

CENTRE D'ÉTUDE
& DE VALORISATION
DES ALGUES



ALGAE TECHNOLOGY
& INNOVATION
CENTRE

Compléments d'études sur les processus biologiques et sédimentologiques impliqués dans la marée verte

CIMAV P3 – Volet 1

Janvier 2024

Marine LASBLEIZ : Chef de projet Ecophysiologie et qualité de l'eau
Sébastien BOSCH : Technicien Environnement Marin
Pierre-Emmanuel OMS : Chef de projet Océanographie et Modélisation
Sylvain BALLU : Chef de projet Surveillance Marée Verte
Sophie RICHIER : Responsable de Pôle EENVI

CEVA



SOMMAIRE

FIGURES	1
TABLEAUX	2
CONTEXTE ET OBJECTIFS	3
METHODOLOGIE	5
1. CAMPAGNES DE PRELEVEMENT	5
2. EXPERIMENTATION ECOPHYSIOLOGIQUE	5
3. ANALYSES STATISTIQUES POUR L'IDENTIFICATION DES FACTEURS DE CONTROLE DES PARAMETRES V_{MAX} ET K_M	8
RESULTATS	9
1. EVALUATION DES QUOTAS AZOTES ET PHOSPHORES DES ALGUES	9
2. DETERMINATION DES PARAMETRES CINETIQUES	10
3. IDENTIFICATION DES CORRELATIONS ENTRE LES PARAMETRES V_{MAX} ET K_M ET LES CONDITIONS PHYSICO-CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES DU MILIEU.	12
DISCUSSION	14
1. EVOLUTION SAISONNIERE DES PARAMETRES CINETIQUES D'ABSORPTION EN NITRATES (V_{MAX} ET K_M) DES ULVES SUR TROIS ANNEES CONSECUTIVES (2021-2023)	14
2. COMPARAISON AUX PARAMETRES CINETIQUES D'ABSORPTION EN NITRATES (V_{MAX} ET K_M) DES ULVES APPLIQUES DANS LE MODELE MARS3D-ULVE	15
3. IDENTIFICATION DE NOUVEAUX FACTEURS DE CONTROLE DES PARAMETRES CINETIQUES D'ABSORPTION EN NITRATES DES ULVES.	20
CONCLUSION	23
ANNEXES	26



FIGURES

Figure 1. Schéma du dispositif expérimental.....	6
Figure 2. Représentation graphique type des vitesses d'absorption d'un nutriment (V) en fonction de la concentration initiale de ce nutriment (C), suivant l'équation de Michaelis-Menten.	7
Figure 3. Quotas azotés (a) et phosphorés (b) des ulves mesurés mensuellement de mai à septembre avant chaque expérimentation au temps T0 (écart-type, n = 4). Les courbes hachurées signalent le changement d'espèce de <i>U. armoricana</i> (holotype <i>U. lacinulata</i> (Kützting) Wittrick, 1882) à <i>U. rotundata</i> (holotype <i>U. lactuca</i> (Linnaeus) 1753) à partir de juillet sur le site de prélèvement. Les quotas critique (Q ₁) et de subsistance (Q ₀) en azote et phosphore sont représentés en gris.	9
Figure 4. Vitesses d'absorption en nitrates des ulves en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation obtenues de mai à septembre (a-e) (n=3).	11
Figure 5. Evolution saisonnière des paramètres V _{max} (a) et K _m (b) relatifs aux cinétiques d'absorption en nitrates d' <i>Ulva</i> spp. (écart-type, n=3). Les courbes hachurées signalent le changement d'espèce de <i>U. armoricana</i> (holotype <i>U. lacinulata</i> (Kützting) Wittrick, 1882) à <i>U. rotundata</i> (holotype <i>U. lactuca</i> (Linnaeus) 1753) à partir de juillet dans le milieu.....	12
Figure 6. Projections des 10 variables (signification des intitulés détaillée dans le Tableau 3) selon les plans des dimensions 1x2 (a) et 1x3 (b) issues d'une analyse de composante principale comprenant 15 individus.	13
Figure 7. Evolution saisonnière des paramètres V _{max} (a) et K _m (b) relatifs aux cinétiques d'absorption en nitrates d' <i>Ulva</i> spp. (écart-type, n=3) déterminés au cours des saisons 2021, 2022 et 2023. Les courbes hachurées signalent un changement d'espèce au cours de la saison de <i>U. armoricana</i> (holotype <i>U. lacinulata</i> (Kützting) Wittrick, 1882) à <i>U. rotundata</i> (holotype <i>U. lactuca</i> (Linnaeus) 1753).	14
Figure 8. Données V _{max} et K _m des cinétiques d'absorption en nitrates des ulves appliquées dans le modèle et obtenues expérimentalement à partir des études CIMAV P3 2021, 2022 et 2023 (écart-type, n=3).....	16
Figure 9. Comparaison des vitesses d'absorption en nitrates calculées par le modèle aux vitesses d'absorption estimées expérimentalement à partir des études CIMAV P3 2021, 2022 et 2023.	17
Figure 10. Somme des résidus entre les vitesses d'absorption en nitrates estimées par le modèle et celles obtenues expérimentalement pour chaque couple de valeurs V _{max} (0 - 1000 μmol.g ⁻¹ .h ⁻¹) et K _m (0 - 200 μmol.L ⁻¹) (a) et comparaison entre les vitesses d'absorption en nitrates expérimentales et celles calculées par le modèle avec les nouvelles valeurs de V _{max} (227 μmol.g ⁻¹ .h ⁻¹) et K _m (26 μmol.g ⁻¹ .h ⁻¹) (b).	18
Figure 11. Cinétiques d'absorption en nitrates des ulves déterminées expérimentalement (points) et estimées par le modèle (ligne) de mai à septembre (a-e) au cours des trois saisons 2021, 2022 et 2023 (écart-type, n=3).	19
Figure 12. Evolution saisonnière des surfaces d'algues vertes échouées en baie de Saint-Brieuc (Yffiniac et Morieux) en 2021, 2022 et 2023 par comparaison à la moyenne saisonnière calculée sur la période 2002 à 2022.	20
Figure 13. Evolutions saisonnières des flux terrigènes azotés associés aux principaux cours d'eau alimentant la baie de Saint-Brieuc (a) et des quotas azotés des ulves de la baie de Saint-Brieuc (b) en 2021, 2022 et 2023 (écart-type, n=4). Les lignes pointillées grises représentent le quotas critique (Q ₁ N) et de subsistance (Q ₀ N) en azote.....	21



TABLEAUX

<i>Tableau 1. Température d'incubation et cycle de photopériode appliqué chaque mois pour les expérimentations d'écophysiologie.....</i>	<i>6</i>
<i>Tableau 2. Description des paramètres environnementaux et biologiques compilés de mai à septembre pour les années 2021 à 2023.</i>	<i>8</i>
<i>Tableau 3. Qualité de projection de chaque variable (\cos^2) cumulée sur les trois dimensions (Dim.) successives et contribution respective à chacune des trois dimensions.</i>	<i>13</i>
<i>Tableau 4. Synthèse des données de paramètres cinétiques d'absorption en nitrates issues de la littérature et des précédentes études CEVA.</i>	<i>15</i>



CONTEXTE ET OBJECTIFS

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

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

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

Le présent rapport concerne l'action 1 qui a été menée de mai à septembre 2023. L'action 2 se déroulant sur la période hivernale (décembre 2023 à février 2024) fera l'objet d'un deuxième rapport qui sera livré en décembre 2024.

Dans le modèle, l'absorption en nitrates est décrite par une équation de type « Michaelis-Menten », qui est contrôlée par les paramètres V_{\max}^1 et K_m^2 . Ces paramètres ont un impact significatif sur la sortie du modèle en termes d'échouages des algues vertes. Ayant été initialement définis par calibration de manière à reproduire des données de quotas en azote et phosphore mesurés *in situ* (Perrot *et al.* 2014), une validation de ces paramètres par méthode expérimentale est donc indispensable pour consolider le modèle MARS3D-Ulve. Cette validation a donc nécessité d'acquérir un jeu de données robuste sur plusieurs années de manière à intégrer la variabilité interannuelle liée aux conditions climatiques et de potentiellement identifier d'autres facteurs de contrôle des paramètres V_{\max} et K_m actuellement non pris en compte dans le modèle.

Dans ce contexte, le CEVA a poursuivi, en 2023, **la caractérisation de l'évolution saisonnière (de mai à septembre) des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates des algues vertes *Ulva* spp.** Cette acquisition visait à (1) valider ou redéfinir les valeurs de V_{\max} et K_m utilisées actuellement dans le modèle

¹ Vitesse maximale d'absorption en nutriments

² Constante de demi-saturation, correspondant à la concentration en nutriment pour laquelle la vitesse est égale à la moitié de V_{\max} .



MARS3D-Ulve et à (2) approfondir l'identification des facteurs de contrôle de ces paramètres, dans le but ultime de pouvoir évaluer leur variabilité saisonnière et de l'intégrer au modèle.



METHODOLOGIE³

1. Campagnes de prélèvement

Les campagnes de prélèvement ont été conduites mensuellement de mai à septembre 2023 (02/05, 05/06, 10/07, 07/08 et 04/09) au niveau de la plage du Lermot située dans la baie de Saint-Brieuc afin d'étudier les mêmes populations que les précédents programmes (CARMA, CIMAV P3 2020, 2021). Au cours de la saison, deux espèces d'ulves ont dominé successivement les biomasses d'algues vertes sur le site d'étude : *U. armoricana* (holotype *U. lacinulata* (Kützinger) Wittrick, 1882) de mai à juillet et *U. rotundata* (holotype *U. lactuca* (Linnaeus) 1753) d'août à septembre.

Sur le terrain, toute biomasse épiphytée a été écartée dans la mesure du possible. Les biomasses prélevées ont été essorées avec précaution pour retirer l'excédent d'eau et transportées en glacière à l'obscurité. La température du milieu a été mesurée au moment du prélèvement afin de définir les conditions d'incubation en milieu contrôlé.

De retour au laboratoire, les capacités photosynthétiques des algues ont été estimées par des mesures en fluorimétrie (Diving-PAM II, Walz). Cette détermination permet notamment de vérifier le bon état physiologique des algues et donc de guider le prélèvement de la biomasse algale pour la réalisation des expérimentations écophysologiques. Les algues ont été triées et rincées minutieusement plusieurs fois si nécessaire à l'eau de mer pour supprimer tout résidu de sable, de débris végétaux ou d'animaux. L'emploi de l'eau de mer est indispensable pour éviter la lyse des cellules algales induite par l'usage d'eau douce. Les algues ont été stockées dans des bacs d'acclimatation sur une période de 48h dans une eau de mer filtrée enrichie en nutriments (N/P) et sous conditions contrôlées de lumière et de température.

2. Expérimentation écophysologique

Les paramètres cinétiques d'absorption en nitrates ont été déterminés mensuellement tout au long de la saison de prolifération, *via* une expérimentation écophysologique à court terme (Lotze et Schramm, 2000). Les macro-algues, issues des bacs d'acclimatation, ont été incubées dans 5 L d'eau de mer filtrée (à 1 µm) selon une gamme de concentrations en nitrates allant de 0 à 200 µmol.L⁻¹ (Figure 1). Un apport minimum en phosphates (3 µmol.L⁻¹) a été ajouté afin d'éviter toute carence. Chaque concentration a été réalisée en triplicat. En parallèle des incubations, un béccher « contrôle » rempli d'eau de mer filtrée (sans algue) a été placé dans les mêmes conditions.

