à l'échelle de la journée ou de la semaine.	Améliorer les prédictions du modèle Mars3D-Ulve et obtenir des chroniques précises et représentatives du flux d'azote terrigène dans l'optique de mettre en place des mesures de gestion adaptées.
2	Changement climatique	Caractériser l'impact du changement climatique global sur la dynamique saisonnière des proliférations algales dans les baies à marée verte bretonnes	Anticiper les problématiques environnementales auxquelles seront confrontés les gestionnaires dans un futur proche.
3	Fonctionnement des marées vertes	Caractériser la souche proliférante (à un niveau génétique et écophysologique) d'algues vertes de type <i>Ulva</i> sp des baies à « marée verte ».	Géolocaliser les foyers de prolifération et le « chemin de dispersion » pour une gestion anticipée priorisant des méthodes curatives coordonnées (e.g. ramassages intercommunaux sur les « points chauds » de prolifération).
4	Fonctionnement des marées vertes	Détecter / quantifier les vecteurs de reconduction des proliférations d'algues vertes en saison hivernale dans les baies à « marée verte »	Géolocaliser les foyers de prolifération et le « chemin de dispersion » pour une gestion anticipée priorisant des méthodes curatives coordonnées (e.g. ramassages intercommunaux sur les « points chauds » de prolifération).



5	Physiologie des ulves	Quantifier la contribution « biologique » associée à la dégradation des ulves à l'apport de nutriments azotés et phosphorés dans le milieu	Poursuivre la compréhension du fonctionnement des marées vertes sur le littoral breton et améliorer le modèle biologique MARS3D-Ulve dans l'optique de mettre en place des mesures de gestion adaptées.
6	Physiologie des ulves	Evaluer la variabilité saisonnière des paramètres cinétiques d'absorption en nutriments (K_m et V_{max}) d' <i>Ulva</i> sp.	Consolider le modèle Mars3D-Ulve, afin d'améliorer les cinétiques de croissance des ulves et leur réactivité par rapport aux variations temporelles de concentration en nutriments du milieu.
7	Flux sédimentaires	Cartographier les flux sédimentaires de nutriments par type de substrat (<i>Sous réserve des résultats du programme IMPRO concernant la variation des flux sédimentaires en fonction de la nature du sédiment et de la saison</i>)	Améliorer le modèle MARS3D-Ulve en rendant plus réaliste la disponibilité des nutriments pour la biologie, particulièrement durant les années à faibles apports terrigènes.
8	Flux sédimentaires	Poursuivre l'évaluation de la contribution sédimentaire au soutien des marées vertes à une échelle régionale (<i>Sous réserve des résultats du programme IMPRO concernant la variation saisonnière des flux sédimentaires sur la vasière du Lédano</i>)	Consolider le modèle biologique MARS3D-Ulve, dans le but de l'appliquer à d'autres sites de vasières contribuant au déclassement des masses d'eau au titre des marées vertes et guider les gestionnaires à la mise en place de mesures spécifiques les plus adaptées aux zones concernées.
9	Prolifération des "nouvelles" algues proliférantes	Caractérisation des propriétés écophysologiques de <i>Falkenbergia</i> sp.	Comprendre l'apparition de cette nouvelle algue proliférante dans les baies à marée verte bretonnes dans le contexte d'une diminution générale des niveaux d'azote dans le milieu, et identifier si il est nécessaire de la prendre en considération dans l'évaluation DCE de la qualité des masses d'eau côtières.



RÉFÉRENCES

- Bartsch, Inka; Wiencke, Christian; Laepple, Thomas (2012) Global Seaweed Biogeography Under a Changing Climate. The Prospected Effects of Temperature. In : Christian Wiencke et Kai Bischof, coord.: Seaweed Biology: Novel Insights into Ecophysiology, Ecology and Utilization. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p. 383–406.
- Cambridge, M. L.; Breeman, A. M.; Van den Hoek, C. (1990) Temperature responses limiting the geographical distribution of two temperate species of *Cladophora* (Cladophorales; Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean. In : *Phycologia*, vol. 29, n° 1, p. 74–85. DOI: 10.2216/i0031-8884-29-1-74.1.
- CEVA (2008 ; 2012-2020). CIMAV P3 : Complément d'étude sur les processus biologiques, hydrologiques et sédimentologiques impliqués dans les blooms macroalgues. Rapport de synthèse de l'étude.
- 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.
- CEVA (2019). DAOS : Acquisition de connaissances complémentaires sur les algues opportunistes – Action 2. Rapport final.
- CEVA (2017) ONEMA : Amélioration de l'indicateur algues opportunistes - Action 1 Algues proliférantes. Rapport final.
- Charria, Guillaume; Rimmelmaury, Peggy; Goberville, Eric; L'Helguen, Stéphane; Barrier, Nicolas; David-Beausire, Christine et al. (2020) Temperature and Salinity Changes in Coastal Waters of Western Europe: Variability, Trends and Extreme Events. Evolution of Marine Coastal Ecosystems under the Pressure of Global Changes. In : Springer. DOI: 10.1007/978-3-030-43484-7_15.
- Chen, Linlin; Lutaenko, Konstantin A.; Li, Xiaojing; Li, Xinzheng; Zhou, Zhengquan; Li, Baoquan et al. (2020) Long-term changes of marine subtidal benthic communities in North East Asia (Yellow and Japan seas) in a global change context. A review. In : *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, vol. 30, n° 7, p. 1451–1475. DOI: 10.1002/aqc.3334.
- 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.
- Gallon, Régis K.; Robuchon, Marine; Leroy, Boris; Le Gall, Line; Valero, Myriam; Feunteun, Eric (2014) Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone. Inferring potential causes from environmental data. In : *Journal of Biogeography*, vol. 41, n° 12, p. 2293–2306. DOI: 10.1111/jbi.12380.
- Gao, Shan; Chen, Xiaoyuan; Yi, Qianqian; Wang, Guangce; Pan, Guanghua; Lin, Apeng; Peng, Guang (2010) A Strategy for the Proliferation of *Ulva prolifera*, Main Causative Species of Green Tides, with Formation of Sporangia by Fragmentation. In : *PloS one*, vol. 5, n° 1, e8571. DOI: 10.1371/journal.pone.0008571.
- 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.



IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, éd. New York.

Kambey, Cécilia S. B.; Kang, Jin Woo; Chung, Ik Kyo (2020) Impact of Temperature, Low pH and NH₄⁺ Enrichment on Ecophysiological Responses of a Green Tide Species *Ulva australis* Areschoug. In : Ocean Science Journal, vol. 55, n° 1, p. 115–127. DOI: 10.1007/s12601-020-0005-y.

Krone, R. B. (1962) Flume studies of the transport of sediment in estuarial shoaling processes. Berkeley.

Lemesle, Stéphanie (2015) Bioindicateurs du milieu marin : Utilisation des macroalgues comme outil d'évaluation de la qualité biologique des eaux marines. Réponse à une problématique d'échouages d'algues. Thèse en Physiologie, Biologie des Organismes, Populations, Interactions. Ecole Doctorale Normande et Biologie Intégrative, Santé, Environnement, Caen. Institut de Biologie Fondamentale et Appliquée.

Lotze, Heike K.; Schramm, Winfrid (2000) Ecophysiological traits explain species dominance patterns in macroalgal blooms. In : Journal of Phycology, vol. 36, n° 2, p. 287–295. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2000.99109.x.

Luo, Min Bo; Liu, Feng; Xu, Zhao Li (2012) Growth and nutrient uptake capacity of two co-occurring species, *Ulva prolifera* and *Ulva linza*. In : Aquatic Botany, vol. 100, n° 0, p. 18–24. En ligne : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304377012000411>.

Martínez, Brezo; Pato, Lorena Sordo; Rico, Jose Manuel (2012) Nutrient uptake and growth responses of three intertidal macroalgae with perennial, opportunistic and summer-annual strategies. In : Aquatic Botany, vol. 96, n° 1, p. 14–22. DOI: 10.1016/j.aquabot.2011.09.004.

Naldi, M.; Viaroli, P. (2002) Nitrate uptake and storage in the seaweed *Ulva rigida* C. Agardh in relation to nitrate availability and thallus nitrate content in a eutrophic coastal lagoon (Sacca di Goro, Po River Delta, Italy). In : Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, vol. 269, n° 1, p. 65–83.

Nejrup, L. B.; Pedersen, M. F. (2010) Growth and biomass development of the introduced red alga *Gracilaria vermiculophylla* is unaffected by nutrient limitation and grazing. In : Aquatic Botany, vol. 10, n° 3, p. 249–259. DOI: 10.3354/ab00281.

Partheniades, E. Erosion and deposition of cohesive soils. In : Journal of the Hydraulics Division.

Perrot, Thierry; Rossi, Nadège; Ménesguen, Alain; Dumas, Franck (2014) Modelling green macroalgal blooms on the coasts of Brittany, France to enhance water quality management. In : Journal of Marine Systems, vol. 132, p. 38–53. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2013.12.010.

Runcie, J. W.; Ritchie, R. J.; Larkum, A. W. (2003) Uptake kinetics and assimilation of inorganic nitrogen by *Catenella nipae* and *Ulva lactuca*. In : Aquatic Botany, vol. 76, n° 2, p. 155–174. DOI: 10.1016/S0304-3770(03)00037-8.

Silva, Carla O.; Novais, Sara C.; Soares, Amadeu M. V. M.; Barata, Carlos; Lemos, Marco F. L. (2020) Impacts of the Invasive Seaweed *Asparagopsis armata* Exudate on Energetic Metabolism of Rock Pool Invertebrates. In : Toxins, vol. 13, n° 1. DOI: 10.3390/toxins13010015.

Thornton, Kent W.; Lessem, Allan S. (1978) A Temperature Algorithm for Modifying Biological Rates. In : Transactions of the American Fisheries Society, vol. 107, n° 2, p. 284–287. DOI: 10.1577/1548-8659(1978)107<284:ATAFMB>2.0.CO;2.

Tréguer, Paul; Goberville, Eric; Barrier, Nicolas; L'helguen, Stéphane; Morin, Pascal; Bozec, Y. et al. (2014) Large and local-scale influences on physical and chemical characteristics of coastal waters of Western Europe during winter. In : Journal of Marine Systems, vol. 139. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2014.05.019.



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.

