

CENTRE D'ÉTUDE
& DE VALORISATION
DES ALGUES



ALGAE TECHNOLOGY
& INNOVATION
CENTRE

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

CIMAV P3

Rapport final
Avril 2022



CEVA



SOMMAIRE

FIGURES	1
TABLEAUX	2
CONTEXTE ET OBJECTIFS	3
OBJECTIF 1 – CARACTERISATION DE L’EVOLUTION SAISONNIERE DES CINETIQUES D’ABSORPTION EN NUTRIMENTS DE <i>ULVA SP.</i> ET <i>ULVARIA SP.</i>	5
1. PRINCIPE	5
2. CAMPAGNES DE PRELEVEMENT	5
2.1. <i>Sites d’échantillonnage</i>	5
2.2. <i>Stratégie des campagnes de prélèvement</i>	5
2.3. <i>Prélèvement et conditionnement des échantillons d’eau de mer</i>	6
2.4. <i>Prélèvement et conditionnement des échantillons d’algues</i>	6
3. EXPERIMENTATION A COURT-TERME	7
3.1. <i>Méthodologie</i>	7
3.1.1. Dispositif.....	7
3.1.2. Protocole	8
3.1.3. Calculs	9
3.2. <i>Résultats</i>	10
3.2.1. Détermination des paramètres cinétiques.....	10
3.2.2. Evolution saisonnière des paramètres cinétiques	20
4. EXPERIMENTATION A MOYEN-TERME ET SUIVI <i>IN SITU</i>	21
4.1. <i>Méthodologie</i>	21
4.2. <i>Résultats</i>	24
4.3. <i>Discussion</i>	27
4.3.1. Evolution saisonnière du statut nutritionnel d’Ulva sp. en baie de Saint-Brieuc	27
4.3.2. Evolution saisonnière du statut nutritionnel d’Ulvaria sp. en baie de La Fresnaye.....	27
4.3.3. Evolution saisonnière des cinétiques d’absorption en nutriments d’Ulva sp. et Ulvaria sp.	27
4.3.4. Comparaison des paramètres cinétiques d’absorption d’Ulva sp. et d’Ulvaria sp.	28
4.3.5. Comparaison avec la littérature et les valeurs appliquées dans le modèle MARS3D-Ulve.	29
OBJECTIF 2 – ESTIMATION DU FONCTIONNEMENT ECOPHYSIOLOGIQUE D’<i>ULVA SP.</i> ET D’<i>ULVARIA SP.</i> EN CONDITIONS CONTROLEES AU MOYEN DU MODELE 0D	32
1. OBJECTIFS	32
2. PRINCIPE	32
3. RESULTATS	33
CONCLUSION	37
ANNEXES	41