Un échantillon d'eau de mer (50 mL) a été prélevé dans chacun des milieux d'incubation pour l'estimation des concentrations en nitrates en début d'expérimentation (T0) et au bout de 30 minutes d'incubation (T30). Les échantillons ont été empoisonnés avec une solution de chlorure mercurique à 6 g/L, de manière à assurer la stabilité des échantillons (Garcia et al. 2015). L'estimation des concentrations en nitrates a été réalisée à partir d'un dosage spectrophotométrique suivant le protocole de Schnetger et al. (2014).

Les incubations ont été réalisées dans des bécchers en polypropylène de 5 L. Les algues ont été incubées à des valeurs de température et de photopériode dictées par les conditions *in situ* au moment du prélèvement (Tableau 1). La température des bécchers expérimentaux a été régulée par l'action

³ Il s'agit de la même méthodologie que celle utilisée pour les études CIMAV P3 2021 et 2022.



combinée de résistances thermiques et d'un groupe froid. Une intensité lumineuse de 150 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ et un système de bullage en continu ont été appliqués. Des mesures de concentration en azote et phosphore dans les tissus algaux ont été effectuées en début d'expérimentation de manière à évaluer leur statut nutritionnel (Villares et Carballeira, 2004).

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

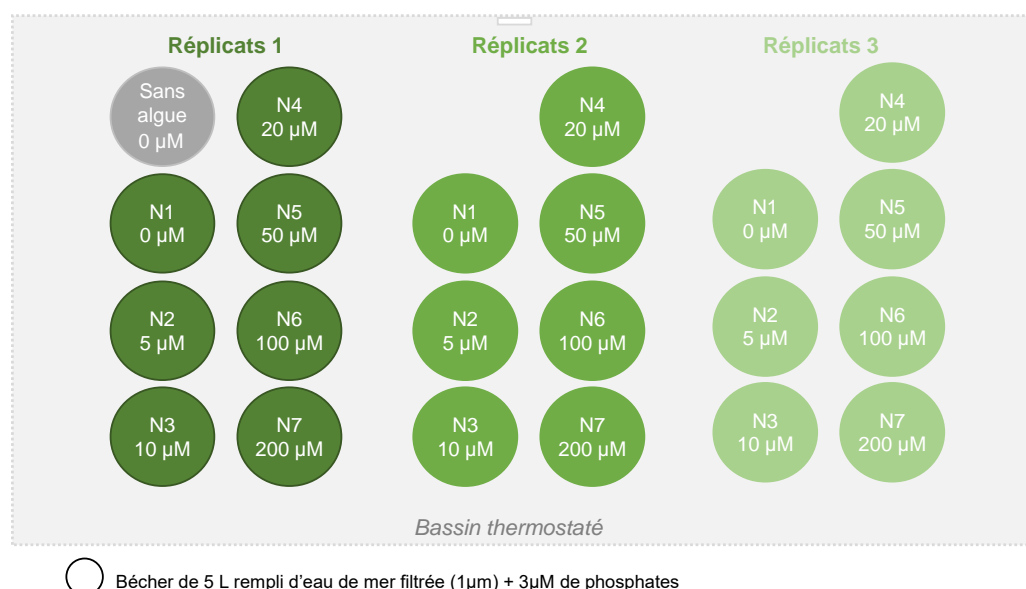


Figure 1. Schéma du dispositif expérimental.

Tableau 1. Température d'incubation et cycle de photopériode appliqué chaque mois pour les expérimentations d'écophysiologie.

Mois	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
Cycle J : N	15 : 9	16 : 8	16 : 8	15 : 9	13 : 11
Température de l'eau à Saint-Brieuc (°C)	16	18	19	19	20

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

$$V = \frac{(C_i - C_f) \times Vol}{t \times MS} \quad \text{Eq. 1}$$

Avec C_i , la concentration en nitrates contenus dans l'eau à T_0 (en $\mu\text{mol.L}^{-1}$) ; C_f , la concentration en nitrates contenus dans l'eau à T_{30} (en $\mu\text{mol.L}^{-1}$) ; Vol , le volume d'eau durant l'intervalle de temps (en L) ; t la durée de l'intervalle de temps (en h) ; MS , la matière sèche des algues incubées (en g).

Les vitesses d'absorption en nitrates ont ensuite été représentées graphiquement en fonction des concentrations initiales mesurées (Figure 2).

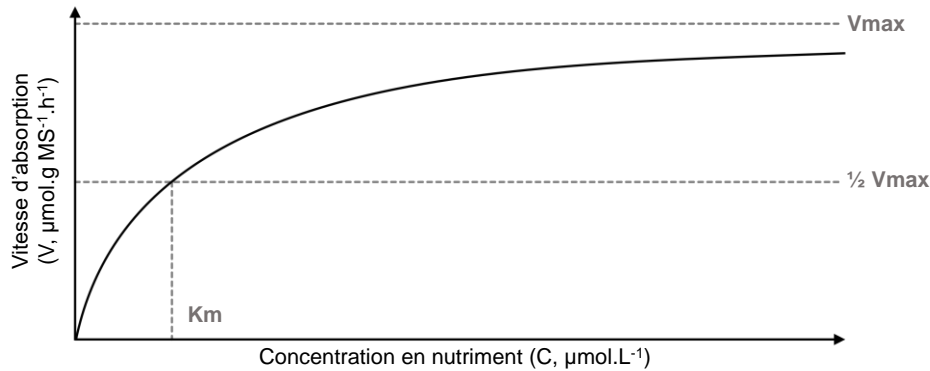


Figure 2. Représentation graphique type des vitesses d'absorption d'un nutriment (V) en fonction de la concentration initiale de ce nutriment (C), suivant l'équation de Michaelis-Menten.

La vitesse maximale d'absorption (V_{max}) et la constante de demi-saturation (K_m), paramètres écophysiologiques caractéristiques de l'absorption en nutriments d'un organisme tel que les macroalgues, ont ensuite été calculées en faisant passer, par les points correspondant aux vitesses d'absorption calculées, une courbe de Michaelis-Menten (Eq. 2).

$$V = \frac{(V_{max} \times C_i)}{(K_m + C_i)} \quad \text{Eq. 2}$$

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

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

L'équation de Michaelis-Menten a été déterminée par une régression non-linéaire de type : $f=ax / (b+x)$ avec itérations, à partir de l'outil *Solver* du logiciel *Excel*. Cet outil d'analyse permet de calculer les valeurs optimales cibles (V_{max} et K_m) en utilisant la méthode des moindres carrés (Eq. 3) :

$$\sum_{i=1}^n (V_{prédite} - V)^2 \quad \text{Eq. 3}$$

La pente initiale (α) a été calculée à partir des valeurs de V_{max} et K_m selon la formule suivante (Eq. 4) :

$$\alpha = \frac{V_{max}}{K_m} \quad \text{Eq. 4}$$



3. Analyses statistiques pour l'identification des facteurs de contrôle des paramètres V_{max} et K_m

Afin d'identifier des facteurs de contrôle des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates (V_{max} et K_m) des ulves autres que ceux déjà intégrés dans le modèle (*i.e.* quotas azotés), une compilation des conditions environnementales pouvant jouer un rôle sur leur évolution a été réalisée de mai à septembre sur les trois années d'études (2021, 2022 et 2023) (Tableau 2). Les données de durée d'ensoleillement, rayonnement global, force du vent maximale et les températures minimale et maximale de l'air correspondent à des moyennes mensuelles du mois précédent l'expérimentation écophysiological. Ces données ont été estimées à partir de la base de données de la station météorologique METAR / SYNOP de Saint-Brieuc (lat 48,54°N, long. 2,85°O Météo-France). La température de l'eau de mer a été déterminée mensuellement dans le cadre de ce programme. Les surfaces d'algues vertes échouées du mois précédent le prélèvement proviennent de la base de données des suivis marées vertes réalisée par le CEVA dans le cadre des suivis RCO/RCS de la DCE et intègrent les sites de Morieux et d'Yffiniac. Les flux terrigènes en azote du mois précédent le prélèvement ont également été calculés dans le cadre de ces suivis (CIMAV P1 2021, 2022 et 2023), à partir des bases de données de débits et de concentrations en nutriments mesurés au niveau des principaux cours d'eau alimentant la baie de Saint-Brieuc, à savoir le Gouët, l'Urne et le Gouessant.

Tableau 2. Description des paramètres environnementaux et biologiques compilés de mai à septembre pour les années 2021 à 2023.

Paramètre	Unité	Description	Source
Durée d'ensoleillement	h	Moyenne mensuelle de la durée journalière d'ensoleillement du mois précédent	Station météorologique METAR/SYNOP de St-Brieuc
Rayonnement global	J/cm ²	Moyenne mensuelle du rayonnement global journalier du mois précédent	
Force du vent maximale	km/h	Moyenne mensuelle de la force du vent maximale sur 24h du mois précédent	
Température de l'air minimale	°C	Température minimale mesurée au cours du mois précédent	
Température de l'air maximale	°C	Température maximale mesurée au cours du mois précédent	
Température de l'eau de mer	°C	Température de l'eau <i>in situ</i> mesurée au moment du prélèvement	CIMAV P3 2021, 2022 et 2023
Surface d'algues vertes échouées	ha	Somme des surfaces d'algues vertes échouées estimées mensuellement sur Morieux et Yffiniac du mois précédent	Suivis marées vertes RCO/RCS
Flux terrigènes azotés	kg/mois	Somme des flux d'azote inorganique calculés sur le mois précédent	

Ce jeu de données a été mis en relation avec les données de V_{max} et K_m en nitrates acquises mensuellement sur la même période dans le cadre ce programme. Une analyse de composante principale (ACP ; 15 individus, 10 variables) a été effectuée sur ces jeux de données afin de mettre en évidence des corrélations entre les différentes variables et identifier plus précisément des corrélations entre les paramètres cinétiques d'absorption en nitrates et les conditions biotiques et abiotiques compilées (Tableau 2). L'analyse statistique a été réalisée au moyen du logiciel Statistica V. 14.0 (TIBCO Software Inc.)



RESULTATS

1. Evaluation des quotas azotés et phosphorés des algues

Les quotas azotés et phosphorés des algues ont été estimés au temps T₀, avant la réalisation des expérimentations d'écophysiologie mensuelles (Figure 3). Les données brutes sont fournies en Annexe 1.

Les quotas azotés élevés en mai ($3,10 \pm 0,12$ g/100g MS) ont diminué jusqu'en juillet, atteignant dès juin, des valeurs inférieures au quota critique Q₁N ($1,80 \pm 0,09$ et $1,32 \pm 0,05$ g/100g MS en juin et juillet respectivement). Les quotas azotés ont augmenté en août ($2,22 \pm 0,23$ g/100g MS) avant de chuter à nouveau en septembre ($1,11 \pm 0,18$ g/100g MS). Ces résultats suggèrent que la croissance des ulves a été limitée par l'azote à plusieurs reprises au cours de la saison : en juin, juillet et septembre.