Zhang, Pengyan; Xin, Yu; Zhong, Xiaosong; Yan, Zhenwei; Jin, Yuemei; Yan, Maojun; LIU, Tao (2020) Integrated effects of *Ulva prolifera* bloom and decay on nutrients inventory and cycling in marginal sea of China. In : *Chemosphere*, p. 128389. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.128389.

Zhao, Jin; Jiang, Peng; Qiu, Ri; Ma, Yingying; Wu, Chunhui; Fu, Huihui et al. (2018) The Yellow Sea green tide. A risk of macroalgae invasion. In : *Harmful Algae*, vol. 77, p. 11–17. DOI: 10.1016/j.hal.2018.05.007.



ANNEXES

Annexe 1 – Synthèse des données de paramètres cinétiques d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates issues de la littérature et des précédentes études CEVA

Annexe 2 - Fiches synthétiques de présentation de chacun des huit projets menés dans le cadre du CPER 2015-2020

Annexe 1. Synthèse des données de paramètres cinétiques d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates issues de la littérature et des précédentes études CEVA.

Espèce / Genre	Lieu de prélèvement	Date de prélèvement	Conditions expérimentales	Absorption en nitrates			Absorption en ammonium			Absorption en phosphates			Référence
				Vmax (μmol/g/h)	Km (μmol/L)	α	Vmax (μmol/g/h)	Km (μmol/L)	α	Vmax (μmol/g/h)	Km (μmol/L)	α	
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	juil-90	Flux, température et luminosité extérieures	207	30.0	6.9	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1990
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	juil-90	Flux, température et luminosité extérieures	48.5	3.0	16.2	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1990
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	août-90	Flux, température et luminosité extérieures	207	40.0	5.2	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1990
<i>Ulva</i> sp.		avr-91	Flux, température et luminosité extérieures	177	9.6	18.4	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1991
<i>Ulva</i> sp.		mai-91	Flux, température et luminosité extérieures	63.6	1.7	37.4	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1991
<i>Ulva</i> sp.		juin-91	Flux, température et luminosité extérieures	228	17.9	12.7	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1991
<i>Ulva</i> sp.		juil-91	Flux, température et luminosité extérieures	185	52.1	3.6	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1991
<i>Ulva</i> sp.		août-91	Flux, température et luminosité extérieures	79.1	3.2	24.7	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1991
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc (Lermot)	juil-09	Flux, température et luminosité extérieures	132	27.1	4.9	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2009
<i>Ulva rotundata</i>	Douarnenez	août-09	Flux, température et luminosité extérieures	64.9	13.2	4.9	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2009
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	avr-10	Flux, température et luminosité extérieures	146	6.6	22.1	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2010
<i>Ulva armoricana</i>	Rance	mai-10	Flux, température et luminosité extérieures	223	46.0	4.9	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2010
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	juil-10	Flux, température et luminosité extérieures	91.7	22.1	4.2	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2010
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	juin-11	Flux, température et luminosité extérieures	50.4	3.1	16.3	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	juil-11	Flux, température et luminosité extérieures	87.5	14.6	6.0	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva rotundata</i>	Rance	août-11	Flux, température et luminosité extérieures	122	30.9	3.9	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	août-11	Flux, température et luminosité extérieures	81.6	3.1	26.3	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva</i> sp.	Trestel	juil-14	Flux, température et luminosité extérieures	62.4-126	7.9-103	1.2-7.9	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2014
<i>Ulva</i> sp.	Saint-Michel-en Grève	oct-14	Batch, température et luminosité extérieures	106-181	34.8-97.2	1.9-3.0	-	-	-	-	-	-	CEVA, CIMAV P3, 2014
<i>Ulva lactuca</i>	Oslofjord, Norvège	juin-15	Batch, température et luminosité <i>in situ</i>	-	-	-	-	-	-	4.2	5.6	0.7	Pedersen et al., 2010
<i>Ulva rigida</i>	Italie	mai-01	Batch	68.2	87.0	0.8	-	-	-	-	-	-	Naldi et Viaroli 2002
<i>Ulva lactuca</i>	Sydney, Australie	févr-02	Batch 200°C, 450 μmol/m ² /s	116.0	34.0	3.5	427-469	85-147	3.2-5.1	-	-	-	Runcie et al., 2003
<i>Ulva prolifera</i>	Mer Jaune, Chine	juil-11	Batch	124.3	15.2	8.2	284	25.1	11.3	-	-	-	Luo et al., 2012
<i>Ulva linza</i>	Mer Jaune, Chine	mai-11	Batch	109.1	23.0	4.8	250	37	6.8	-	-	-	Luo et al., 2012
<i>Ulva intestinalis</i>	Asturies, Espagne	juin-05	Batch 15°C, 125 μmol/m ² /s	75.3	33.1	2.3	-	-	2.2	-	-	0.2	Martinez et al., 2012
<i>Ulva intestinalis</i>	Mer Baltique, Allemagne	juin-95	Batch 15°C, 100 μmol/m ² /s, cycle 14J:10N	90.1-237	20.4-43.7	4.4-6.4	60.7-439	12.8-66.4	4.7-8.8	13.9-46.9	8.1-17.3	1.7-2.7	Lotze et Schramm, 2000
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	mai-19	Batch 19°C, 150-200 μmol/m ² /s, cycle 16J:8N	165-232	41.3-84.1	2.0-5.6	280-7188	39.23-1479	4.9-7.3	-	-	-	CEVA, CARMA 2018-2019
<i>Ulva armoricana</i>	Vasière du Lédano	juin-19	Batch 19°C, 150-200 μmol/m ² /s, cycle 16J:8N	93.1-247	35.0-338	0.8-2.7	215-4326	28.8-1798	2.4-10.0	2.5-10.7	2.7-4.2	1.0-2.6	CEVA, CIMAV P3, 2019
<i>Ulva</i> sp. filamenteuses (<i>laetivirens</i>)	Vasière du Lédano	juin-19	Batch 19°C, 150-200 μmol/m ² /s, cycle 16J:8N	65.4-1092	14.3-764	1.3-4.6	99.0-1343	21.2-480	2.5-8.5	1.3-18.1	0.8-7.1	1.6-2.6	CEVA, CIMAV P3, 2019

- PROJET CIMAV P3 2016 -

COMPLÉMENTS D'ÉTUDES SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET SÉDIMENTOLOGIQUES IMPLIQUÉS
DANS LES BLOOMS MACROALGAUX

OBJECTIF

Dans le cadre de la mise en place de la Disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021, ce projet vise à déterminer la contribution de la fourniture sédimentaire à la biomasse d'algues vertes créée sur les sites de vasières contribuant au déclassement des masses d'eau au titre des marées vertes.

APPROCHE

LE SITE D'ÉTUDE: LA VASIÈRE DU LÉDANO



Situé dans une masse d'eau de transition identifiée comme prioritaire dans le SDAGE 2016-2021 sur la problématique de la prolifération des algues vertes sur vasière.

EXPÉRIMENTATION *IN SITU* SUR LA VASIÈRE DU LÉDANO

Dispositif expérimental composé de 2 types de cages recouvertes de toile à mailles fines installées alternativement:

- > 3 cages au sol mettant les ulves en contact direct avec la vase
- > 3 cages surélevées évitant tout contact des ulves avec la vase



Suivi en début et fin d'expérimentation des biomasses algales et des contenus tissulaires en N et P, afin de mettre en évidence l'effet de la proximité du sédiment sur ces paramètres.

EXPÉRIMENTATIONS EN CONDITIONS CONTRÔLÉES EN LABORATOIRE



Incubation des ulves en conditions de température et de lumière contrôlées dans 9 bacs de 16 L d'eau de mer selon 3 modalités:

- > Présence de sédiment avec une agitation mécanique (3 bacs)
- > Présence de sédiment sans agitation mécanique (3 bacs)
- > Absence de sédiment (3 bacs)

Suivi en début et fin d'expérimentation des biomasses algales, des contenus tissulaires en N et P, des concentrations en nutriments du milieu (nitrates, phosphates, et ammonium) et caractérisation du sédiment (granulométrie)

PRINCIPAUX RÉSULTATS

- > L'expérimentation *in situ* sur la vasière du Lédano a montré que le sédiment constituait une source de phosphore non négligeable pour la croissance des ulves, tandis que l'azote serait en majeure partie fourni par la colonne d'eau.
- > D'après les expérimentations en conditions contrôlées, le sédiment pourrait aussi être un pourvoyeur d'azote dans certaines conditions. Ce phénomène est probablement invisible dans le milieu naturel avec des eaux plus riches en éléments azotés tel que dans l'estuaire du Trieux.
- > Les expérimentations en laboratoire ont aussi montré que le relargage sédimentaire du phosphore pouvait se réaliser par simple diffusion passive sans forcément nécessiter une remise en suspension des particules de vase provoquée par une agitation.
- > L'utilisation des ulves pour déterminer l'importance de la source sédimentaire dans l'apport de nutriments est une approche prometteuse qui permet de s'affranchir des méthodes complexes de quantification des flux et présente l'avantage d'intégrer l'ensemble des flux existants.