FIGURES

Figure 1. Aperçu synthétique des différentes étapes de l'étude CIMAV P3 2021.....	7
Figure 2. Schéma du dispositif expérimental pour l'étude à court terme	8
Figure 3. 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.....	10
Figure 4. Vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation obtenues en mai (a), juin (b), juillet (c), août (d) et septembre (e) pour <i>Ulva</i> sp.	12
Figure 5. Vitesses d'absorption en ammonium en fonction des concentrations en ammonium dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b), juillet (c), août (d) et septembre (e) pour <i>Ulva</i> sp.	13
Figure 6. Vitesses d'absorption en phosphates en fonction des concentrations en phosphates dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b), juillet (c), août (d) et septembre (e) pour <i>Ulva</i> sp.	14
Figure 7. Vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation obtenues en mai (a), juin (b) et juillet (c) pour <i>Ulvaria</i> sp.	15
Figure 8. Vitesses d'absorption en ammonium en fonction des concentrations en ammonium dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b) et juillet (c) pour <i>Ulvaria</i> sp.	15
Figure 9. Vitesses d'absorption en phosphates en fonction des concentrations en phosphates dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b) et juillet (c) pour <i>Ulvaria</i> sp.	16
Figure 10. Evolution saisonnière des V_{max} (a) et K_m (b) des cinétiques d'absorption en nitrates pour <i>Ulva</i> sp. et <i>Ulvaria</i> sp. estimées sur la période T0-T30.....	20
Figure 11. Evolution saisonnière des V_{max} (a) et K_m (b) des cinétiques d'absorption en ammonium pour <i>Ulva</i> sp. et <i>Ulvaria</i> sp. estimées sur la période T0-T15, excepté pour le point de mai pour <i>Ulva</i> sp. qui a été estimé sur l'intervalle T0-T60.	21
Figure 12. Evolution saisonnière des V_{max} (a) et K_m (b) des cinétiques d'absorption en phosphates pour <i>Ulva</i> sp. et <i>Ulvaria</i> sp.	21
Figure 13. Schéma du dispositif expérimental pour l'étude à moyen-terme.....	22
Figure 14 : A gauche, Raspberrine, à droite site web d'interface de visualisation (Grafana)	23
Figure 15. Evolution saisonnière des taux de croissance d' <i>Ulva</i> sp. (a) et d' <i>Ulvaria</i> sp. (b) mesurés à l'issue des 7 jours d'incubation en conditions contrôle (C) et enrichie en N et P (NP+) (\pm écart type ; n=4).	24
Figure 16. Quotas azotés (a) et phosphorés (b) in situ d' <i>Ulva</i> sp. et d' <i>Ulvaria</i> sp. au cours de la saison (\pm écart type ; n=4).	25
Figure 17. Quantités d'azote fixé par <i>Ulva</i> sp. (a) et <i>Ulvaria</i> sp. (b) à l'issue des 7 jours d'incubation pour chaque expérimentation mensuelle menée au cours de la saison (\pm écart type ; n=4).	26
Figure 18. Quantités de phosphore fixé par <i>Ulva</i> sp. (a) et <i>Ulvaria</i> sp. (b) à l'issue des 7 jours d'incubation pour chaque expérimentation mensuelle menée au cours de la saison (\pm écart type ; n=4).	26
Figure 19. Données V_{max} et K_m des cinétiques d'absorption en nitrates d' <i>Ulva</i> sp. appliquées dans le modèle et obtenues expérimentalement à partir des précédentes études CEVA menées sur le littoral breton (CEVA 1990; CIMAV P3 2009-2011, 2014, 2021 ; CARMA 2020).	29
Figure 20 : Concentrations en nutriments, contenus en azote et phosphore et biomasses simulés et mesurés pour <i>Ulva</i> sp. et <i>Ulvaria</i> sp., modalité de contrôle.	34



Figure 21: Concentrations en nutriments, contenus en azote et phosphore et biomasses simulés et mesurés pour *Ulva sp.* et *Ulvaria sp.*, modalité NP+ 35

Figure 22: Comparaisons modèle / mesures 36

TABLEAUX

Tableau 1. Date des campagnes de prélèvement menées au cours de la saison 2021 et actions réalisées. 5

Tableau 2. Temps de prélèvement des échantillons d'eau de mer pour chaque type d'enrichissement en nutriments au cours des 240 min d'incubation. 8

Tableau 3. Température d'incubation et cycle de photopériode appliqué chaque mois pour les expérimentations d'écophysiologie..... 9

Tableau 4. Paramètres cinétiques (V_{max} , K_m et α) d'absorption en nitrates estimés de mai à septembre pour *Ulva sp.* et de mai à juillet pour *Ulvaria sp.* 17

Tableau 5. Paramètres cinétiques (V_{max} , K_m et α) d'absorption en ammonium estimés de mai à septembre pour *Ulva sp.* et de mai à juillet pour *Ulvaria sp.*..... 18

Tableau 6. Paramètres cinétiques (V_{max} , K_m et α) d'absorption en phosphates estimés de mai à septembre pour *Ulva sp.* et de mai à juillet pour *Ulvaria sp.*..... 19