En revanche, le phosphore n'était pas un facteur limitant, comme le témoignent les valeurs de quotas phosphorés supérieures au quota critique Q₁P (0,125 g/100g MS). Les quotas phosphorés ont montré une augmentation progressive typique au cours de la saison de mai à juillet (passant de $0,128 \pm 0,012$ à $0,249 \pm 0,031$ g/100g MS). Les quotas phosphorés sont restés stables en août ($0,230 \pm 0,007$ g/100g MS) et ont ensuite diminué en septembre ($0,177 \pm 0,007$ g/100g MS).

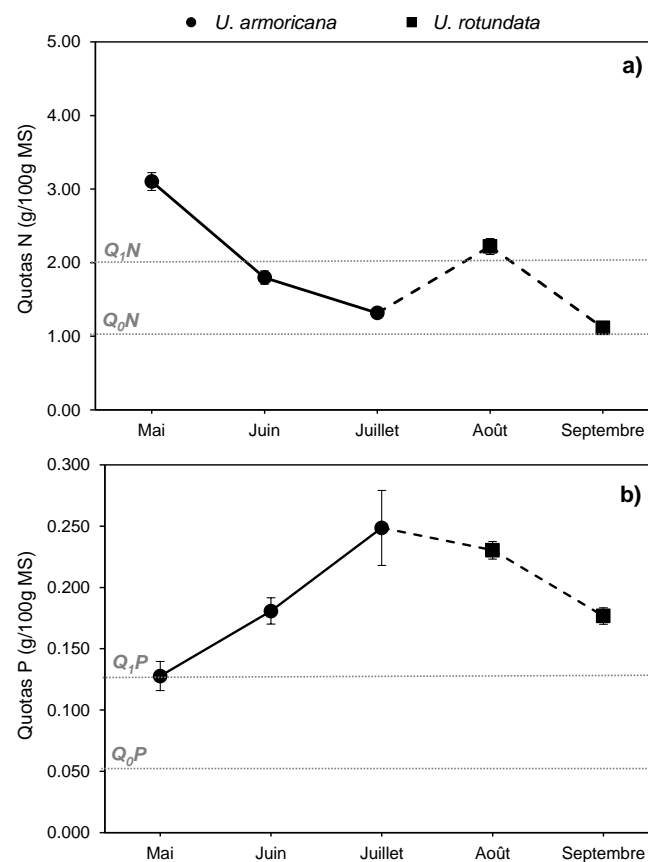


Figure 3. Quotas azotés (a) et phosphorés (b) des ulves mesurés mensuellement de mai à septembre avant chaque expérimentation au temps T₀ (écart-type, n = 4). Les courbes hachurées signalent le changement d'espèce de *U. armoricana* (holotype *U. lacunculata* (Kützting) Wittrick, 1882) à *U. rotundata* (holotype *U. lactuca* (Linnaeus) 1753) à partir de juillet sur le site de prélèvement. Les quotas critique (Q₁) et de subsistance (Q₀) en azote et phosphore sont représentés en gris.



2. Détermination des paramètres cinétiques

Les vitesses d'absorption en nitrates des ulves (Figure 4) ainsi que les paramètres cinétiques associés (Figure 5) ont été estimés à partir des concentrations en nitrates des milieux d'incubation mesurés à T0 et T30 (Annexe 2). Pour l'ensemble des cinq expérimentations menées mensuellement de mai à septembre, les courbes représentant les vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations en nitrates du milieu ont suivi une hyperbole caractéristique de l'équation de Michaelis-Menten, avec une saturation des vitesses d'absorption à un niveau de concentration donné.

De mai à juillet, les V_{\max} des cinétiques d'absorption en nitrates ont pratiquement doublé, passant de $115,4 \pm 25,3$ à $221,8 \pm 23,1 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Les V_{\max} ont ensuite fortement diminué en août pour atteindre des valeurs proches de celles relevées en mai ($105,3 \pm 5,0 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$). Des valeurs légèrement supérieures ont ensuite été mesurées en septembre ($137,5 \pm 10,2 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$).

Les valeurs K_m sont restées globalement comprises entre $18,2 \pm 2,3 \mu\text{mol.L}^{-1}$ et $27,0 \pm 2,6 \mu\text{mol.L}^{-1}$ de mai à septembre, excepté en juillet où un maximum a été atteint à $45,3 \pm 7,3 \mu\text{mol.L}^{-1}$.

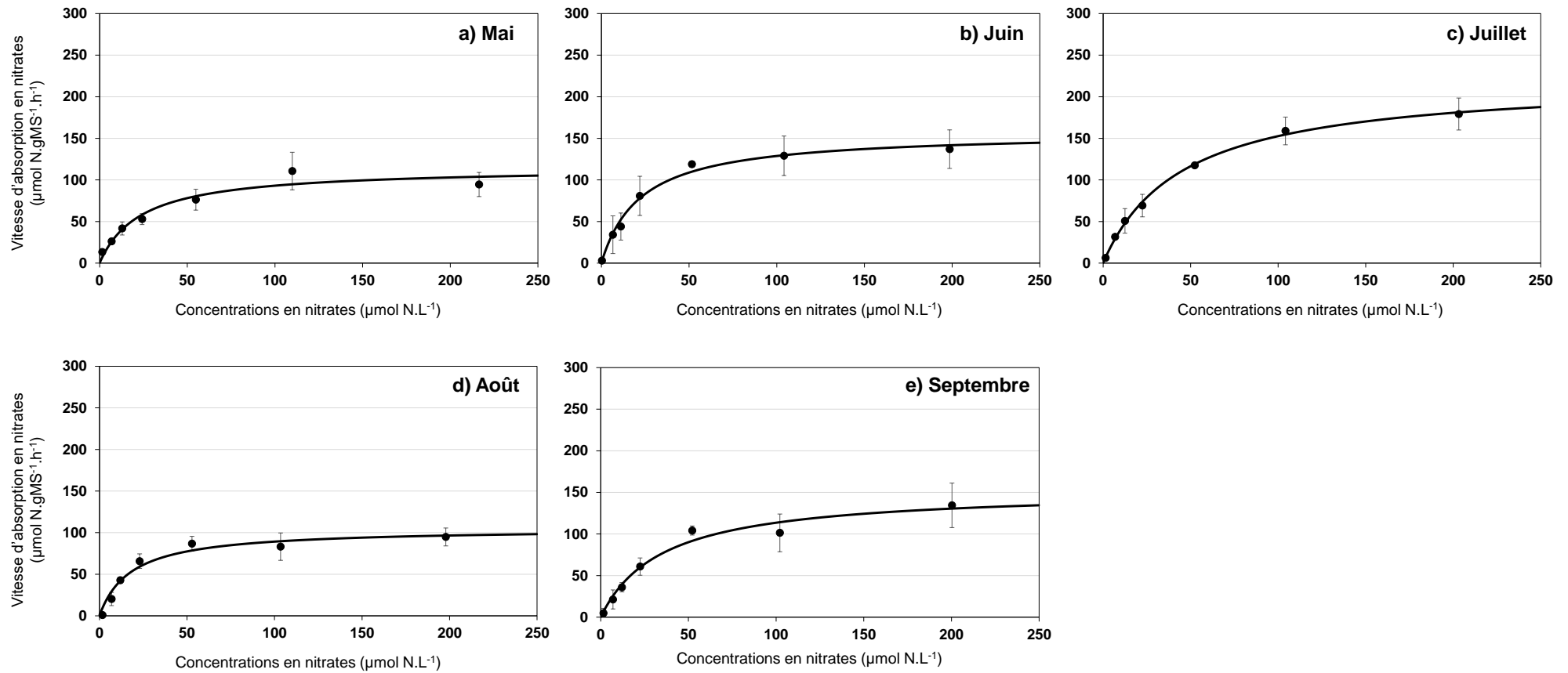


Figure 4. Vitesses d'absorption en nitrates des ulves en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation obtenues de mai à septembre (a-e) (n=3).

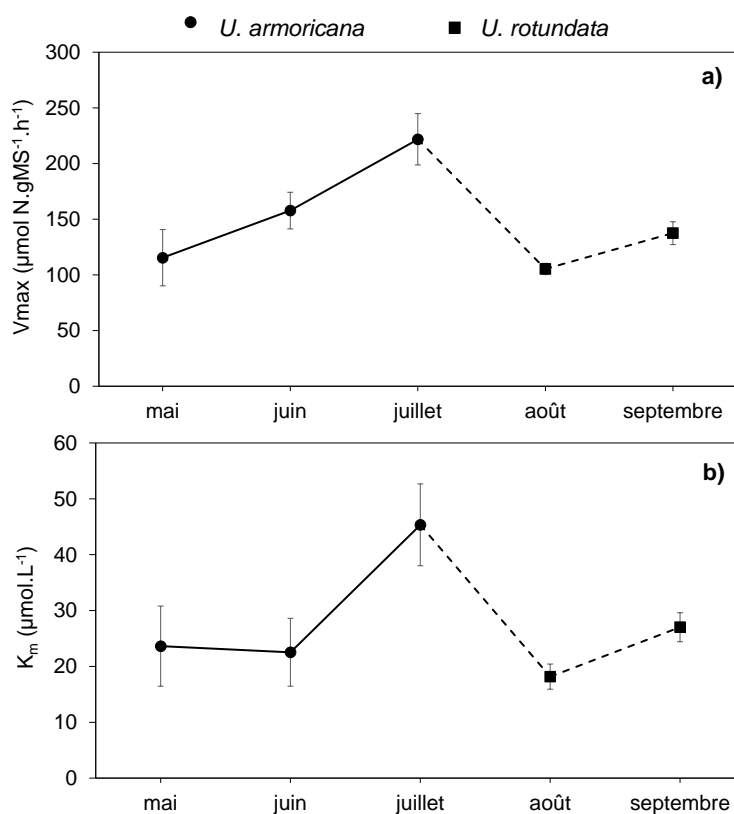


Figure 5. Evolution saisonnière des paramètres V_{max} (a) et K_m (b) relatifs aux cinétiques d'absorption en nitrates d'*Ulva* spp. (écart-type, n=3). Les courbes hachurées signalent le changement d'espèce de *U. armoricana* (holotype *U. lacinulata* (Kützinger) Wittrick, 1882) à *U. rotundata* (holotype *U. lactuca* (Linnaeus) 1753) à partir de juillet dans le milieu.

3. Identification des corrélations entre les paramètres V_{max} et K_m et les conditions physico-chimiques et biologiques du milieu.

Une ACP a été réalisée sur un jeu de données comprenant 15 individus (5 mois sur trois années) et 10 variables Tableau 3

Les trois premières dimensions expliquent respectivement 36,8 %, 21,2 %, et 17,5 % de l'inertie des variables, soit 75,5 % en cumulés (Figure 6). La qualité de projection des variables V_{max} et K_m n'est suffisante que sur la dimension 3 ($\cos^2 > 0,40$). Leur contribution à la création de la dimension 3 est significative ($> 0,25$). Néanmoins, aucune autre variable testée n'est liée à cette dimension (Tableau 3). En conséquence, l'ACP réalisée ne permet pas d'identifier de corrélation entre les paramètres cinétiques d'absorption en nitrates et les facteurs biotiques et abiotiques sélectionnés.