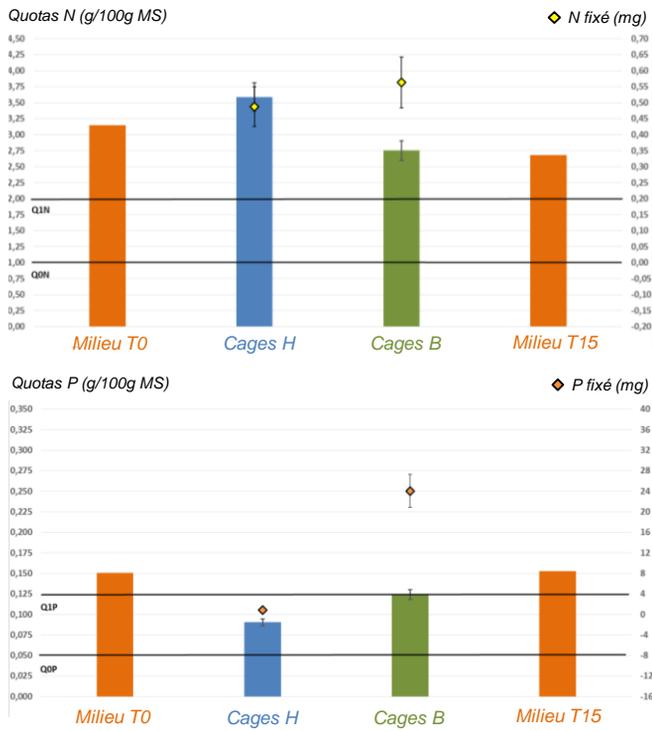


Des améliorations techniques ont été proposées afin de développer cette méthodologie.

e.g. diminution des temps d'expérimentation, nettoyage régulier des cages *in situ*, application d'une toile au fond des cages en contact du sédiment, utilisation d'eau de mer filtrée

QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

EXPÉRIMENTATION IN SITU



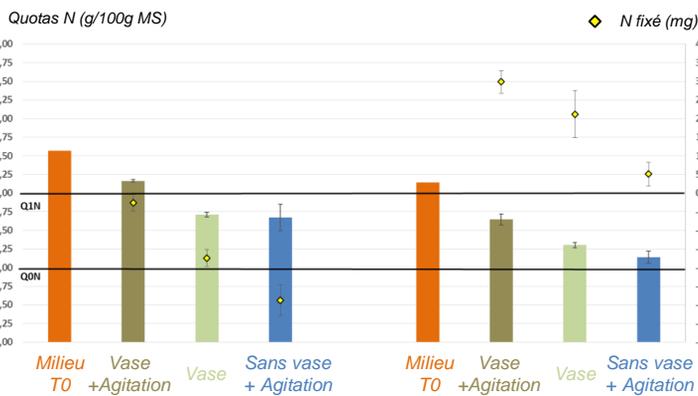
Quotas azotés et phosphorés et quantités d'azote et de phosphore fixé pour les ulves placées dans les cages en hauteur (H) et en contact avec le sédiment (B)

Pour la majorité des campagnes réalisées, l'analyse de la quantité de nutriments fixés par les algues montre:

- > qu'il n'y a pas de différence significative concernant l'azote entre la modalité en contact et sans contact avec le sédiment
- > que le phosphore est en quantité plus importante dans les algues en contact avec le sédiment.

L'apport sédimentaire en phosphore apparaît être un paramètre important pour la croissance des ulves sur la vasière alors que la source d'azote sédimentaire ne semble pas prépondérante, certainement du fait de concentrations en nitrates suffisantes dans la masse d'eau.

EXPÉRIMENTATION EN CONDITIONS CONTRÔLÉES EN LABORATOIRE



Quotas azotés et quantités d'azote fixé pour chaque lot d'ulves

Les algues qui ne sont pas en présence de vase présentait les plus faibles valeurs de quotas azotés et de biomasse et par conséquent les plus faibles quantités d'azote fixées par rapport aux algues en contact du sédiment.

Le sédiment aurait vraisemblablement un rôle dans l'approvisionnement de l'azote dans les conditions de cette expérimentation.

Quotas phosphorés et quantités de phosphore fixé pour chaque lot d'ulves

Malgré des quotas phosphorés assez proches entre les deux modalités « vase » et « sans vase », les quantités de phosphore fixé par les algues de modalité « sans vase » sont significativement inférieures aux algues de modalité « vase ».

Cela confirme que le sédiment est pourvoyeur de phosphore.

- PROJET CIMAV P3 2017 -

COMPLÉMENTS D'ÉTUDES SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET SÉDIMENTOLOGIQUES IMPLIQUÉS
DANS LES BLOOMS MACROALGAUX

OBJECTIF

Dans la cadre de la mise en place de la Disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021, ce projet vise à déterminer la contribution de la fourniture sédimentaire à la biomasse d'algues vertes créée sur les sites de vasières contribuant au déclassement des masses d'eau au titre des marées vertes.

APPROCHE

LE SITE D'ÉTUDE: LA VASIÈRE DU LÉDANO



Situé dans une masse d'eau de transition identifiée comme prioritaire dans le SDAGE 2016-2021 sur la problématique de la prolifération des algues vertes sur vasière.

EXPÉRIMENTATION *IN SITU* SUR LA VASIÈRE DU LÉDANO

Dispositif expérimental composé de 2 types de cages recouvertes de toile à mailles fines installées alternativement:

- > 3 cages au sol mettant les ulves en contact direct avec la vase
- > 3 cages surélevées évitant tout contact des ulves avec la vase



Suivi en début et fin d'expérimentation des biomasses algales et des contenus tissulaires en N et P, afin de mettre en évidence l'effet de la proximité du sédiment sur ces paramètres.

EXPÉRIMENTATION EN CONDITIONS CONTRÔLÉES EN LABORATOIRE



Incubation des ulves en conditions de température et de lumière contrôlées dans 9 bacs contenant 20 L d'eau de mer selon 3 modalités:

- > Présence de sédiment, bullage continu (3 bacs)
- > Présence de sédiment avec simulation d'anoxie nocturne (3 bacs)
- > Absence de sédiment avec simulation d'anoxie nocturne (3 bacs)

Suivi en début et fin d'expérimentation des biomasses algales, des contenus tissulaires en N et P, des concentrations en nutriments (nitrates, phosphates, et ammonium) du milieu et caractérisation du sédiment (granulométrie)

PRINCIPAUX RÉSULTATS

- > L'expérimentation *in situ* sur la vasière du Lédano a confirmé la contribution du sédiment dans l'apport de phosphore pour les ulves.
- > Contrairement à l'expérimentation *in situ* de 2016, la contribution du sédiment dans l'apport d'azote a été mise en évidence en 2017 sur la vasière du Lédano (au mois d'août).
- > Les expérimentations en conditions contrôlées ont mis en évidence une augmentation de la croissance des ulves en présence de sédiment, ce qui suggère que le sédiment serait une source de nutriments pour les ulves lorsque les concentrations dans l'eau sont faibles.
- > Il a été mis en évidence une augmentation de la fixation d'azote et de phosphore suite à des périodes d'anoxie (arrêt du bullage en nocturne) qui accentuerait le relargage sédimentaire.
- > De nouvelles améliorations techniques ont été proposées pour poursuivre la méthodologie employée
 - Augmentation du nombre de cages par modalité pour renforcer la significativité des résultats, distanciation des cages en hauteur et des cages déposées sur le sédiment pour éviter tout effet d'ombrage en condition d'émersion.

QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

EXPÉRIMENTATION *IN SITU*

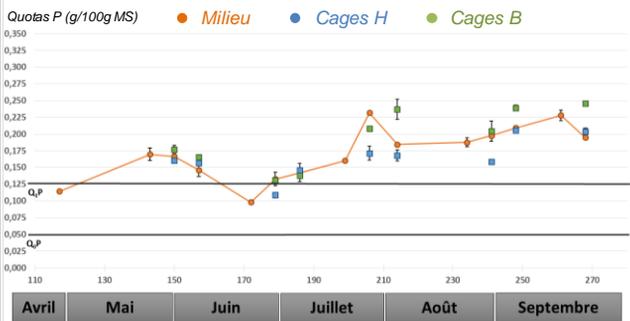
Evolution saisonnière des quotas azotés des ulves pour les lots en hauteur (H) et en contact avec le sédiment (B)



Les quotas azotés et les quantités de N fixé par les algues des cages en contact direct avec le sédiment étaient significativement plus élevés que pour les cages en hauteur, uniquement lors des campagnes du mois d'août.

Le sédiment jouerait un rôle de pourvoyeur d'azote lorsque la disponibilité de ce dernier est faible dans la colonne d'eau.

Evolution saisonnière des quotas phosphorés des ulves pour les lots en hauteur (H) et en contact avec le sédiment (B)

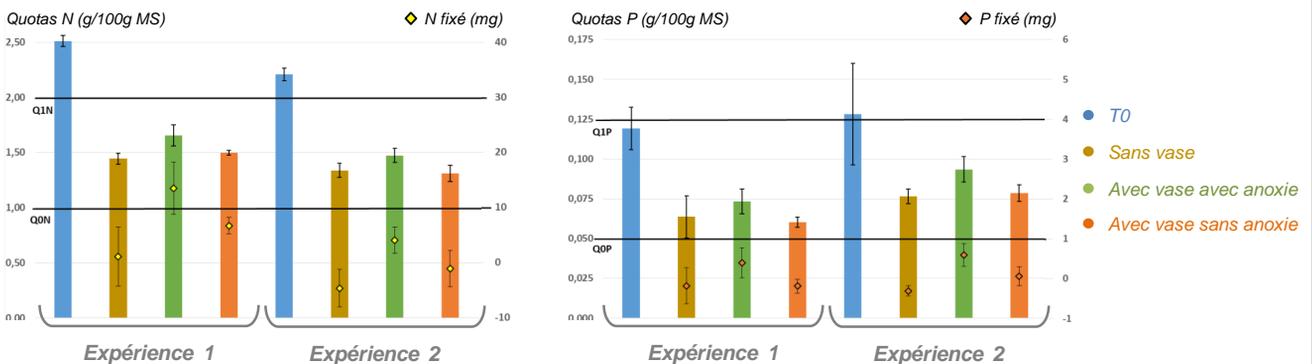


> Sur l'ensemble des campagnes 2017, les quotas et les fixations en phosphore se sont révélés plus importants pour les algues en contact avec le sédiment.

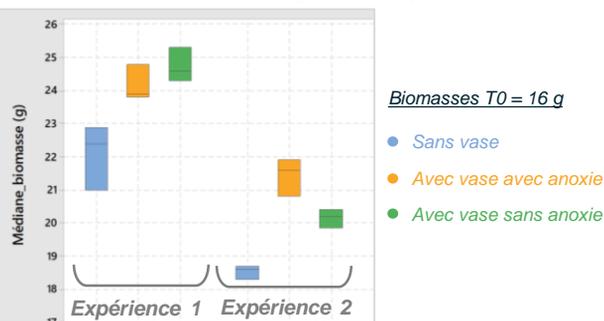
> Au contraire en 2016, aucun impact positif du sédiment n'avait été observé après le mois d'août probablement du fait de concentrations en phosphate dans la colonne d'eau suffisantes pour le développement algal.

EXPÉRIMENTATION EN CONDITIONS CONTRÔLÉES EN LABORATOIRE

Quotas N et P et quantités de N et P fixés par les ulves de chaque modalité



Biomasses médiane à T5 pour chaque lot d'ulves



L'analyse des expériences 1 et 2 met en évidence:

> le rôle du sédiment dans le développement des ulves lorsque la colonne d'eau est appauvrie en nutriments: de meilleures croissances ont été obtenues en présence de vase.