Tableau 7. Niveaux d'enrichissement en nitrates, ammonium et phosphates du milieu d'incubation appliqués pour la modalité NP+ selon le mois de la saison. 22

Tableau 8. Synthèse des données de paramètres cinétiques d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates issues de la littérature et des précédentes études CEVA. 31

Tableau 9 : Paramètres écophysiologiques utilisés pour modéliser la croissance des différentes espèces. 32

Tableau 10 : Paramètres V_{max} et K_m d'absorption en nitrates et phosphates issus des expérimentations de la présente étude et utilisés pour modéliser la croissance des deux espèces. 33



CONTEXTE ET OBJECTIFS

Dans la continuité des actions menées depuis 2008 dans le cadre des programmes CIMAV P3, destinées à l'opérationnalisation du modèle écologique MARS3D-Ulve mais aussi d'une manière plus large, à la consolidation, par méthodes expérimentales, des connaissances sur le fonctionnement écologique des blooms macroalgaux, le programme 2021 vise à poursuivre la caractérisation des ulves et des autres algues opportunistes proliférant sur le littoral breton.

En 2021, le CEVA a effectué une synthèse des résultats des 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-algales et les avancées techniques réalisées sur l'outil de modélisation (Rapport SynthECO, 2021). Cette synthèse a permis 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.

Parmi les voies d'investigation mises en perspectives, l'étude de la variabilité saisonnière des cinétiques d'absorption en nutriments des ulves, et des facteurs de contrôle de leur évolution saisonnière a été identifiée comme nécessaire à l'amélioration du module « Ulve » du modèle MARS3D-Ulve et à la consolidation des prédictions d'échouages qui en sont issues. 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} . Les paramètres actuellement utilisés sont issus d'une calibration à partir des valeurs de quotas azotés mesurés *in situ* dans les différentes baies à marée verte bretonnes (Perrot et al., 2014). L'évolution saisonnière des cinétiques d'absorption des nutriments des ulves demande donc à être mieux caractérisée. Par ailleurs, les observations et les expérimentations montrent qu'ils peuvent évoluer en fonction de différents facteurs au cours de la saison (Wallentinus 1984; Auby et al. 1994; Valiela et al. 1997 ; CEVA 2011).

La compréhension de l'apparition des 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, appelle également à une amélioration de leur caractérisation physiologique. Les cinétiques d'absorption en nutriments étant variables entre espèces, il convient d'étendre l'étude de la variabilité saisonnière des paramètres cinétiques V_{max} et K_m à ces nouvelles algues opportunistes, en plus des ulves. Cela permettrait également de poursuivre le travail de modélisation initié au cours des projets CIMAV P3 2020 (CEVA 2020a) et CARMA (CEVA, 2020b), visant à calibrer et valider un modèle de croissance algale spécifique à ces espèces (modèle OD).

Ainsi, dans la continuité des actions menées dans le cadre de ces programmes, et afin d'améliorer les connaissances physiologiques des algues proliférant sur le littoral breton, il a été proposé en 2021 d'engager la caractérisation de l'évolution saisonnière des cinétiques d'absorption en nutriments (azotés et phosphorés) des ulves et d'*Ulvaria obscura* (**Objectif 1**). L'algue verte *Ulvaria obscura* a été plus particulièrement ciblée car (1) depuis 2007, elle est responsable de proliférations massives en baie de La Fresnaye où les ulves ont disparu dès 2009, (2) elle prolifère également, mais plus ponctuellement, dans d'autres baies (*e.g.* Lieue-de-Grève en 2019), et (3) elle se développe également dans les masses d'eau de transition (vasières). Les nouvelles données écophysologiques



acquises dans une baie choisie serviront de base pour la compréhension des proliférations dans d'autres sites à marées vertes de la région Bretagne, incluant les vasières, où se développent *Ulva* spp. et *Ulvaria* sp.