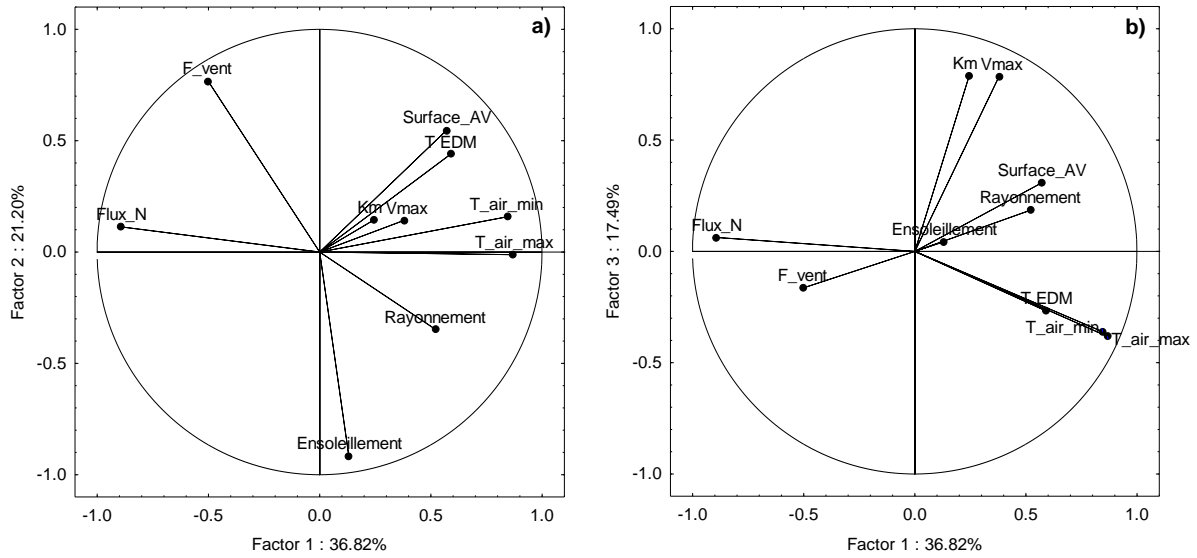


Figure 6. Projections des 10 variables (signification des intitulés détaillée dans le Tableau 3) selon les plans des dimensions 1x2 (a) et 1x3 (b) issues d'une analyse de composante principale comprenant 15 individus.

Tableau 3. Qualité de projection de chaque variable (\cos^2) cumulée sur les trois dimensions (Dim.) successives et contribution respective à chacune des trois dimensions.

Variable	Description	Cos ²			Contribution		
		Dim. 1	Dim. 2	Dim. 3	Dim. 1	Dim. 2	Dim. 3
V _{max}	Vitesse d'absorption maximale en nitrate	0.144	0.164	0.780	0.039	0.010	0.352
K _m	Constante de demi-saturation pour les nitrates	0.060	0.081	0.705	0.016	0.010	0.357
T EDM	Température in situ de l'eau de mer	0.349	0.544	0.616	0.095	0.092	0.041
Ensoleillement	Durée d'ensoleillement	0.017	0.856	0.858	0.005	0.396	0.001
Rayonnement	Rayonnement global	0.271	0.392	0.426	0.074	0.057	0.020
F _{vent}	Force du vent maximale	0.251	0.838	0.865	0.068	0.277	0.015
T _{air_min}	Température de l'air minimale	0.716	0.741	0.872	0.195	0.012	0.075
T _{air_max}	Température de l'air maximale	0.750	0.750	0.896	0.204	0.000	0.083
Flux _N	Flux terrigènes en azote	0.798	0.811	0.815	0.217	0.006	0.002
Surface _{AV}	Surface d'algues vertes	0.325	0.624	0.718	0.088	0.141	0.054



DISCUSSION

1. Evolution saisonnière des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates (V_{\max} et K_m) des ulves sur trois années consécutives (2021-2023)

Les évolutions saisonnières des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates des ulves estimées en baie de Saint-Brieuc de 2021 à 2023 sont représentées en Figure 7. Cette figure met en évidence une variabilité interannuelle des paramètres V_{\max} et K_m au cours des trois saisons consécutives. Ces deux paramètres semblent globalement suivre la même évolution au cours de la saison, même si celle-ci apparaît plus marquée pour les V_{\max} que pour le K_m . Les constantes de demi-saturation semblent en effet évoluer dans un intervalle de valeurs comprises entre 20 et 50 $\mu\text{mol.L}^{-1}$.

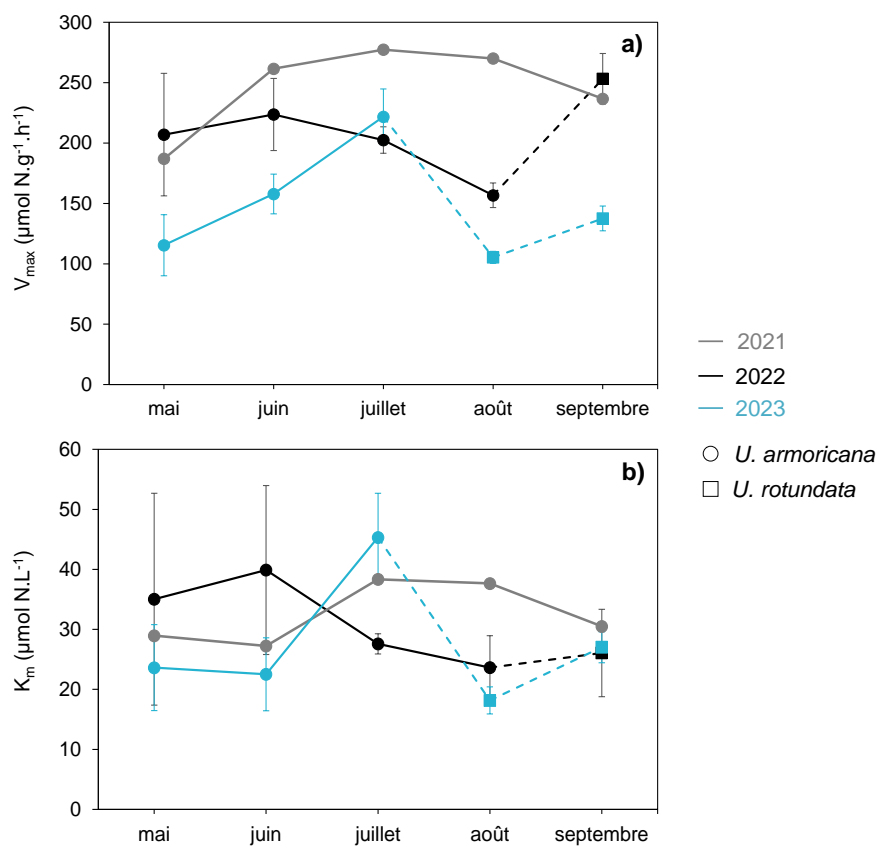


Figure 7. Evolution saisonnière des paramètres V_{\max} (a) et K_m (b) relatifs aux cinétiques d'absorption en nitrates d'*Ulva* spp. (écart-type, n=3) déterminés au cours des saisons 2021, 2022 et 2023. Les courbes hachurées signalent un changement d'espèce au cours de la saison de *U. armoricana* (holotype *U. lacinulata* (Kützinger) Wittrick, 1882) à *U. rotundata* (holotype *U. lactuca* (Linnaeus) 1753).

Cette variabilité interannuelle des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates des ulves est cohérente avec la variabilité des valeurs de V_{\max} et K_m documentées dans la littérature (Tableau 4). Différents facteurs chimiques (e.g. concentrations en nutriments), physiques (e.g. lumière, température, dessiccation, cycle émerSION/immersion) et biologiques (e.g. statut nutritionnel, état physiologique, cycle de vie) (Wallentinus 1984; Auby et al. 1994; Valiela et al. 1997 ; Harrison et Hurd, 2001) impactent les capacités d'absorption des algues. L'évolution de ces différents facteurs au cours



de la saison engendre donc généralement une évolution des paramètres V_{max} et K_m des algues. Comme précisé dans le rapport CIMAV P3 2022, l'estimation des V_{max} et K_m au moyen d'expérimentations en conditions contrôlées de laboratoire permet de maîtriser la majorité de ces facteurs de contrôle (lumière, température, nutriments), de limiter les facteurs de stress (dessiccation, émergence des thalles), et d'approcher d'au plus près les valeurs V_{max} et K_m propres aux algues prélevées *in situ*, caractérisées par leur propre histoire biologique (*i.e.* cycle de vie, état physiologique).

Tableau 4. Synthèse des données de paramètres cinétiques d'absorption en nitrates issues de la littérature et des précédentes études CEVA.

Espèce / Genre	Lieu de prélèvement	Date de prélèvement	Conditions expérimentales	Absorption en nitrates		Référence
				V_{max} ($\mu\text{mol/g/h}$)	K_m ($\mu\text{mol/L}$)	
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	juil-90	Flux, température et luminosité extérieures	207	30.0	CEVA, 1990
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	juil-90	Flux, température et luminosité extérieures	48.5	3.0	CEVA, 1990
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	août-90	Flux, température et luminosité extérieures	207	40.0	CEVA, 1990
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc (Lermot)	juil-09	Flux, température et luminosité extérieures	132	27.1	CEVA, CIMAV P3, 2009
<i>Ulva rotundata</i>	Douarnenez	août-09	Flux, température et luminosité extérieures	64.9	13.2	CEVA, CIMAV P3, 2009
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	avr-10	Flux, température et luminosité extérieures	146	6.6	CEVA, CIMAV P3, 2010
<i>Ulva armoricana</i>	Rance	mai-10	Flux, température et luminosité extérieures	223	46.0	CEVA, CIMAV P3, 2010
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	juil-10	Flux, température et luminosité extérieures	91.7	22.1	CEVA, CIMAV P3, 2010
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	juin-11	Flux, température et luminosité extérieures	50.4	3.1	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	juil-11	Flux, température et luminosité extérieures	87.5	14.6	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva rotundata</i>	Rance	août-11	Flux, température et luminosité extérieures	122	30.9	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Michel-en Grève	août-11	Flux, température et luminosité extérieures	81.6	3.1	CEVA, CIMAV P3, 2011
<i>Ulva</i> sp.	Trestel	juil-14	Flux, température et luminosité extérieures	62.4-126	7.9-103	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	CEVA, CIMAV P3, 2014
<i>Ulva rigida</i>	Italie	mai-01	Batch	68.2	87.0	Naldi et Viaroli 2002
<i>Ulva lactuca</i>	Sydney, Australie	févr-02	Batch 200°C, 450 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$	116.0	34.0	Runcie et al., 2003
<i>Ulva prolifera</i>	Mer Jaune, Chine	juil-11	Batch	124.3	15.2	Luo et al., 2012
<i>Ulva linza</i>	Mer Jaune, Chine	mai-11	Batch	109.1	23.0	Luo et al., 2012
<i>Ulva intestinalis</i>	Asturies, Espagne	juin-05	Batch 15°C, 125 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$	75.3	33.1	Martinez et al., 2012
<i>Ulva intestinalis</i>	Mer Baltique, Allemagne	juin-95	Batch 15°C, 100 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 14J:10N	90.1-237	20.4-43.7	Lotze et Schramm, 2000
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	mai-19	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	165-232	41.3-84.1	CEVA, CARMA 2018-2019
<i>Ulva armoricana</i>	Vasière du Lédano	juin-19	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	93.1-247	35.0-338	CEVA, CIMAV P3, 2019
<i>Ulva</i> sp. filamenteuses (<i>laetivirens</i>)	Vasière du Lédano	juin-19	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	65.4-1092	14.3-764	CEVA, CIMAV P3, 2019
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	mai-21	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 15J:9N	187.0	29.0	CEVA, CIMAV P3, 2021
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	juin-21	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	261.6	27.2	CEVA, CIMAV P3, 2021
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	juil-21	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	277.4	38.3	CEVA, CIMAV P3, 2021
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	août-21	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 15J:9N	270.1	37.7	CEVA, CIMAV P3, 2021
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	sept-21	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 13J:11N	236.7	30.5	CEVA, CIMAV P3, 2021
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	mai-22	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 15J:9N	207.0	35.0	CEVA, CIMAV P3, 2022
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	juin-22	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	223.7	39.9	CEVA, CIMAV P3, 2022
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	juil-22	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 16J:8N	202.5	27.6	CEVA, CIMAV P3, 2022
<i>Ulva armoricana</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	août-22	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 15J:9N	156.8	23.6	CEVA, CIMAV P3, 2022
<i>Ulva rotundata</i>	Baie de Saint-Brieuc (Lermot)	sept-22	Batch 19°C, 150-200 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$, cycle 13J:11N	253.2	26.1	CEVA, CIMAV P3, 2022