> un relargage sédimentaire favorisé par une période d'anoxie. Les résultats montrent des quotas et des quantités fixées en azote et en phosphore significativement supérieures en présence de vase et sous anoxie.

- PROJET CIMAV P3 2018 -

COMPLÉMENTS D'ÉTUDES SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET SÉDIMENTOLOGIQUES IMPLIQUÉS
DANS LES BLOOMS MACROALGAUX

OBJECTIF

Dans le cadre de la mise en place de la Disposition 10A-2 du SDAGE Loire-Bretagne 2016-2021, ce projet vise à déterminer la contribution de la fourniture sédimentaire à la biomasse d'algues vertes créée sur les sites de vasières contribuant au déclassement des masses d'eau au titre des marées vertes.

APPROCHE

LE SITE D'ÉTUDE: LA VASIÈRE DU LÉDANO



Situé dans une masse d'eau de transition identifiée comme prioritaire dans le SDAGE 2016-2021 sur la problématique de la prolifération des algues vertes sur vasière.

EXPÉRIMENTATION *IN SITU* SUR LA VASIÈRE DU LÉDANO

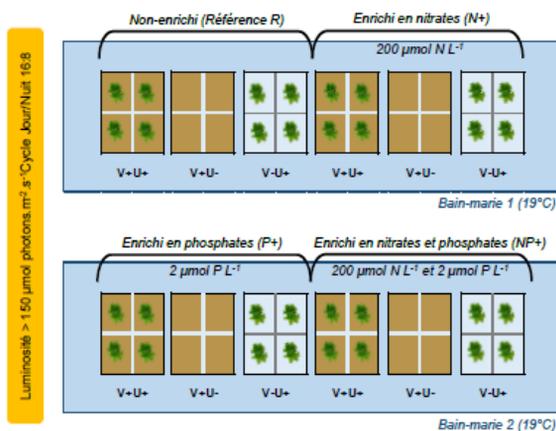
Dispositif expérimental composé de 2 types de cages recouvertes de toile à mailles fines installées alternativement:

- > 4 cages au sol mettant les ulves en contact direct avec la vase
- > 4 cages surélevées évitant tout contact des ulves avec la vase



Suivi en début et fin d'expérimentation des biomasses algales et des contenus tissulaires en N et P afin de mettre en évidence l'effet de la proximité du sédiment sur ces paramètres.

EXPÉRIMENTATION EN CONDITIONS CONTRÔLÉES EN LABORATOIRE



Dispositif composés de trois modalités:

- > 1 bac contenant de la vase et des ulves
- > 1 bac contenant de la vase, sans ulves
- > 1 bac sans vase et contenant des ulves

Pour chacune des modalités, 4 conditions de concentrations en sels nutritifs (nitrates et phosphates) ont été testées.

Trois expériences de 7 jours ont été menées en juillet 2018

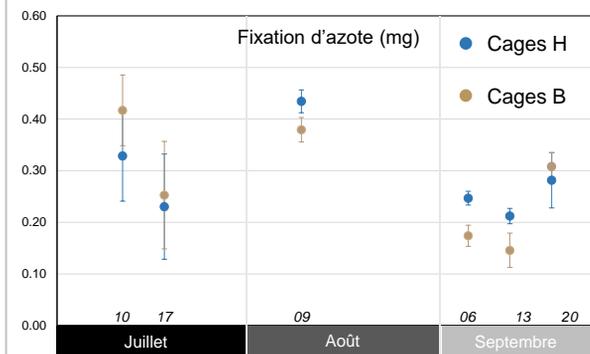
Suivi en début et fin d'expérimentation des biomasses algales, des contenus tissulaires en N et P, des concentrations en nitrates, phosphates, et ammonium et caractérisation du sédiment (granulométrie)

PRINCIPAUX RÉSULTATS

- Sur la vasière du Lédano, l'apport sédimentaire en azote aux algues n'a été perceptible que lorsque les concentrations en nitrates de la colonne d'eau ont atteint de faibles niveaux.
- Le sédiment ne constitue pas la source d'azote majeure responsable des proliférations d'ulves chaque année, mais pourrait agir en soutien à la biomasse présente au cours de la saison, au moment où les teneurs de nitrates deviennent limitantes, notamment pendant les années de faibles flux azotés.
- L'expérimentation *in situ* sur la vasière du Lédano a confirmé la contribution du sédiment dans l'apport de phosphore pour les ulves, qui aurait tendance à s'intensifier au cours de la saison. Néanmoins, cette contribution n'a pas eu d'impact significatif sur les croissances algales.
- La contribution sédimentaire à l'apport de phosphore aux algues ne constitue pas l'élément clé dans le soutien des proliférations saisonnières sur la vasière du Lédano.

QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

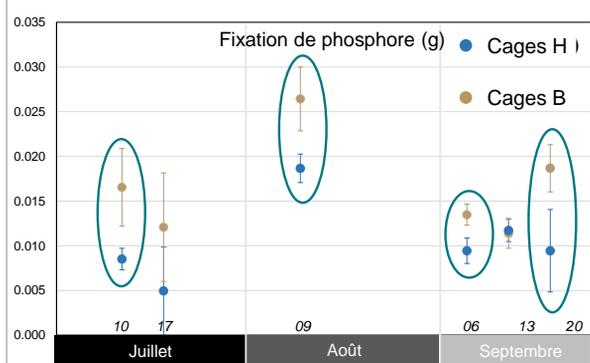
EXPÉRIMENTATION *IN SITU*



Evolution saisonnière des quantités de N fixé par les ulves des lots en hauteur (H) et en contact avec le sédiment (B)

Sur l'ensemble des campagnes 2018, les quantités d'azote fixé par les ulves n'ont pas été plus importantes pour les algues en contact avec le sédiment.

↳ L'effet de proximité du sédiment dans l'apport en azote pour la croissance des ulves n'a pas été mis en évidence au cours de la saison 2018.

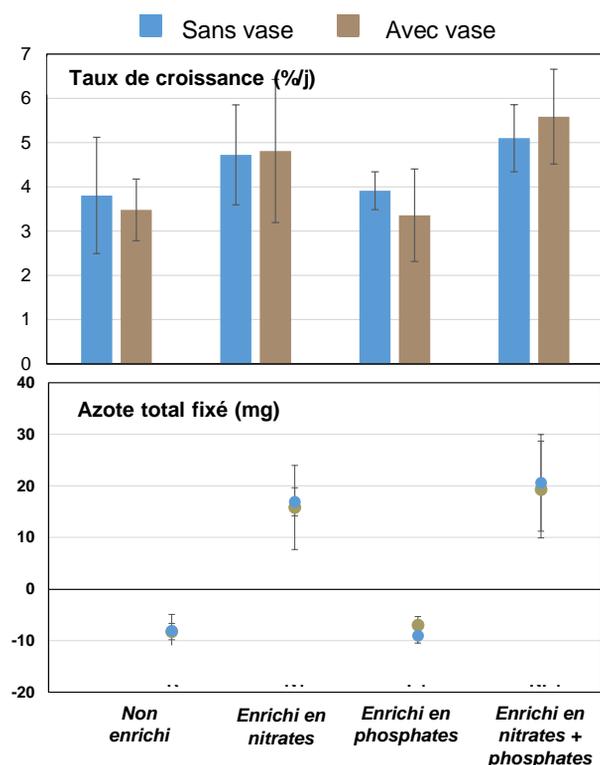


Evolution saisonnière des quantités de P fixé par les ulves des lots en hauteur (H) et en contact avec le sédiment (B)

Sur plusieurs campagnes de la saison 2018, les ulves en contact avec le sédiment ont fixé de plus grandes quantités de P que les algues en hauteur.

↳ L'effet de proximité du sédiment dans l'apport en P pour la croissance des ulves a été mis en évidence au cours de 4 campagnes en 2018.

EXPÉRIMENTATION EN CONDITIONS CONTRÔLÉES EN LABORATOIRE



Taux de croissance et quantités d'azote fixé par les ulves incubées dans 4 conditions nutritives différentes

- > L'absence de différence entre les modalités « avec » et « sans vase » montre que le sédiment n'a pas eu d'effet positif sur la croissance algale, et l'assimilation en N et P par les ulves dans les conditions de l'expérimentation.
- > Les seules différences observées sont induites par les différentes conditions de concentration en nutriments du milieu d'incubation.
- > L'absence de différence de croissance en comparaison aux observations *in situ* pourraient s'expliquer par le fait que les ulves n'étaient pas en contact direct avec le sédiment dans l'expérimentation en conditions contrôlées.



Questionne les processus liés à l'absorption des nutriments par les ulves dans les systèmes de type vasière, soumis à une variabilité temporelle des paramètres environnementaux (e.g. périodes d'émerision, modification de la luminosité et de la température)

- PROJET IMPRO -

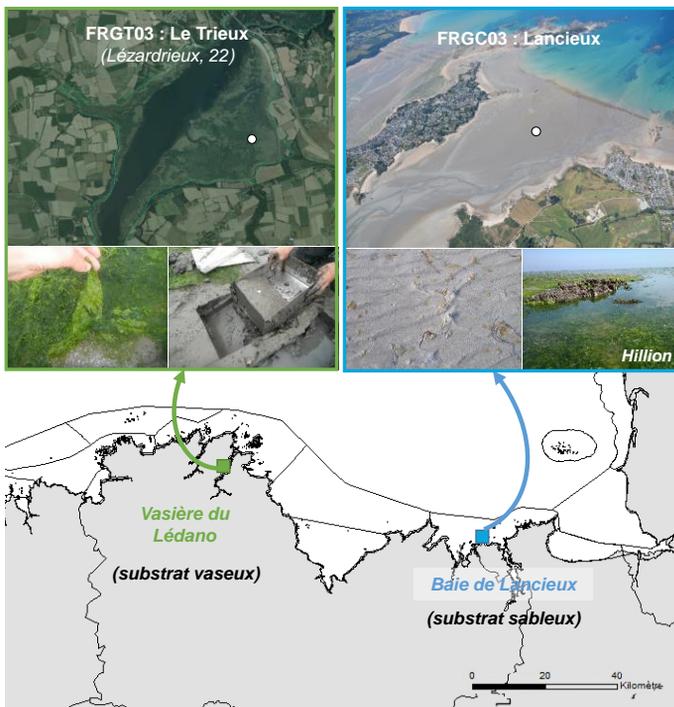
AXE 3 - COMPLÉMENT D'ÉTUDE SUR LES PROCESSUS D'ABSORPTION DES NUTRIMENTS PAR LES MACROALGUES OPPORTUNISTES DE TYPE ULVES EN ZONE INTERTIDALE

OBJECTIF

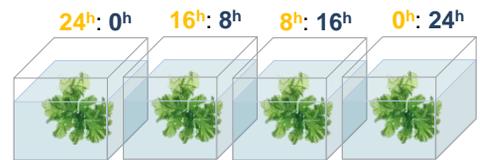
Dans le cadre du projet IMPRO (Impact du sédiment sur les proliférations de macroalgues sur vasières) visant à acquérir des données précises de flux sédimentaires (N et P) sur différents sites stratégiques bretons dont la vasière du Lédano, l'axe 3 a pour objectif d'évaluer l'évolution des processus d'absorption en nutriments (i.e. nitrates, ammonium et phosphates) par les ulves en période diurne / nocturne et en phase d'émerision / d'immersion artificielle pour simuler les conditions rencontrées sur l'estran (cycle des marées). La finalité étant d'utiliser ces données pour calibrer et valider le modèle 0D.