Enfin, dans le cadre de l'opérationnalisation du modèle écologique Mars3D-Ulve, il a également été prévu de consolider le module « Ulve » et de poursuivre la mise au point du module biologique spécifique à *Ulvaria* sp. (**Objectif 2**). L'objectif à terme étant d'intégrer au modèle Mars3D-Ulve, l'ensemble des modules biologiques développés pour les nouvelles algues opportunistes et ainsi d'améliorer la prédiction des proliférations sur le littoral de la région Bretagne.



OBJECTIF 1 – CARACTERISATION DE L'EVOLUTION SAISONNIERE DES CINETIQUES D'ABSORPTION EN NUTRIMENTS DE *ULVA SP.* ET *ULVARIA SP.*

1. Principe

L'évolution saisonnière des cinétiques d'absorption en nutriments a été évaluée pour les deux espèces proliférantes ciblées, *Ulva sp.*, et *Ulvaria sp.*, par la mise en place tout au long de la saison de prolifération, d'une expérimentation écophysio-logique à court terme (de 15 min à 240 min) pendant laquelle les données d'absorption relatives aux nitrates, phosphates et à l'ammonium ont été estimées à différents intervalles de temps (Lotze et Schramm, 2000). En complément, les taux de croissance des algues ont été évalués à partir d'une expérimentation à moyen terme (7 jours) et leur statut physiologique (*i.e.* quotas azotés et phosphorés, capacités photosynthétiques) a été suivi *in situ* tout au long de la saison.

2. Campagnes de prélèvement

2.1. Sites d'échantillonnage

Les campagnes de prélèvement et de suivi *in situ* ont été conduites en baie de La Fresnaye pour *Ulvaria obscura* et en baie de Saint-Brieuc pour *Ulva sp.* Au total, 13 campagnes terrain ont été menées de mai à septembre 2021 (Tableau 1).

2.2. Stratégie des campagnes de prélèvement

Les prélèvements d'*Ulvaria obscura* ont été réalisés en début de saison de mai à juillet, à raison d'une campagne terrain par mois. Chaque campagne comprend le suivi *in situ* du statut physiologique des algues (*i.e.* quotas azotés et phosphorés, capacités photosynthétiques), le prélèvement de la biomasse algale pour la mise en place des expérimentations écophysio-logiques, le prélèvement d'eau de mer pour l'estimation des concentrations en nutriments *in situ* ainsi que la mesure de la température de l'eau et de l'intensité lumineuse reçue par les thalles sur le site d'étude.

Pour *Ulva sp.*, deux campagnes terrain ont été réalisées par mois, de mai à septembre. Pour l'une des deux campagnes mensuelles, seul le suivi *in situ* du statut physiologique des algues a été effectué, pour l'autre, l'ensemble des actions décrit plus-haut pour *Ulvaria sp.* a été réalisé.

Tableau 1. Date des campagnes de prélèvement menées au cours de la saison 2021 et actions réalisées.

Date de prélèvement	Espèce prélevée	Lieu du prélèvement	Suivi <i>in situ</i>	Expérimentations écophysio-logiques
05/05/2021	<i>Ulva sp.</i>	Saint-Brieuc	X	X
05/05/2021	<i>Ulvaria sp.</i>	La Fresnaye	X	X
19/05/2021	<i>Ulva sp.</i>	Saint-Brieuc	X	
02/06/2021	<i>Ulva sp.</i>	Saint-Brieuc	X	X
03/06/2021	<i>Ulvaria sp.</i>	La Fresnaye	X	X
20/06/2021	<i>Ulva sp.</i>	Saint-Brieuc	X	
29/06/2021	<i>Ulva sp.</i>	Saint-Brieuc	X	X



28/06/2021	<i>Ulvaria</i> sp.	La Fresnaye	X	X
22/07/2021	<i>Ulva</i> sp.	Saint-Brieuc	X	
05/08/2021	<i>Ulva</i> sp.	Saint-Brieuc	X	X
23/08/2021	<i>Ulva</i> sp.	Saint-Brieuc	X	
02/09/2021	<i>Ulva</i> sp.	Saint-Brieuc	X	X
21/09/2021	<i>Ulva</i> sp.	Saint-Brieuc	X	