2. Comparaison aux paramètres cinétiques d'absorption en nitrates (V_{max} et K_m) des ulves appliqués dans le modèle MARS3D-Ulve.

Les valeurs de V_{max} et K_m en nitrates des ulves actuellement utilisées dans le modèle MARS3D-Ulve ont été initialement définies par calibration numérique, de manière à reproduire des données de quotas en



azote et phosphore mesurés *in situ* sur la période 2002-2009 dans plusieurs baies du littoral breton (Perrot *et al.* 2014). Elles avaient ensuite été validées par comparaison aux données de la littérature par rapport à leur ordre de grandeur. Les valeurs documentées dans la littérature étant en effet très variables d'une étude à l'autre, notamment dû à i) l'hétérogénéité des localisations géographiques et des protocoles mis en place et ii) à l'absence de données recueillies à l'échelle saisonnière annuelle (Tableau 4). L'acquisition des V_{max} et K_m en nitrates des ulves par méthode expérimentale au cours des trois dernières saisons répondait donc à un besoin de validation des valeurs actuellement appliquées par le modèle.

La **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** met en évidence des différences marquées entre les valeurs de V_{max} et K_m du modèle MARS3D-Ulve et les valeurs expérimentales acquises de 2021 à 2023. Tout d'abord, les V_{max} expérimentales sont généralement plus élevées que celles imposées par le modèle sur la période de juin à août, ce qui impliquerait une sous-estimation des vitesses d'absorption en nitrates par le modèle au cours de cette période. Par ailleurs, la variation saisonnière du K_m apparaît beaucoup moins marquée que ce qu'applique le modèle. On observe notamment des valeurs expérimentales de K_m significativement supérieures à celles du modèle en mai et septembre.

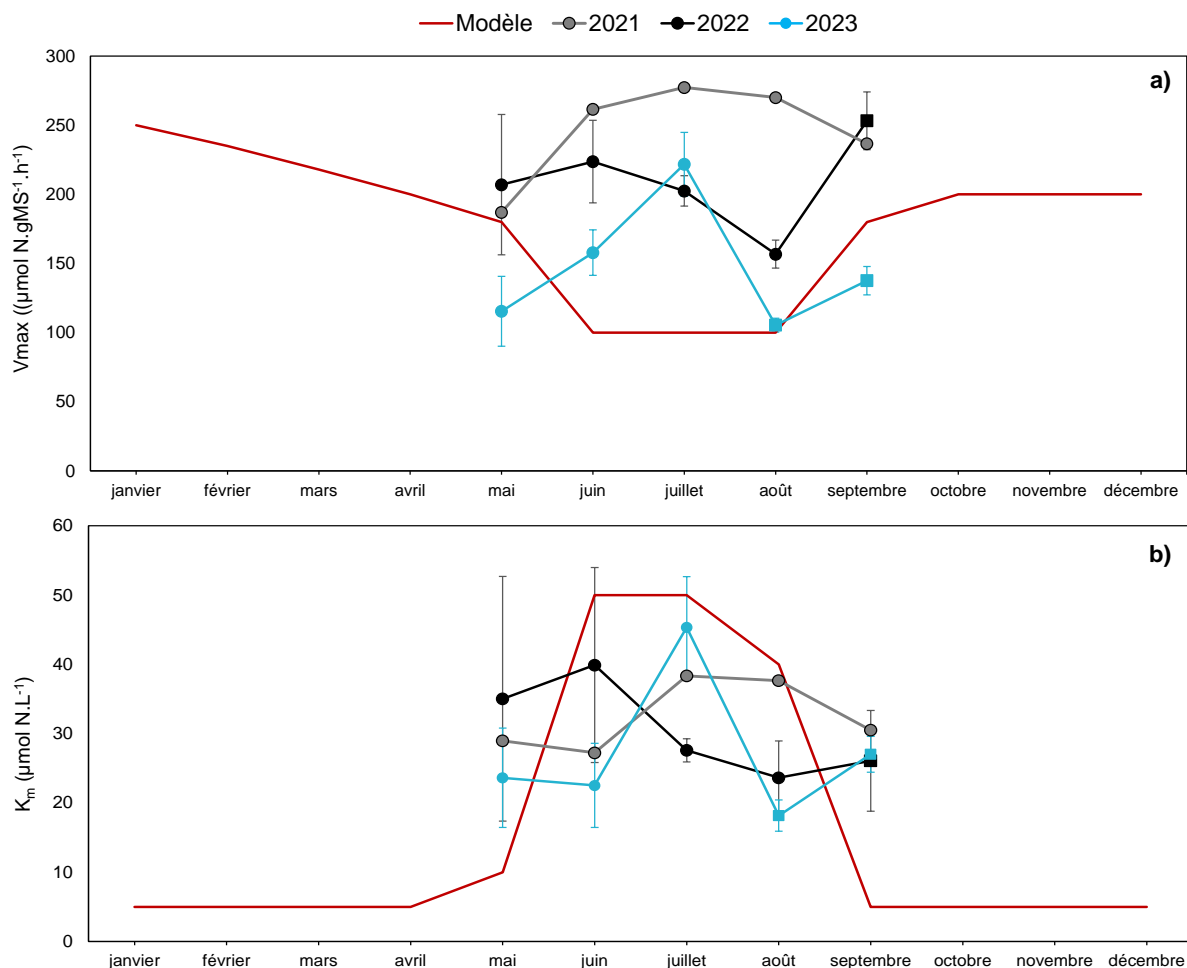


Figure 8. Données V_{max} et K_m des cinétiques d'absorption en nitrates des ulves appliquées dans le modèle et obtenues expérimentalement à partir des études CIMAV P3 2021, 2022 et 2023 (écart-type, n=3)

Afin d'évaluer l'impact de ces différences sur l'estimation des vitesses d'absorption en nitrates des ulves par le modèle MARS3D-Ulve, les vitesses d'absorption en nitrates expérimentales ont été calculées à partir de l'équation du modèle (Eq. 5) en appliquant les valeurs de V_{max} et K_m actuellement utilisées.



$$V = \frac{V_{max} \times C_N}{C_N + K_m} \times \frac{(Q_{max} - Q_N)}{(Q_{max} - Q_0)} \quad \text{Eq.5}$$

Avec C_N , la concentration en nitrates dans le milieu ; Q_{max} , le contenu en azote maximal d'*Ulva* spp. ; Q_N , le contenu en azote de l'algue dans le milieu ; et Q_0 , le quota de subsistance de l'algue.

Les vitesses d'absorption en nitrates estimées par le modèle ont ensuite été comparées aux données expérimentales (Figure 9). Cette comparaison met en évidence une absence de corrélation entre les estimations du modèle et les valeurs expérimentales, ce qui démontre que le modèle ne reproduit pas correctement les vitesses d'absorption en nitrates des ulves mesurées *in situ*.

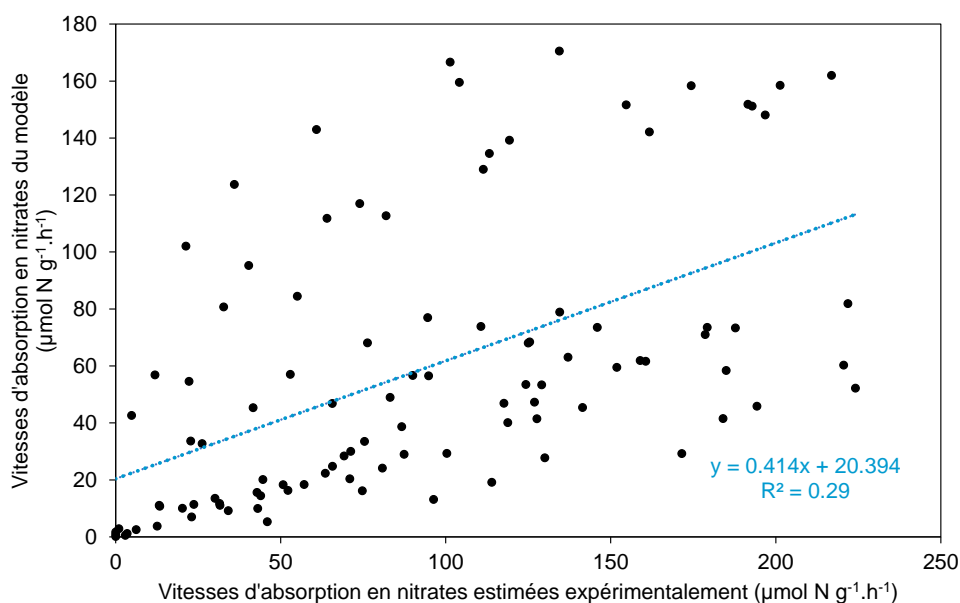


Figure 9. Comparaison des vitesses d'absorption en nitrates calculées par le modèle aux vitesses d'absorption estimées expérimentalement à partir des études CIMAV P3 2021, 2022 et 2023.

En conséquence, une redéfinition des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates s'est avérée nécessaire pour améliorer la modélisation des processus d'absorption en nitrates des ulves. La définition de nouveaux paramètres V_{max} et K_m a été réalisée par itérations successives de manière à obtenir la meilleure corrélation possible entre les vitesses d'absorption en nitrates estimées par le modèle et les données expérimentales acquises de 2021 à 2023. Pour chaque couple de V_{max} (allant de 0 à 1000 $\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) et de K_m (allant de 0 à 200 $\mu\text{mol.L}^{-1}$), la somme des résidus entre les données du modèle et les données expérimentales a été calculée (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.a**). La somme des résidus la plus faible a été obtenue pour un V_{max} de 227 $\mu\text{mol.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et un K_m 26 $\mu\text{mol.L}^{-1}$. Les vitesses d'absorption en nitrates calculées avec ces nouvelles valeurs de paramètres cinétiques montrent en effet une bonne corrélation avec les vitesses d'absorption expérimentales ($r^2=0,80$; **Erreur ! Source du renvoi introuvable.b**).