APPROCHE

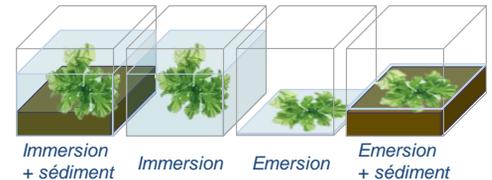
Mise en place de deux types d'expérimentations d'écophysiole sous conditions contrôlées (température, lumière et d'éléments nutritifs) et pour deux sites d'étude caractérisés par des substrats de nature différente.



EXPÉRIMENTATION 1 : étude de l'impact de la photopériode sur l'absorption en nutriments par les ulves (4 cycles jour: nuit testés).



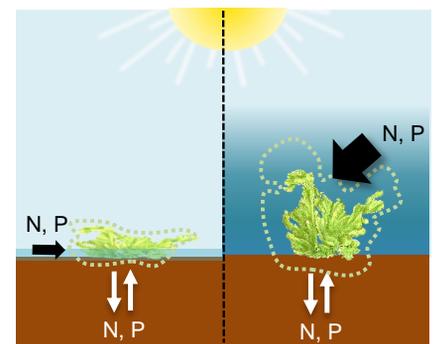
EXPÉRIMENTATION 2 : étude de l'impact des conditions d'immersion/émersion et de la présence/absence de sédiment sur ce processus



Suivi des biomasses algales, des contenus tissulaires en N et P et des concentrations en nutriments du milieu d'incubation.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

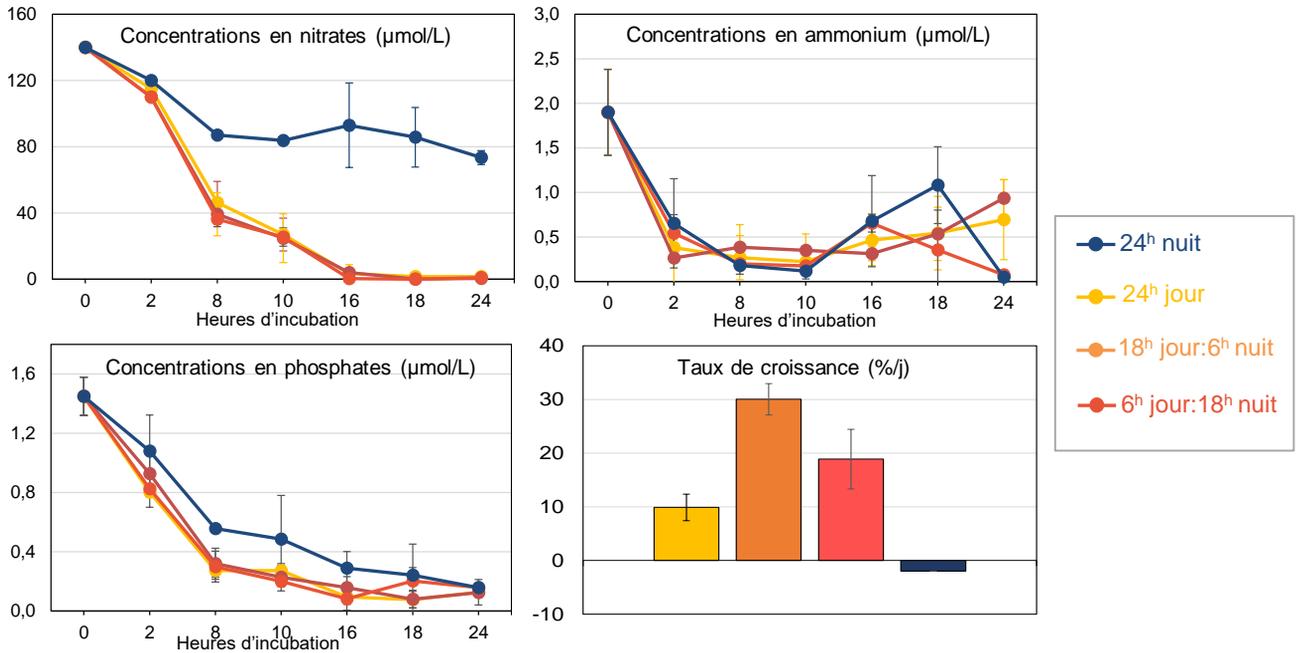
- L'absorption en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) par les ulves des deux sites d'étude ne se limite pas à la période de lumière, et l'immersion constitue la condition optimale pour l'assimilation des éléments nutritifs nécessaires à leur croissance.
- L'absorption en nutriments et les mécanismes de croissance des ulves sur les sites d'étude sont des processus dissociés dans le temps
- Les ulves émergées sont aussi capables d'absorber et d'assimiler, mais de manière plus limitée qu'en conditions d'immersion, des éléments azotés et phosphorés dans la fine pellicule d'eau de mer persistant à la surface du sédiment à marée basse



Implication : Selon l'intensité du relargage à l'interface du sédiment, cette capacité pourrait par conséquent jouer un rôle dans le maintien de la marée verte au cours d'une saison caractérisée par de faibles apports terrigènes en azote et en phosphore pendant la période estivale. Le programme IMPRO fournira prochainement des éléments de réponse sur la variabilité saisonnière des flux sédimentaire sur la vasière du Lédano.

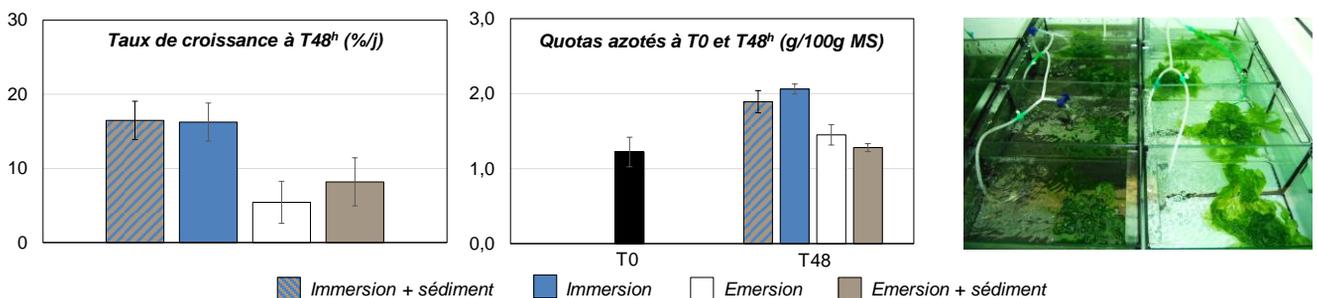
QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

EXPÉRIMENTATION 1: QUEL EST L'IMPACT DE LA PHOTOPÉRIODE SUR L'ABSORPTION EN NUTRIMENTS PAR LES ULVES



- L'absorption en nutriments par les ulves se poursuit à l'obscurité, et celle en nitrates et phosphates semble plus performante à la lumière.
 - Au cours d'un cycle de 24h à l'obscurité, les ulves ne se sont pas développées mais ont absorbé les nutriments du milieu
- ↪ L'absorption en nitrates, ammonium et phosphates est découplée dans le temps des mécanismes de croissance des ulves

EXPÉRIMENTATION 2 : QUEL EST L'IMPACT DES CONDITIONS D'IMMERSION/ÉMERSION ET DE L'ABSENCE/PRÉSENCE DE SÉDIMENT SUR L'ABSORPTION EN NUTRIMENTS PAR LES ULVES?



- Meilleures croissance et assimilation en azote observées pour les ulves immergées dans l'eau de mer
- L'augmentation des quotas N des ulves émergées suggèrent que les ulves sont capables de poursuivre l'absorption en nitrates / ammonium en condition d'émerision.
- La présence / l'absence de sédiment n'a pas impacté les paramètres écophysologiques suivis dans cette étude (absorption et stockage des nutriments)

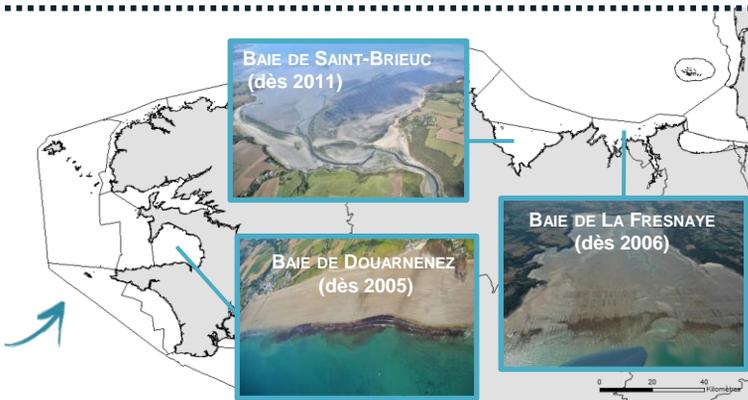
- PROJET CARMA -

CARACTÉRISATION DES MACROALGUES OPPORTUNISTES DANS LES BAIES À ALGUES VERTES BRETONNES

OBJECTIF

Comprendre l'apparition récente des nouvelles proliférations algales sur le littoral breton, et la dynamique de ces nouvelles populations vis-à-vis de l'ulve dans un contexte d'eutrophisation en régression dans les eaux côtières

Trois baies ciblées



APPROCHE

1 Mise en relation de la description des séquences d'apparition des espèces d'algues opportunistes (suivies sur les sites à « marées vertes » ; programme Prolittoral (2002-2006) et réseaux DCE RCS et RCO (2007-2019)) avec l'évolution des éléments climatiques, et en particulier les flux d'azote inorganique apportés par les cours d'eau.