2.3. Prélèvement et conditionnement des échantillons d'eau de mer

Pour l'estimation des concentrations en nutriments *in situ*, trois échantillons d'eau de mer (volume de 50 mL) ont été prélevés après un rinçage préalable (à trois reprises) des flacons de prélèvement. Les flacons ont été placés dans une glacière pour assurer la stabilité physico-chimique de l'échantillon. De retour au laboratoire du CEVA, les échantillons ont été empoisonnés avec une solution de chlorure mercurique à 6 g/L (volume d'ajout de 25 μ L), conformément au protocole utilisé dans le programme national SOMLIT élaboré pour l'analyse des sels nutritifs (Garcia et Oriol 2015). Ils ont ensuite été analysés au moyen des dosages spectrophotométriques décrits par Schnetger et al. (2014) et Murphy et Riley (1962), pour l'estimation des concentrations en nitrates et en phosphates respectivement, dans l'optique de définir les conditions d'enrichissement du milieu d'incubation pour l'expérimentation à moyen-terme.

2.4. Prélèvement et conditionnement des échantillons d'algues

Sur le terrain, 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 de guider le prélèvement de la biomasse algale pour la réalisation des expérimentations écophysiological. L'état physiologique des algues a été déterminé à partir de la mesure du rendement quantique photochimique maximal (F_v/F_m), correspondant à l'efficacité photochimique maximale de l'algue en absence de quenching non-photochimique (*i.e.* dissipation thermique). Il est estimé à partir d'un thalle acclimaté à l'obscurité (au minimum au cours d'une période de 5-10 min).

Les biomasses prélevées ont été essorées avec précaution pour retirer l'excédent d'eau et transportées en glacière à l'obscurité.

De retour au laboratoire, 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 un choc osmotique qui induirait la lyse des cellules algales.

À partir de cette biomasse algale, quatre lots de 12 g d'algues essorées ont été conditionnés pour l'estimation des quotas internes en azote et phosphore *in situ*. Ce conditionnement a consisté à rincer rapidement les algues à l'eau déminéralisée de façon à enlever le sel (dont la présence induit un biais important lors des analyses) puis à les congeler à -20°C avant de les lyophiliser. Cette étape de déshydratation remplace le passage à l'étuve et présente l'avantage d'éviter plusieurs étapes de manipulation des algues qui peuvent être à l'origine de contamination et induire des résultats erronés. Les échantillons lyophilisés ont ensuite été pesés pour l'estimation du poids sec à T0 puis envoyés à un laboratoire d'analyse prestataire (UPscience), certifié COFRAC et travaillant depuis plusieurs années sur les échantillons algaux du CEVA, pour l'analyse des contenus internes en azote et en phosphore total.



Les algues restantes ont été incubées 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.



Figure 1. Aperçu synthétique des différentes étapes de l'étude CIMAV P3 2021

3. Expérimentation à court-terme

3.1. Méthodologie

3.1.1. Dispositif

La première expérimentation a consisté à mesurer l'absorption en nutriments de chaque espèce étudiée sur des incubations à court terme (de 0 à 240 min). Les macro-algues, issues des bacs d'acclimatation, ont été incubées dans de l'eau de mer filtrée (à 1 μm) à différentes gammes de concentrations en nitrates (de 0 à 200 $\mu\text{mol.L}^{-1}$), ammonium (de 0 à 300 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) et phosphates (de 0 à 12 $\mu\text{mol.L}^{-1}$), comme détaillé en Figure 2.

Pour les conditions d'enrichissement en nitrates et ammonium, un apport en phosphates (3 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) a été ajouté afin d'éviter une carence. De la même manière, un apport en nitrate (50 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) et en ammonium (50 $\mu\text{mol.L}^{-1}$) a été effectué dans les milieux enrichis en phosphates. En parallèle des incubations, trois béciers « contrôle » remplis d'eau de mer filtrée (sans algues) ont été placés dans les mêmes conditions.