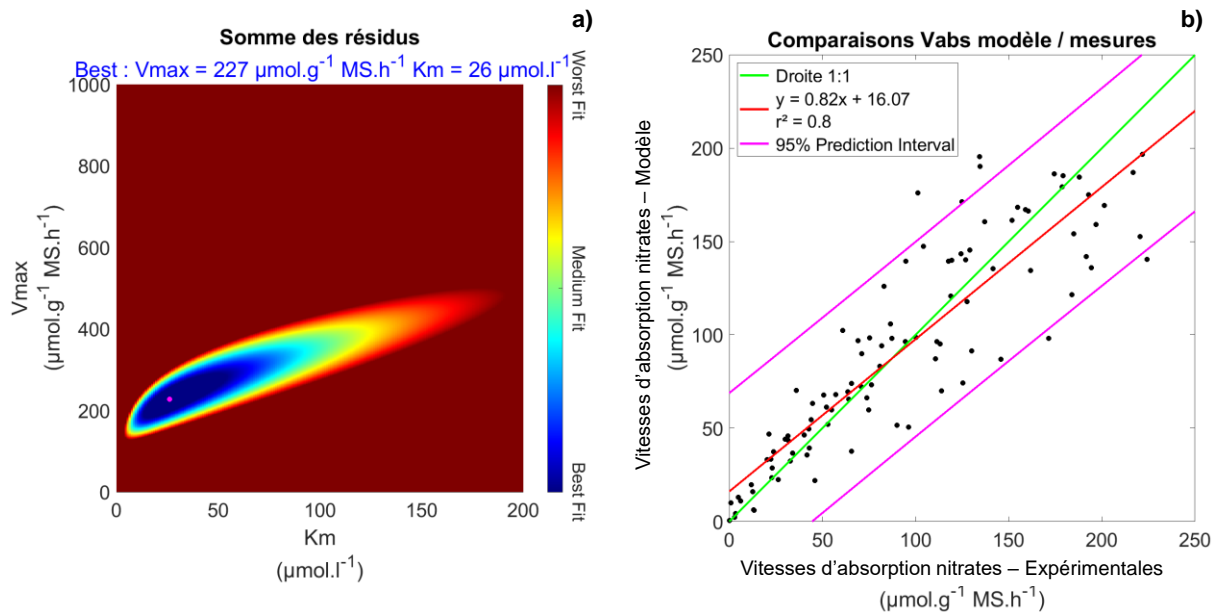


Figure 10. Somme des résidus entre les vitesses d'absorption en nitrates estimées par le modèle et celles obtenues expérimentalement pour chaque couple de valeurs V_{max} (0 - 1000 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{.h}^{-1}$) et K_m (0 - 200 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) (a) et comparaison entre les vitesses d'absorption en nitrates expérimentales et celles calculées par le modèle avec les nouvelles valeurs de V_{max} (227 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{.h}^{-1}$) et K_m (26 $\mu\text{mol.g}^{-1}\text{.h}^{-1}$) (b).

Les profils cinétiques d'absorption en nitrates des ulves estimés par le modèle (avec les nouvelles valeurs de V_{max} et K_m) de mai à septembre 2021 à 2023 sont détaillés en Figure 11, et sont comparés aux données expérimentales. L'analyse des graphiques permet de montrer que le modèle reproduit correctement les cinétiques d'absorption en nitrates des ulves déterminées expérimentalement. Néanmoins, des différences significatives entre les deux jeux de données peuvent être mises en évidence. Notamment en 2021 où le modèle semble sous-estimer les vitesses d'absorption en nitrates en comparaison des données expérimentales de mai à juillet. Un autre exemple concerne les mois d'août et septembre 2023, pour lesquels le modèle surestime au contraire les vitesses d'absorption en nitrates.

Ces différences suggèrent que d'autres facteurs, non-intégrés au modèle, contrôlent les paramètres cinétiques d'absorption en nitrates des ulves. Actuellement, le modèle prend en compte l'évolution des quotas azotés des algues, qui joue sur le potentiel d'absorption en nitrates des ulves (Eq. 5). Plus le quota azoté des algues est élevé, plus le potentiel d'absorption en nitrates est faible, et inversement. Les algues opportunistes ont en effet la capacité de réguler leurs vitesses d'absorption en nitrates en fonction de leur contenu interne en azote (Thomas et Harrison 1988; Fujita 1985; Peckol et al. 1994; McGlathery et al. 1997; Lartigue et Sherman 2005). Lorsque leur contenu interne en azote atteint de faibles niveaux induisant une limitation de croissance, les algues synthétisent davantage de transporteurs impliqués dans les processus d'absorption du nutriment limitant, augmentant en conséquence leur capacité d'absorption de ce nutriment et donc les paramètres V_{max} et K_m associés. Il s'agit d'une stratégie d'adaptation leur permettant de répondre efficacement à un apport de nutriments limitants dans le milieu, afin d'augmenter leur réserve interne en nutriment et poursuivre leur croissance au cours de la saison. Quand les contenus en nutriments atteignent à nouveau des niveaux non-limitants, la régulation inverse est enclenchée : l'activité des transporteurs est inhibée, ce qui induit une diminution des V_{max} et K_m .

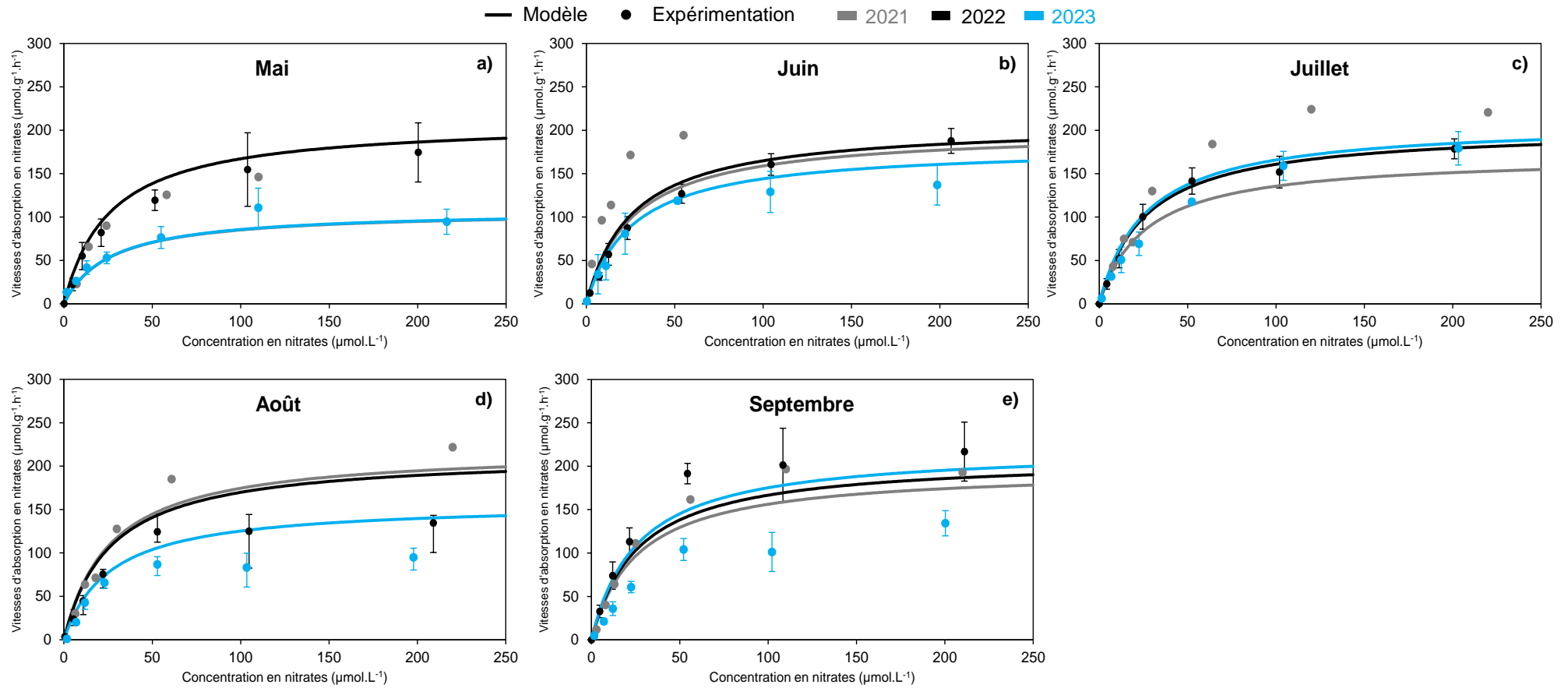


Figure 11. Cinétiques d'absorption en nitrates des ulves déterminées expérimentalement (points) et estimées par le modèle (ligne) de mai à septembre (a-e) au cours des trois saisons 2021, 2022 et 2023 (écart-type, n=3).



3. Identification de nouveaux facteurs de contrôle des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates des ulves.

Afin d'identifier les facteurs de contrôle des paramètres V_{max} et K_m en nitrates (autres que les quotas azotés) expliquant les différences obtenues entre les estimations du modèle et les données expérimentales, une ACP a été réalisée en prenant en compte plusieurs paramètres clés pouvant impacter les capacités d'absorption en nitrates des algues (Tableau 2). Cette analyse statistique n'a pas mis en évidence de corrélation entre les valeurs de V_{max} et K_m obtenues au cours des saisons 2021 à 2023 et les différents facteurs abiotiques et biotiques sélectionnés (Figure 6). Ce résultat suggère que les mécanismes d'absorption en nitrates des ulves ne sont pas directement contrôlés par un des facteurs analysés. Il est probable que d'autres facteurs, non pris en compte dans l'analyse statistique car non quantifiables (*e.g.* état physiologique, stade de développement, changement d'espèce), entrent en jeu et/ou que les interactions entre les différents facteurs soient trop complexes pour être mis en évidence statistiquement avec le jeu de données à disposition ; l'échelle de temps considérée pouvant également être trop grande (*i.e.* mensuelle) par rapport à celle des processus d'absorption en nitrates (Naldi et Viaroli 2002 ; Teichberg et al. 2007).

En baie de Saint-Brieuc, les proliférations d'algues vertes observées de 2021 à 2023 se sont caractérisées par des dynamiques saisonnières distinctes (Figure 12), impliquant des différences interannuelles d'évolution des stades de développement des algues ainsi que de leur état physiologique et de leur statut nutritionnel. L'analyse de ces dynamiques de prolifération permet d'avancer quelques hypothèses sur les différences observées entre les estimations du modèle et les expérimentations.