2 Expérimentations d'écophysiole en conditions contrôlées visant à déterminer la dynamique nutritionnelle des nouvelles algues opportunistes en comparaison avec l'ulve.

5 espèces prélevées en baies de La Fresnaye et de St-Brieuc sur 2 années consécutives (2018 et 2019):



Ectocarpus sp.



Polysiphonia sp.



Cladophora sp.



Ulvaria obscura



Ulva sp.



3 Création de nouveaux modules biologiques spécifiques aux espèces proliférantes autres que l'ulve, afin de les intégrer dans le modèle écologique Mars-3D-Ulve.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

- L'apparition des nouvelles espèces proliférantes est en partie associée à une baisse générale des niveaux d'azote qui, dans le cas d'années à faibles apports terrigènes, induit de bas niveaux azotés dans le milieu au cours de la saison.
- À ces bas niveaux d'azote, plusieurs espèces (*Pylaiella littoralis*, *Ectocarpus* sp. et *Cladophora* sp.) sont plus compétitives à l'absorption en nitrates, ce qui leur permet de se développer et de limiter la croissance des ulves en présence.
- D'autres facteurs conditionnent ces proliférations en début de saison : une température / un ensoleillement inférieur(e) à la moyenne saisonnière, un faible stock d'ulves présent en fin d'hiver, les interactions biologiques (e.g. l'allélopathie, prédation sélective).
- La disparition des ulves en baie de La Fresnaye au profit d'*U. obscura* n'est pas induit par une diminution des niveaux d'azote du milieu, ces deux espèces étant caractérisées par des dynamiques nutritionnelles similaires en conditions de mono-culture.
- Les fortes capacités d'absorption en azote des nouvelles algues opportunistes, et le fait qu'elles prolifèrent même à de forts niveaux de concentrations en azote démontrent que leur présence ne traduit pas toujours une amélioration de la qualité des masses d'eau côtières.

IMPLICATION

La prise en compte des espèces opportunistes « autres que les ulves » dans le calcul de l'indicateur biologique semble pertinente pour l'évaluation DCE de la qualité des masses d'eau côtières.

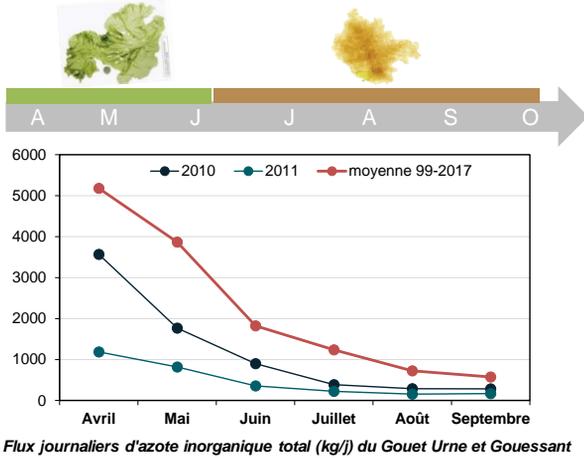
QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

CARACTÉRISTIQUES DES ANNÉES DE PREMIÈRES PROLIFÉRATIONS* DANS LES TROIS BAIES

* 1^{ère} prolifération depuis le début des suivis renforcés sur les sites à MV (2002, programme Prolittoral)

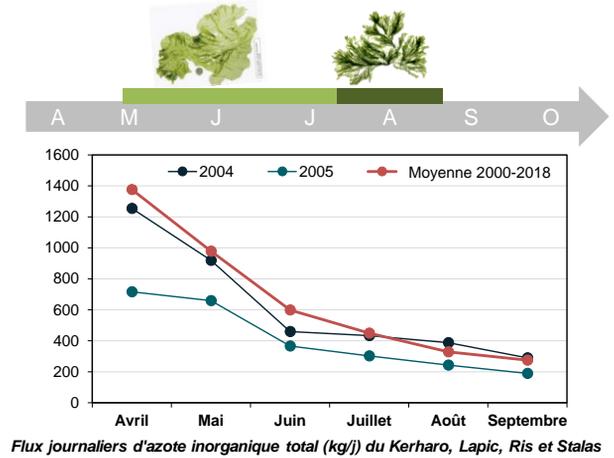
2011 - BAIE DE SAINT-BRIEUC

Prolifération massive d'*Ectocarpales* associée à une saison caractérisée par des flux terrigènes en N remarquablement bas



2005 - BAIE DE DOUARNENEZ

Prolifération de *Cladophora* sp. à la suite du déclin des ulves en août associée à une année de faibles flux terrigènes en N



2006 - BAIE DE LA FRESNAYE

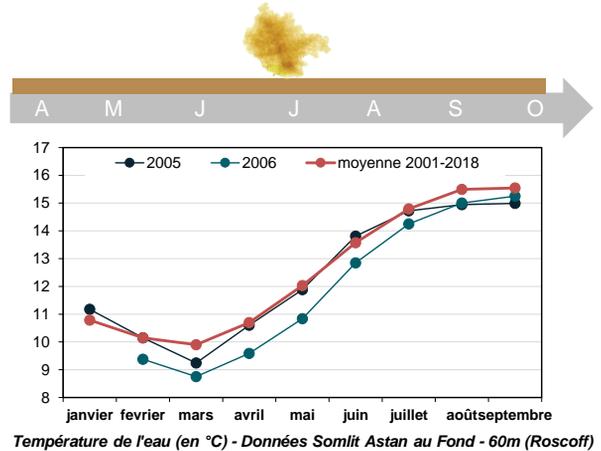
Prolifération massive d'*Ectocarpales*, baie pour la 1^{ère} fois exempt d'ulves échouées durant toute une saison

Caractéristiques particulières du début de saison :

- > Température de l'eau < à la moyenne saisonnière (15°C).
- > Faible stock d'ulves induit par un stock d'ulves relativement bas en fin de saison 2005 et un hiver agité avec de nombreux jours de forte houle (> 4,5m; nov.-mars).

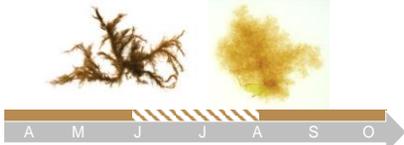
Hypothèse

Ces caractéristiques auraient favorisé le développement des *Ectocarpales*, induisant une diminution des concentrations en N dans le milieu avant que la température et l'ensoleillement ne deviennent favorables à la croissance de l'ulve.



LIEN ENTRE LES PÉRIODES DE PROLIFÉRATION DES NOUVELLES ALGUES OPPORTUNISTES ET LEURS TRAIT PHYSIOLOGIQUES EN COMPARAISON AVEC L'ULVE

Algues brunes - *Ectocarpales*



Proliférations généralement observées en début de saison / en fin de saison, pouvant se maintenir sur toute une saison

Plus compétitives qu'*Ulva* sp. à de faibles niveaux de concentration en azote, et à de faibles températures et ensoleillement

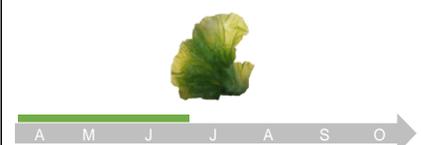
Algue verte - *Cladophora* sp.



Prolifération plus courte que les ulves, au moment où l'ensoleillement et la température de l'eau sont encore élevés.

Plus compétitives qu'*Ulva* sp. à de faibles niveaux de concentration en azote dans le milieu

Algue verte - *Ulvaria obscura*



Même période de prolifération que les ulves, au moment où les niveaux d'azote, l'ensoleillement et la température de l'eau sont élevés.

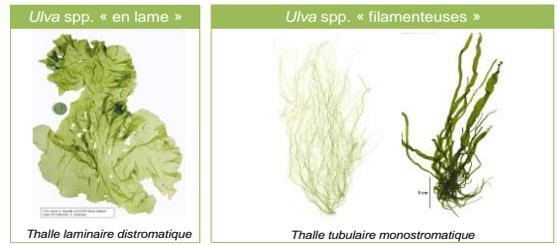
Même dynamique nutritionnelle qu'*Ulva* sp.

- PROJET CIMAV P3 2019 -

COMPLÉMENTS D'ÉTUDES SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET SÉDIMENTOLOGIQUES IMPLIQUÉS
DANS LA MARÉE VERTE

OBJECTIF

- 1 **Acquerir des données** biologiques (identification d'espèces, biomasse et contenu algal en N et P) et physico-chimiques (température, salinité, nitrates, ammonium et phosphates) dans l'anse du Lédano, destinées à caler/valider le modèle EcoMars-Ulves appliqué à cette vasière (réalisé dans le projet IMPRO).
- 2 **Caractériser les traits écophysologiques** propres aux deux formes d'ulves (filamenteuses et en lame) dominant les efflorescences sur la vasière du Lédano
- 3 **Renforcer le modèle**, et le cas échéant, faire évoluer les indicateurs biologiques, qui intègrent actuellement pour les vasières, l'ensemble des espèces d'algues vertes sans distinction spécifique.



APPROCHE

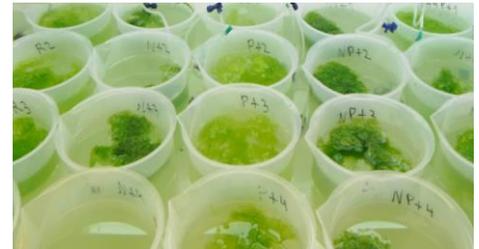


- 1 **Trois campagnes de prélèvement** menées au cours de la saison 2019: au printemps (juin), début (juillet) et fin d'été (septembre).

- > Trois transects de 3 points d'observation pour le prélèvement du matériel algal sur l'estran
- > Deux transects de 4 points d'échan-tillonnage pour l'acquisition des données physico-chimiques en mer (1m de profondeur) à bord d'un zodiac.

- 2 **Deux expérimentations d'écophysologie en conditions contrôlées sur chaque forme d'ulves:**

- > **Expérimentation 1 (à moyen terme, 12 jours):** évaluation des taux de croissance et capacité d'assimilation en nutriments spécifiques à chaque forme d'ulves en réponse à un apport en nutriments.
- > **Expérimentation 2 (à court-terme, 4 h):** détermination des paramètres cinétiques spécifiques (vitesses maximum d'absorption, V_{max} et constante de demi-saturation, K_m) en réponse à un apport ponctuel de nutriments.