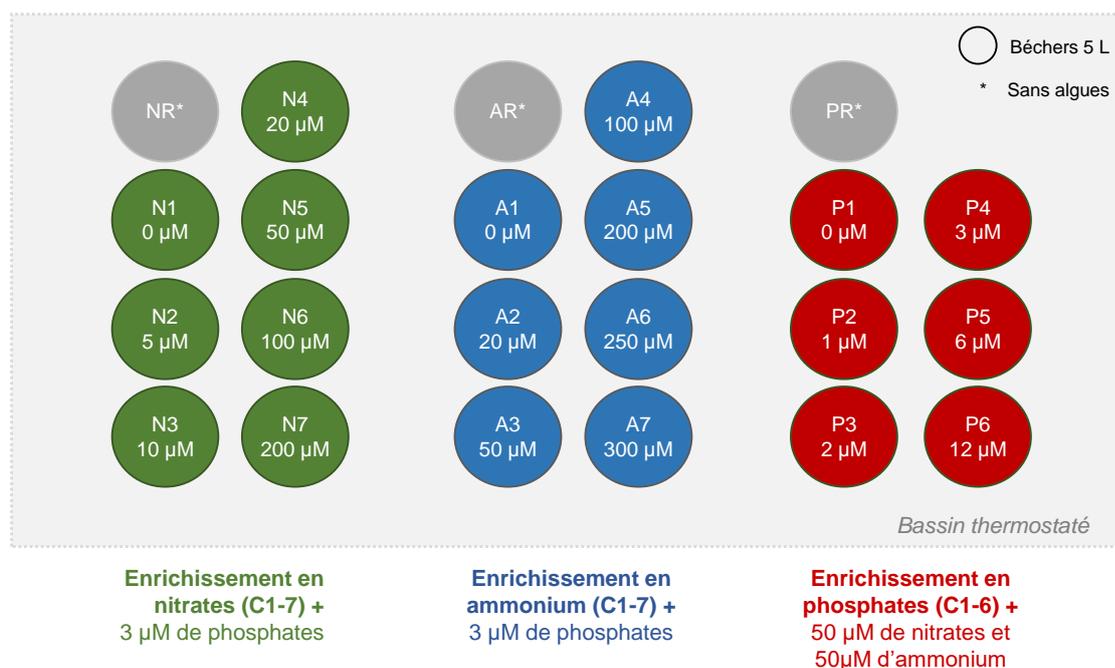


Figure 2. Schéma du dispositif expérimental pour l'étude à court terme

3.1.2. Protocole

Un échantillon d'eau de mer (100 mL) a été prélevé dans chacun des 20 béchers pour l'estimation des concentrations en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) en début d'expérimentation (T0). Les échantillons ont été empoisonnés avec une solution de chlorure mercurique à 6 g/L (volume d'ajout de 500 μ L). Les échantillons traités ont ensuite été congelés dans l'attente de leur analyse par le laboratoire agréé Eurofins. Sur la période d'incubation de 240 minutes, des échantillons d'eau de mer (100 mL) ont été prélevés dans chaque bécher à des temps différents selon les modalités d'enrichissement étudiées (Tableau 2). Chaque échantillon a été conditionné comme décrit précédemment (empoisonnement au chlorure mercurique puis congélation) pour l'analyse des concentrations en nutriments (nitrates, phosphates et ammonium) dans l'eau de mer.

Tableau 2. Temps de prélèvement des échantillons d'eau de mer pour chaque type d'enrichissement en nutriments au cours des 240 min d'incubation.

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

Les incubations ont été réalisées dans des béchers en polypropylène de 5 L. Les algues ont été incubées à la température et à la photopériode relevées *in situ* au moment du prélèvement (Tableau 3). La température des béchers expérimentaux a été régulée par l'action combinée de résistances thermiques et d'un groupe froid.