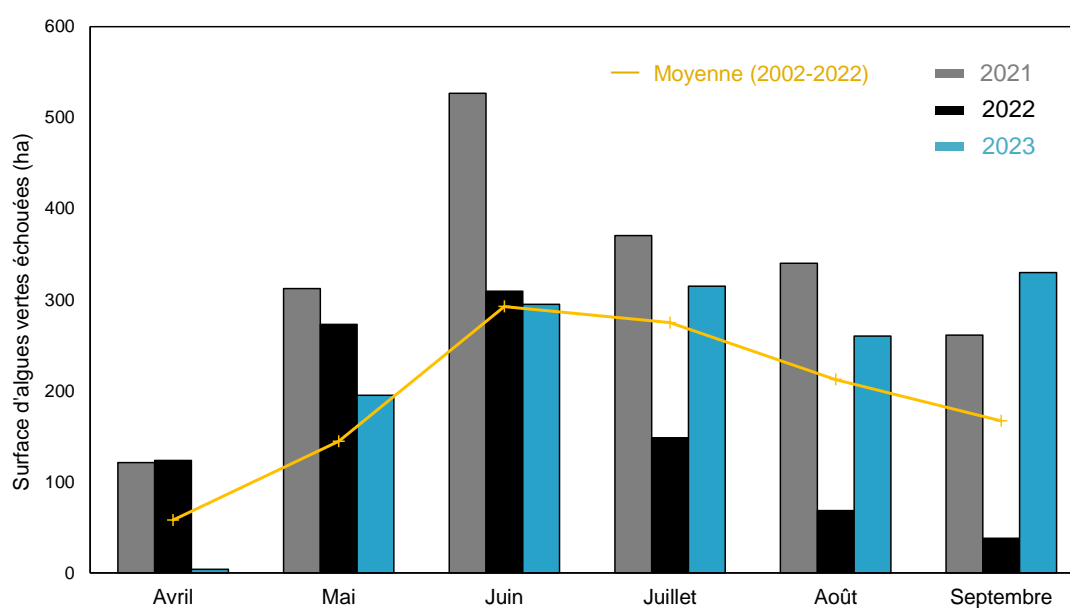


Figure 12. Evolution saisonnière des surfaces d'algues vertes échouées en baie de Saint-Brieuc (Yffiniac et Morieux) en 2021, 2022 et 2023 par comparaison à la moyenne saisonnière calculée sur la période 2002 à 2022.

L'année 2021 s'est caractérisée par un démarrage précoce de la prolifération en avril, avec un maintien de biomasses algales supérieures à la moyenne saisonnière jusqu'en septembre. Malgré des flux terrigènes en azote supérieurs à la moyenne saisonnière de juin à septembre (Figure 13), les quotas azotés des algues ont rapidement chuté à partir du mois de mai pour atteindre des valeurs inférieures au quota critique (Q_1N). Ces faibles valeurs s'expliquent par une métabolisation rapide des ressources azotées absorbées pour soutenir les fortes croissances observées en 2021. Au cours de la saison, les



algues ont conservé un bon état physiologique jusqu'au mois de septembre. Cette dynamique de prolifération peut expliquer l'évolution des paramètres V_{max} et K_m déterminée dans ce programme (Figure 7) Figure 7 : de mai à juillet, les faibles quotas azotés des algues ont engendré une augmentation de leur potentiel d'absorption en nitrates. Puis les valeurs sont restées élevées jusqu'en septembre étant donné que (1) les algues ont maintenu un bon état physiologique, (2) les contenus internes en azote sont restés très faibles et (3) que les apports terrigènes en azote sont également restés élevés jusque septembre par rapport à la moyenne saisonnière. De mai à juillet, il a été noté une sous-estimation des vitesses d'absorption en nitrates calculées par le modèle (Figure 11), indiquant que les capacités d'absorption en nitrates des ulves ont été influencées par d'autres facteurs que leur contenu interne en azote. Cette sous-estimation pourrait être liée à l'impact de l'état physiologique sur les capacités d'absorption en nitrates des ulves qui n'est actuellement pas intégré dans l'équation du modèle.

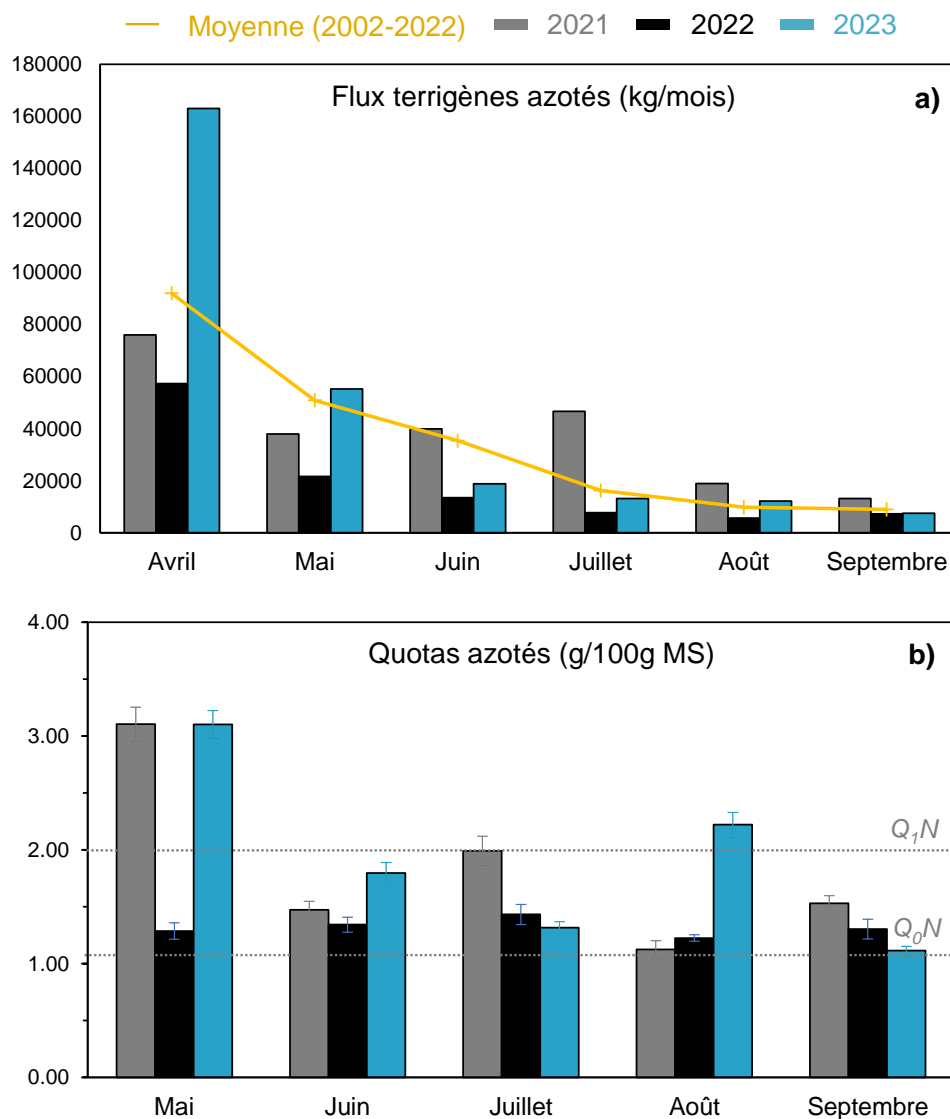


Figure 13. Evolutions saisonnières des flux terrigènes azotés associés aux principaux cours d'eau alimentant la baie de Saint-Brieuc (a) et des quotas azotés des ulves de la baie de Saint-Brieuc (b) en 2021, 2022 et 2023 (écart-type, n=4). Les lignes pointillées grises représentent le quotas critique (Q_1N) et de subsistance (Q_0N) en azote.



Un démarrage précoce des proliférations d'algues vertes a également été observé en avril 2022 (Figure 12). Mais à la différence de 2021, la prolifération a fortement décliné dès juillet et les biomasses d'algues vertes sont restées inférieures à la moyenne saisonnière jusqu'en septembre. Cette dynamique de prolifération s'explique par des flux terrigènes azotés qui ont été particulièrement faibles de mai à septembre (Figure 13). Sous ces conditions, les quotas azotés des algues sont restés inférieurs au quota critique Q_1N tout au long de la saison, indiquant une limitation par l'azote. Ceci explique les fortes valeurs de V_{max} et K_m estimées de mai à juillet. La diminution des paramètres V_{max} et K_m relevée de juillet à août pourrait être associée à la détérioration de l'état physiologique d'*U. armoricana*. Cette détérioration expliquerait par ailleurs la surestimation des vitesses d'absorption en nitrates faite par le modèle en août (Figure 11) ; l'évolution de l'état physiologique des algues n'étant pas intégrée dans l'équation du modèle. En septembre, *U. armoricana* a décliné au profit du développement d'une autre espèce, *U. rotundata* qui dominait les biomasses d'ulves. Cette espèce était en bon état physiologique et avait des quotas azotés inférieurs au quota critique Q_1N . La combinaison de ces deux conditions pourrait expliquer l'augmentation des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates observée en septembre.

La saison 2023 a été marquée par un démarrage tardif des proliférations d'algues vertes (Figure 12). Les biomasses d'algues vertes ont rapidement augmenté en mai et sont restées relativement élevées jusqu'en juillet. Les faibles flux terrigènes en azote au cours de cette période (Figure 13) ont induit une diminution des quotas azotés des algues à des valeurs inférieures au quota critique Q_1N , indiquant une limitation par l'azote. Cette limitation par l'azote explique l'augmentation des paramètres cinétiques V_{max} et K_m en nitrates des ulves à cette période. En août, les surfaces d'algues échouées ont diminué et un changement d'espèce a été observé : les biomasses algales étaient principalement dominées par *U. rotundata* tandis qu'*U. armoricana* était en déclin. Les quotas azotés des algues étaient supérieurs au quota critique Q_1N , ce qui s'est accompagné d'une diminution des paramètres cinétiques V_{max} et K_m à des valeurs proches de celles relevées en mai. En septembre, une reprise importante de la prolifération d'algues vertes a eu lieu dû à des conditions nutritives et lumineuses optimales. Cette croissance s'est accompagnée d'une diminution des quotas azotés à des valeurs légèrement supérieures au quota de subsistance (Q_0N). Ces observations témoignent d'une limitation en azote des algues, qui peut justifier l'augmentation des V_{max} et K_m . En août et septembre, la surestimation des vitesses d'absorption en nitrates par le modèle (Figure 11) indique que les capacités d'absorption en nitrates des ulves ont en plus été impactées par d'autre(s) facteur(s) que leur contenu interne en azote. À cette période, les thalles étaient de taille moyenne, pourvus d'épiphytes et fragmentés. Ces observations suggèrent que l'état physiologique des algues n'était pas optimal, ce qui a pu amenuiser les processus d'absorption en nutriments des ulves. Par ailleurs, en septembre, les proliférations ont connu un rebond particulièrement important lié aux conditions météorologiques exceptionnellement favorables à cette période. Cette phase de croissance atypique en fin de saison a pu impacter les capacités d'absorption en nitrates des ulves. L'absorption puis l'assimilation en nitrates par les algues sont en effet des processus coûteux en énergie qui peuvent être limités par les besoins en énergie d'autres processus vitaux tels que la photosynthèse ou la reproduction (Hipkin et al. 1983).