PRINCIPAUX RÉSULTATS

Les ulves en lame et filamenteuses de la vasière du Lédano sont caractérisées par des dynamiques nutritionnelles similaires, caractéristiques des algues opportunistes (e.g. rapide absorption des nutriments et croissance). Pour autant, les observations de terrain montrent que la forme filamenteuse était globalement prépondérante sur la forme foliaire en termes de biomasse en juin, juillet et septembre.



Deux implications:

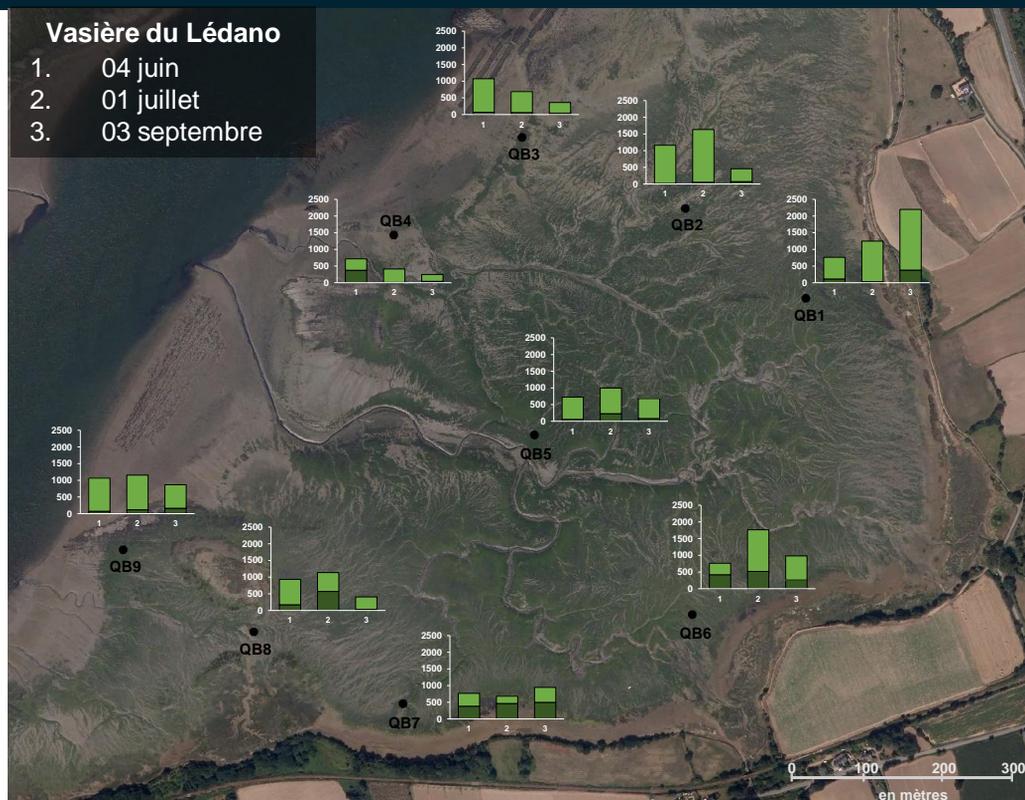
- > Il ne semble pas nécessaire de distinguer les deux types d'algues vertes pour le calcul de l'indicateur biologique « bloom d'algues vertes opportunistes » pour l'évaluation de la qualité de la masse d'eau associée à la vasière du Lédano
- > D'autres facteurs abiotiques / biotiques, encore non-identifiés, sont impliqués dans le contrôle de la composition des biomasses d'algues vertes.

QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

SUIVI *IN SITU* DES BIOMASSES DES DEUX FORMES D'ULVES AU COURS DE LA SAISON 2019

Vasière du Lédano

- 04 juin
- 01 juillet
- 03 septembre



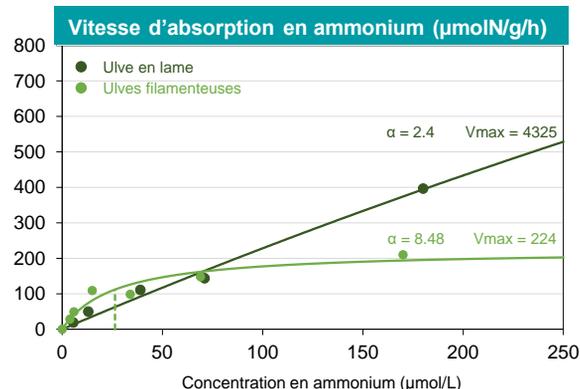
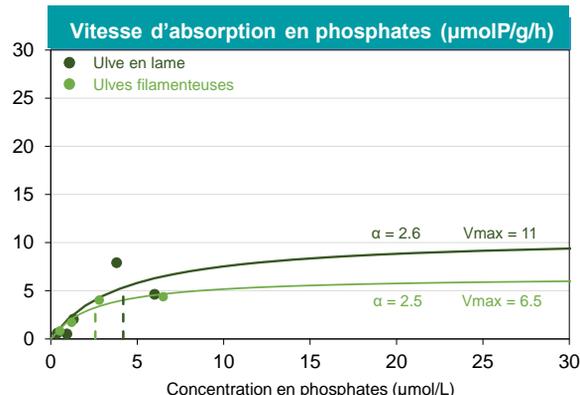
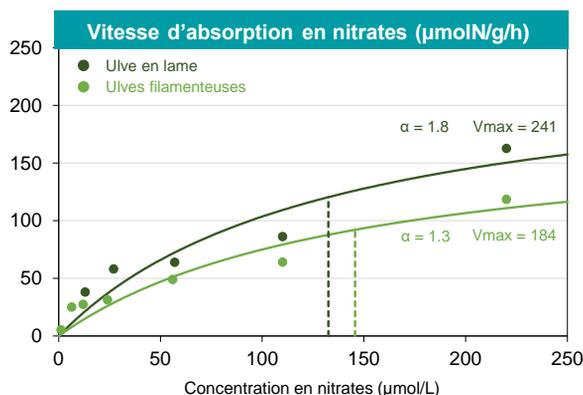
Dominance des ulves filamenteuses sur les biomasses d'algues vertes (à $85,8 \pm 11,5\%$) sur la majorité des sites et aux trois périodes visitées.

Biomasses d'algues vertes (en g, égoutté 1min)

- Ulves filamenteuses
- Ulves en lame

CARACTÉRISATION DE LA DYNAMIQUE NUTRITIONNELLE DES DEUX FORMES D'ULVES

Cinétique d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates pour les deux formes d'ulves (Expérimentation 2)



En réponse à un apport ponctuel de nutriments, les deux types d'ulves ont montré des cinétiques d'absorption en nitrates, phosphates et ammonium très similaires.

- PROJET CIMAV P3 2020 -

COMPLÉMENTS D'ÉTUDES SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET SÉDIMENTOLOGIQUES IMPLIQUÉS DANS LES BLOOMS MACROALGAUX

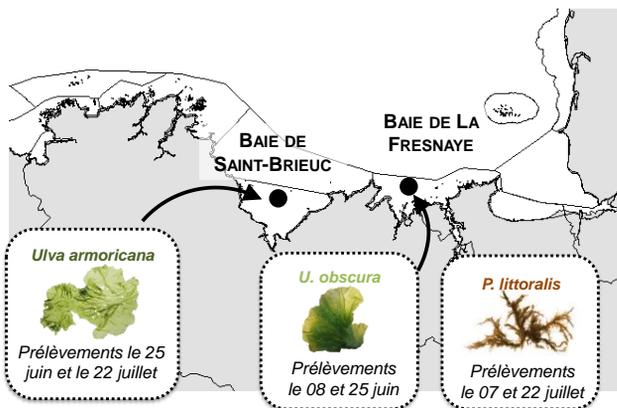
OBJECTIFS

Dans la continuité du projet CARMA, ce projet vise à affiner la caractérisation des deux espèces proliférantes *Ulvaria obscura* et *Pylaiella littoralis*, dont les successions avec l'algue verte du genre *Ulva* sp. sont régulièrement observées en baies de Saint Brieuc, de La Fresnaye et de Douarnenez. Il avait trois objectifs :

- 1 Caractériser leurs quotas azotés (N) et phosphorés (P) de subsistance Q_0 et critique Q_1 spécifiques
- 2 Caractériser les phénomènes de compétition potentiels sur la ressource en nutriments entre ces 2 espèces et *Ulva* sp.
- 3 Mettre au point des modules biologiques spécifiques à *P. littoralis* et *U. obscura* pour le développement du modèle Eco-Mars-Ulves

APPROCHE

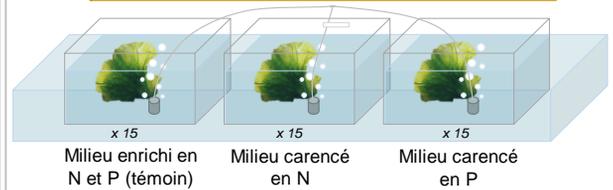
PRÉLÈVEMENTS GUIDÉS PAR LES SURVOLS RCO/RCS MENÉS PAR LE CEVA AU COURS DE LA SAISON 2020



ESTIMATION DES Q_1 ET Q_0 DE *P.LITTORALIS* ET D'*U.OBSCURA*

Incubation de chaque espèce en conditions contrôlées (lumière, température) selon 3 conditions nutritives :

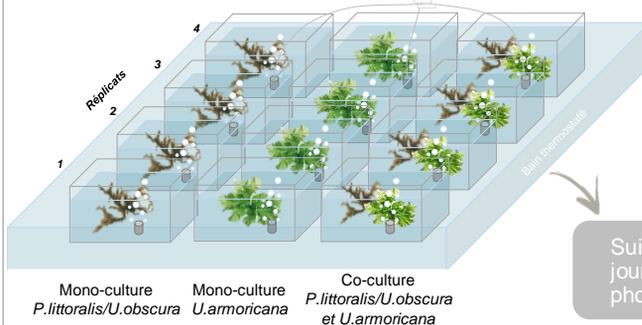
Conditions de lumière contrôlées : 100-150 $\mu\text{mol photon. m}^{-2}\text{s}^{-1}$, cycle J:N 16 : 8



Suivi journalier de la croissance d'*U. obscura* et de *P. littoralis* et de leurs quotas N et P en milieu enrichi et carencé en nutriments (N ou P) pendant 15 jours.