Une intensité lumineuse de 150-200 μmol de photons $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et un système de bullage en continu ont été appliqués. Des mesures de concentration en azote et phosphore dans les tissus algaux ainsi que des mesures de biomasse ont été effectuées en début d'expérimentation.

Tableau 3. 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 La Fresnaye	11	17	19	-	-
Température de l'eau à Saint-Brieuc	10	17	19	19	19

3.1.3. Calculs

À partir des données de concentrations en sels nutritifs aux différents temps de prélèvement (Tableau 2), les cinétiques d'absorption des nitrates, des phosphates et de l'ammonium ont été estimées pour chaque intervalle de temps.

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

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

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

Avec C_i , la concentration initiale en nutriments contenus dans l'eau en début d'intervalle de temps (en $\mu\text{mol}.\text{L}^{-1}$) ; C_f , la concentration en nutriments contenus dans l'eau à la fin de l'intervalle de temps (en $\mu\text{mol}.\text{L}^{-1}$) ; 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).

Une sélection des données de vitesses d'absorption (V) a été effectuée lors des calculs afin d'éliminer les valeurs aberrantes (*e.g.* vitesses négatives liées à l'absence d'absorption). Les vitesses d'absorption en nitrates, phosphates et ammonium ont ensuite été représentées graphiquement en fonction des concentrations initiales mesurées (Figure 3).

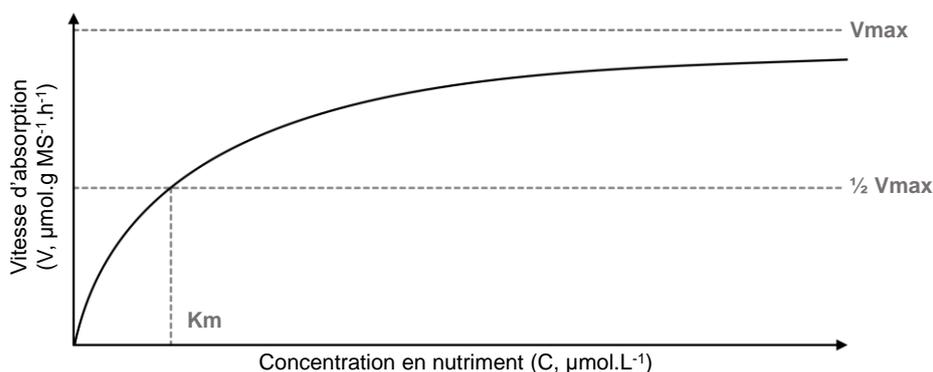


Figure 3. Représentation graphique type des vitesses d'absorption d'un nutriment (V) en fonction de la concentration initiale de ce nutriment (C), suivant l'équation de Michaelis-Menten.

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

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

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

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

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

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

3.2. Résultats

3.2.1. Détermination des paramètres cinétiques

L'expérimentation a été menée sur une période de 4h, pendant laquelle les concentrations en nitrates, ammonium et phosphates ont été suivies à des intervalles de temps spécifiques dans chaque milieu d'incubation (Tableau 2). En mai, une interversion entre les aquariums utilisés pour les cinétiques d'ammonium et de phosphates d'*Ulva* sp. nous a contraint à étudier ces cinétiques sur des intervalles de temps différents de ce qui étaient prévus : (1) les concentrations en ammonium des milieux



d'incubation ont été mesurées au temps T0 puis à l'issue des 60, 120 et 240 minutes d'expérimentation ; (2) les concentrations en phosphates des milieux d'incubation ont été mesurées au temps T0 puis à l'issue des 15, 30, 45, 60 et 120 minutes d'expérimentation.