CONCLUSION

Dans le cadre du programme CIMAV P3, les cinétiques d'absorption en nitrates des ulves de la baie de Saint-Brieuc ont été caractérisées sur trois années consécutives (2021-2023). Un jeu de données robuste a ainsi pu être acquis à partir d'une méthodologie reconnue dans la littérature scientifique (Lotze et Schramm, 2000). Sur la base de ce jeu de données, de nouvelles valeurs de paramètres cinétiques d'absorption en nitrates (V_{\max} et K_m) ont été définies de manière à améliorer la modélisation des processus d'absorption en nitrates des ulves dans le modèle MARS3D-Ulve. Ces nouvelles valeurs (V_{\max} de $227 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ et un K_m $26 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) seront intégrées dans l'équation du modèle pour les futures modélisations déployées dans les baies à algues vertes bretonnes (programme PLAV-2 modélisation).

Cette étude a permis de valider la prise en compte de l'évolution des quotas azotés des algues dans le calcul des vitesses d'absorption en nitrates par le modèle. D'autres facteurs de contrôle (état physiologique de l'algue, stade de développement) des paramètres V_{\max} et K_m ont également été mis en évidence. Néanmoins, les processus impliqués dans l'évolution de ces facteurs restent encore mal documentés. L'amélioration des connaissances à ce sujet serait nécessaire avant de pouvoir retranscrire ces processus en langage mathématique dans le but de les intégrer au modèle.



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Auby, Isabelle; Manaud, Francois; Maurer, Daniele; Trut, Gilles (1994) Etude de la prolifération des algues vertes dans le bassin d'Arcachon. In : Etude IFREMER-CEMAGREF-SSASARBAC. Plouzané, France: IFREMER, 146 p. En ligne : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1653/>.
- CEVA, CIMAV P3 (2009-2011, 2014, 2019, 2020, 2021, 2022). Complément d'étude sur les processus biologiques, hydrologiques et sédimentologiques impliqués dans les blooms macroalgaux. Rapport de synthèse de l'étude.
- CEVA, CIMAV P1 (2021, 2022, 2023). Actions d'expertise scientifique, d'information et de conseil technologique en faveur des programmes de maîtrise des marées vertes de Bretagne. Rapport de synthèse de l'étude.
- CEVA, CARMA (2019). Caractérisation des proliférations de macroalgues opportunistes autres que les ulves dans les baies à Algues Vertes bretonnes. Rapport de synthèse de l'étude.
- CEVA, SyntheCO (2021). Synthèse des études CEVA financées dans le cadre du CPER 2015-2020. Rapport de synthèse.
- Dugdale, R. C.; Goering, J. J. (1967) Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. In : *Limnology and Oceanography*, vol. 12, n° 2, p. 196–206. DOI: 10.4319/lo.1967.12.2.0196.
- Fujita, Rodney M. (1985) The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 92, n° 2-3, p. 283–301. DOI: 10.1016/0022-0981(85)90100-5.
- Garcia, Nicole; Oriol, Louise (2015) Analyse automatique des nutriments NO₂ - NO₃ - PO₄ - Si(OH)₄ dans l'eau de mer. Protocole national SOMLIT Sels nutritifs. SOMLIT, éd.
- Harrison, P. J.; Hurd, C. L. (2001) Nutrient physiology of seaweeds: Application of concepts to aquaculture. In : *Cahiers de Biologie Marine*, vol. 42, n° 1-2, p. 71–82.
- Lartigue, J.; Sherman, T. D. (2005) Response of *Enteromorpha* sp (Chlorophyceae) to a nitrate pulse: nitrate uptake, inorganic nitrogen storage and nitrate reductase activity. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 292, p. 147–157.
- Linnaeus C., éd. (1753) *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Holmiae: Laurentii Salvii.
- 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° 0, p. 14–22. DOI: 10.1016/j.aquabot.2011.09.004.
- McGlathery, K. J.; Krause-Jensen, D.; Rysgaard, S.; Christensen, P. B. (1997) Patterns of ammonium uptake within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum*. In : *Aquatic Botany*, vol. 59, p. 99–115. DOI: 10.1016/s0304-3770(97)00026-0.



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.

Peckol, P.; DeMeo-Anderson, B.; Rivers, J. S.; Valiela, I.; Maldonado, M.; Yates, J. (1994) Growth, nutrient uptake capacities and tissue constituents of the macroalgae *Cladophora vagabunda* and *Gracilaria tikvahiae* related to site-specific nitrogen loading rates. In : *Marine Biology*, vol. 121, n° 1, p. 175–185. DOI: 10.1007/BF00349487.

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.

Schnetger, B; Lehnert, C. (2014) Determination of nitrate plus nitrite in small volume marine water samples using vanadium(III)chloride as a reduction agent. In : *Marine Chemistry*, vol. 160, p. 91–98. DOI: 10.1016/j.marchem.2014.01.010.

Teichberg, M.; Heffner, L. R.; Fox, S.; Valiela, I. (2007) Nitrate reductase and glutamine synthetase activity, internal N pools, and growth of *Ulva lactuca*: responses to long and short-term N supply. In : *Marine Biology*, vol. 151, n° 4, p. 1249–1259. DOI: 10.1007/s00227-006-0561-4.

Thomas, T. E.; Harrison, P. J. (1988) A Comparison of In Vitro and In Vivo Nitrate Reductase Assays in Three Intertidal Seaweeds. In : *botm*, vol. 31, n° 2, p. 101–108. DOI: 10.1515/botm.1988.31.2.101.

Valiela, I.; McClelland, J.; Hauxwell, J.; Behr, P. J.; Hersh, D.; Foreman, K. (1997) Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. In : *Limnology and Oceanography*, vol. 42, n° 5, p. 1105–1118.

Villares, R.; Carballeira, A. (2004) Nutrient limitation in macroalgae (*Ulva* and *Enteromorpha*) from the Rias Baixas (NW Spain). In : *Marine Ecology-publicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, vol. 25, n° 3, p. 225–243.

Wallentinus, I. (1984) Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. In : *Marine Biology*, vol. 80, n° 2, p. 215–225. DOI: 10.1007/BF02180189.

Wittrock V. B, Nordstedt C. F. O., Lagerheim G., éds. (1882) *Algae aquae dulcis axsicatae praecipue Sandinavicae quas adjectis algis marinis chlorophyllaceis et hycchromaceis* (9-10).



ANNEXES

<i>Annexe 1. Données brutes de quotas azotés et phosphorés des ulves au temps T0 pour chaque expérimentation mensuelle de mai à septembre (n = 4).</i>	<i>27</i>
<i>Annexe 2. Concentrations en nitrate de l'eau de mer mesurées à T0 et T30 pour l'expérimentation menée sur Ulva sp. en triplicat chaque mois de mai à septembre.....</i>	<i>28</i>



Annexe 1. Données brutes de quotas azotés et phosphorés des ulves au temps T0 pour chaque expérimentation mensuelle de mai à septembre (n = 4).

Mois de l'expérimentation	Réplicat	Masse sèche (g)	Quotas azotés (g/100g MS)	Quotas phosphorés (g/100g MS)
Mai	1	1.11	2.99	0.142
	2	1.14	3.05	0.120
	3	1.15	3.27	0.116
	4	1.11	3.10	0.133
Juin	1	1.39	1.69	0.173
	2	1.32	1.77	0.174
	3	1.27	1.90	0.196
	4	1.34	1.83	0.180
Juillet	1	1.68	1.32	0.278
	2	1.69	1.37	0.233
	3	1.71	1.34	0.214
	4	1.70	1.24	0.271
Août	1	2.05	2.37	0.238
	2	2.05	2.10	0.222
	3	2.89	2.20	0.234
	4	2.01	2.21	0.226
Septembre	1	2.24	1.07	0.169
	2	2.03	1.11	0.176
	3	2.11	1.17	0.185
	4	2.06	1.11	0.176



Annexe 2. Concentrations en nitrate de l'eau de mer mesurées à T0 et T30 pour l'expérimentation menée sur *Ulva* sp. en triplicat chaque mois de mai à septembre.

Mois de prélèvement	Temps d'incubation (min)	Niveau d'enrichissement	Réplicat 1	Réplicat 2	Réplicat 3
Mai	0	R	1.7		
		C1	0.80	1.3	2.5
		C2	6.7	6.6	7.3
		C3	13.3	12.2	13.1
		C4	24.1	23.5	25.1
		C5	54.2	53.4	57.0
		C6	112.7	108.6	108.3
	C7	218.5	210.9	220.0	
	30	R	1.8		
		C1	0.05	0.39	1.5
		C2	4.7	5.0	5.5
		C3	10.9	8.6	10.3
		C4	21.2	19.5	20.3
		C5	49.3	48.1	51.2
C6		106.5	101.9	99.1	
C7	213.6	205.9	213.5		
Juin	0	R	1.6		
		C1	0.03	0.64	0.35
		C2	5.6	5.8	8.3
		C3	11.4	11.1	10.9
		C4	21.9	22.5	21.5
		C5	51.9	51.0	51.9
		C6	105.2	104.4	102.7
	C7	203.0	196.3	196.4	
	30	R	3.6		
		C1	0.43	0.04	0.14
		C2	3.3	4.0	2.9
		C3	6.9	8.4	4.7
		C4	11.3	11.7	16.1
		C5	39.5	38.7	40.2
C6		94.15	90.0	92.1	
C7	190.4	184.3	186.6		
Juillet	0	R	2.0		
		C1	0.81	2.0	1.5
		C2	6.8	6.7	7.1
		C3	13.4	11.7	12.3
		C4	22.6	22.6	22.2
		C5	51.2	52.6	53.3
		C6	102.7	102.0	107.8
	C7	202.5	195.1	212.1	
	30	R	2.4		
		C1	0.05	1.5	0.56
		C2	3.0	3.0	3.4
		C3	5.2	7.2	6.3
		C4	12.0	15.9	12.6
		C5	38.6	39.7	38.5
C6		84.8	85.3	85.5	
C7	181.2	177.2	189.7		



Réplicat	Temps d'incubation (min)	Niveau d'enrichissement	Réplicat 1	Réplicat 2	Réplicat 3
Août	0	R	1.6		
		C1	1.6	2.5	1.2
		C2	6.6	7.3	6.8
		C3	12.1	12.1	11.6
		C4	23.5	22.3	23.0
		C5	51.6	53.8	53.3
		C6	105.41	102.9	102.2
	C7	199.3	200.5	193.8	
	30	R	1.5		
		C1	1.7	2.2	1.1
		C2	4.9	3.3	3.8
		C3	5.5	6.1	6.0
		C4	15.4	11.9	14.5
		C5	39.6	39.5	41.4
C6		91.52	93.7	91.6	
C7	188.5	186.7	182.2		
Septembre	0	R	1.3		
		C1	0.94	2.1	1.8
		C2	7.0	6.9	7.2
		C3	12.3	12.2	11.8
		C4	22.5	21.7	23.2
		C5	52.1	51.2	53.2
		C6	103.24	101.5	101.8
	C7	202.1	199.2	199.6	
	30	R	2.4		
		C1	1.0	0.51	1.3
		C2	5.8	2.9	2.9
		C3	7.8	6.4	7.4
		C4	14.7	13.8	12.7
		C5	37.6	35.4	37.1
C6		92.16	83.4	87.5	
C7	180.3	183.9	184.6		