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES DE COMPÉTITION SUR LA RESSOURCE EN NUTRIMENTS ENTRE LES 2 ESPÈCES ET *ULVA* sp.

Incubation des algues opportunistes en mono- et co-culture sous conditions de température et de lumière contrôlées (température, nutriments, lumière). Deux expérimentations de 7 jours :



> ***U. obscura* vs *Ulva* sp.:** 1 condition testée (T = 16°C, milieu enrichi en N et P)

> ***P.littoralis* sp. vs *Ulva* sp.:** 3 conditions testées
Début de saison (T=16°C, milieu enrichi en N et P)
Fin de printemps (T=18°C, milieu enrichi en N et P)
Fin de saison (T=18°C, milieu pauvre en N et P)

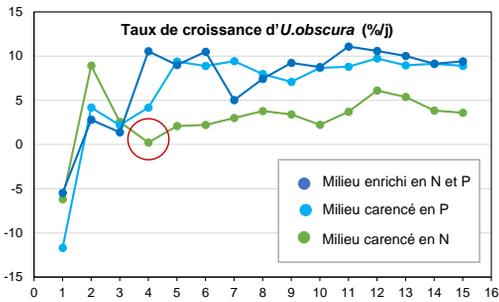
Suivi à J0 et J7 : biomasses et quotas N et P | Suivi journalier: concentrations en nutriments et capacités photosynthétiques des algues

PRINCIPAUX RÉSULTATS

- > Les expérimentations ont permis d'estimer pour la première fois le Q_1N d'*U. obscura* à 1,88 %MS et de déterminer que son Q_0N était < 1,36 %MS et ses Q_1P et Q_0P < 0,041 %MS.
- > *U. armoricana* est plus compétitive à l'absorption et l'assimilation d'azote qu' *U. obscura* en conditions de co-culture et enrichies en azote et phosphore.
- ↪ 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
- > En condition de fin de saison (i.e. faibles concentrations en nutriments dans le milieu), *P. littoralis* est plus compétitive à l'absorption et à l'assimilation d'azote qu' *U. armoricana*, ce qui a favorisé sa croissance au détriment de l'ulve

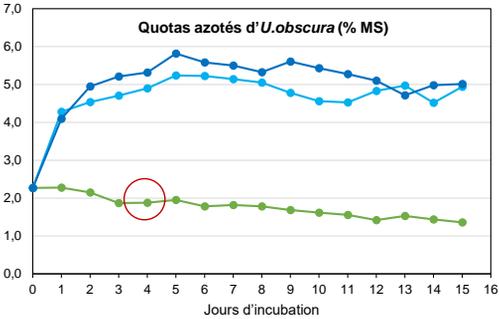
QUELQUES ÉLÉMENTS DÉTAILLÉS

ESTIMATION DES Q_1 ET Q_0 DE *P. LITTORALIS* ET DE *U. OBSCURA*



Les biomasses d'*U. obscura* en milieu carencé en N sont plus faibles qu'en milieu témoin à partir du jour 4, indiquant l'atteinte du Q_1N à **1,88 % MS**. En revanche, le Q_0N n'a pas été atteint et serait par conséquent **< 1,36 % MS**.

La croissance d'*U. obscura* n'a pas été limitée par les faibles concentrations en phosphates du milieu d'incubation carencé en P: les indices Q_1P et Q_0P sont inférieurs à **0,041 % MS**.

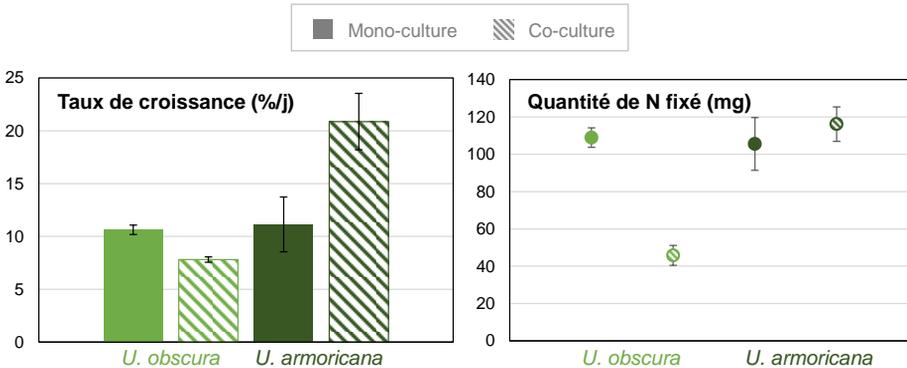


Les expérimentations en conditions contrôlées n'ont pas permis d'estimer les Q_1 et Q_0 en N et P de *P. littoralis*, car les thalles incubés dans le milieu témoin sont entrés en phase de reproduction.



Les thalles incubés dans le milieu témoin sont entrés en phase de reproduction.

COMPÉTITION ENTRE *U. OBSCURA* ET *U. ARMORICANA* SUR LA RESSOURCE EN NUTRIMENTS



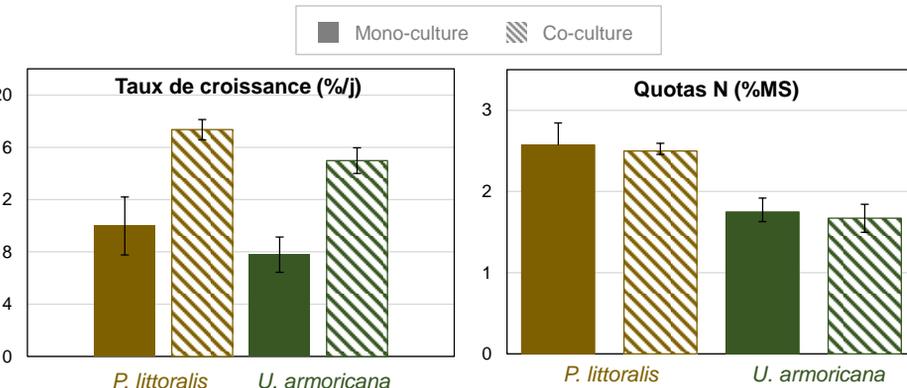
> Les taux de croissance d'*Ulva* sp. étaient plus élevés que ceux d'*U. obscura* en condition de co-culture.

> Les ulves ont fixé de plus grandes quantités d'azote que *U. obscura* en condition de co-culture.

> L'absorption des nitrates par les ulves était plus importante que pour *U. obscura* en condition de mono-culture (données non-montrées)

COMPÉTITION ENTRE *P. LITTORALIS* ET *U. ARMORICANA* SUR LA RESSOURCE EN NUTRIMENTS

Conditions de fin de saison (faibles concentrations en nutriments dans le milieu et température relativement élevée)



> Les taux de croissance de *P. littoralis* étaient plus élevés que ceux d'*U. armoricana* en condition de co-culture.

> *P. littoralis* a fixé de plus grandes quantités d'azote qu'*U. armoricana* en condition de co-culture.

> *P. littoralis* a été plus compétitive à l'absorption en nitrates et ammonium du milieu d'incubation

→ Cohérence avec l'observation, dans les baies à marées vertes bretonnes, des proliférations d'*Ectocarpales* en fin de saison en parallèle du déclin des ulve.

- PROJET CIMAV P3 2015 -

COMPLÉMENTS D'ÉTUDES SUR LES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET SÉDIMENTOLOGIQUES IMPLIQUÉS
DANS LES BLOOMS MACRO-ALGAUX

OBJECTIF

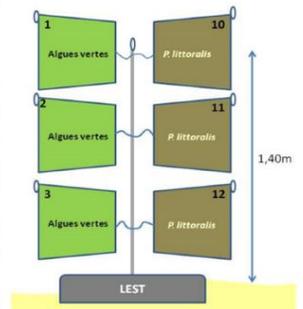


Poursuivre l'amélioration des connaissances sur le développement de l'algue brune filamenteuse *Pylaiella littoralis*, qui prolifère régulièrement dans les baies à algues vertes bretonnes depuis 2006.

- 1 Suivre sa dynamique de croissance saisonnière *in situ*
- 2 Améliorer ses conditions de culture en milieu contrôlé, et trouver un milieu dont les concentrations en nutriments peuvent être abaissées artificiellement

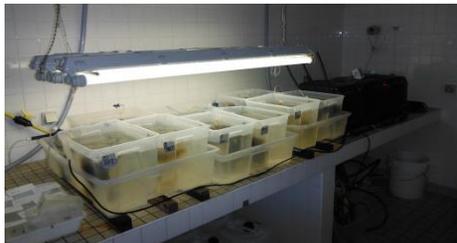
APPROCHE

1 Expérimentation *in situ* menée de juillet à fin septembre 2015 en baie de La Fresnaye



- > Suivi de la croissance de *P. littoralis* en parallèle des algues vertes en présence (identifiées comme *Ulvaria obscura*) tous les 15 jours sur un transect de trois points.
- > Chacune des 2 espèces d'algue a été placée dans trois sacs à mailles fines maintenus par un corps-mort

2 Plusieurs expérimentations en conditions contrôlées consistant à incuber *P. littoralis* :



- > dans plusieurs type d'eau de mer (artificielle, naturelle enrichie et non-enrichie) et, via le suivi de sa croissance, à identifier le milieu de culture le plus approprié
- > dans différentes sources d'eau de mer épurées en utilisant *Ulva* sp. (phytoépuration), et via le suivi de sa croissance, des concentrations en nutriments du milieu et des quotas N et P, trouver un milieu permettant à l'algue d'épuiser le milieu et ses stocks internes en nutriments.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

- > *P. littoralis* est capable de perdurer tout au long de l'année en baie de La Fresnaye, mais les conditions environnementales (notamment la lumière) et la compétition avec d'autres espèces opportunistes semblent être des facteurs impactant son développement.
- > Le milieu de culture basé sur de l'eau de mer artificielle ne convient pas à la mise en culture de *P. littoralis*. L'eau de mer naturelle devra être utilisée pour les expérimentations futures.
- > L'écophysiole de *P. littoralis* semble varier selon la période de l'année. La mise en place de nouvelles expérimentations devra prendre en compte cette variation saisonnière.
- > L'utilisation des ulves pour diminuer les concentrations en nutriments du milieu présente des limites en termes de reproductibilité.