À partir de ces concentrations en sels nutritifs, les vitesses d'absorption en nitrates, phosphates et ammonium (Figure 4 à Figure 9) ainsi que les paramètres cinétiques associés (Tableau 4 à Tableau 6 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) ont été estimés à chaque intervalle de temps pour les deux espèces étudiées, *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. L'ensemble des résultats obtenus pour *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. sont fournis en annexes pour chaque campagne de prélèvement réalisée (Annexe 1 à Annexe 8).

Pour chacun des pas de temps étudiés (T0-T30, T30-T60, T60-T120 et T120-T180) et 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 pour les deux espèces algales étudiées (Figure 4 et Figure 7).

Les cinétiques d'ammonium et de phosphates d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp. ont généralement suivi ce profil hyperbolique. Mais un profil linéaire entre les vitesses d'absorption et les concentrations en nutriments du milieu a également été mis en évidence dans certains cas.

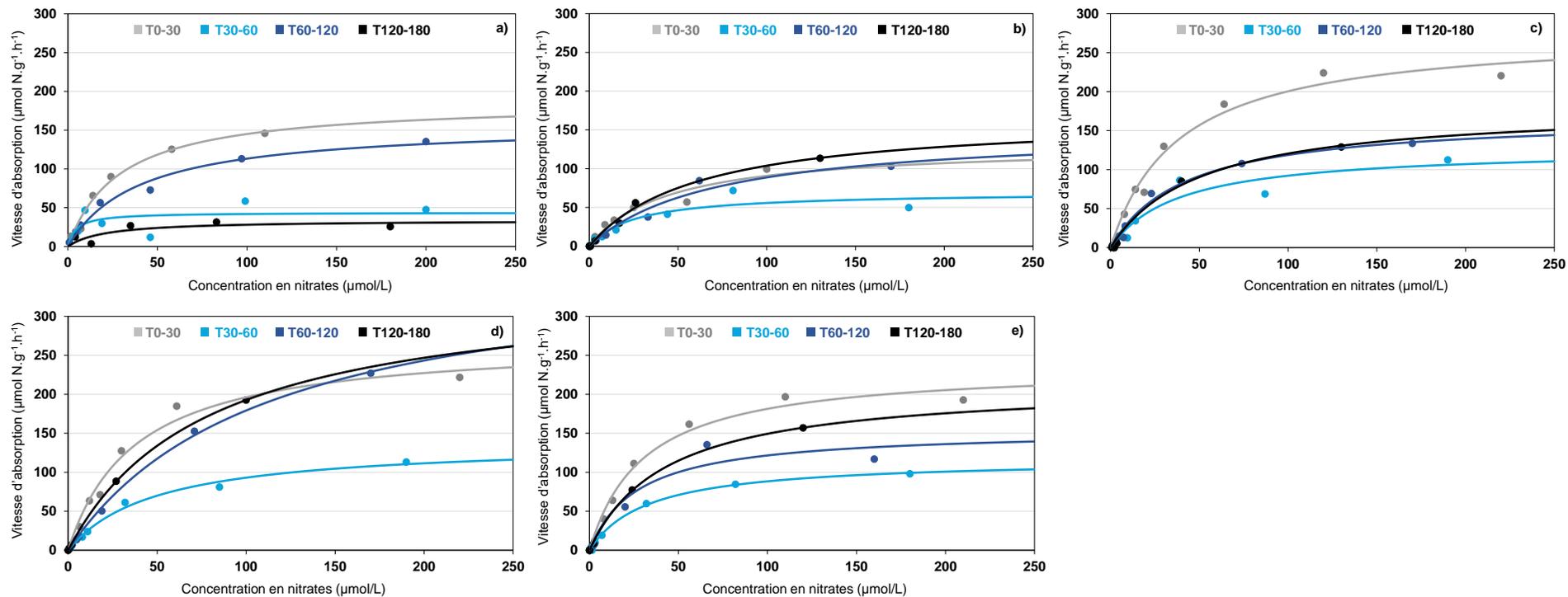


Figure 4. Vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation obtenues en mai (a), juin (b), juillet (c), août (d) et septembre (e) pour *Ulva* sp.

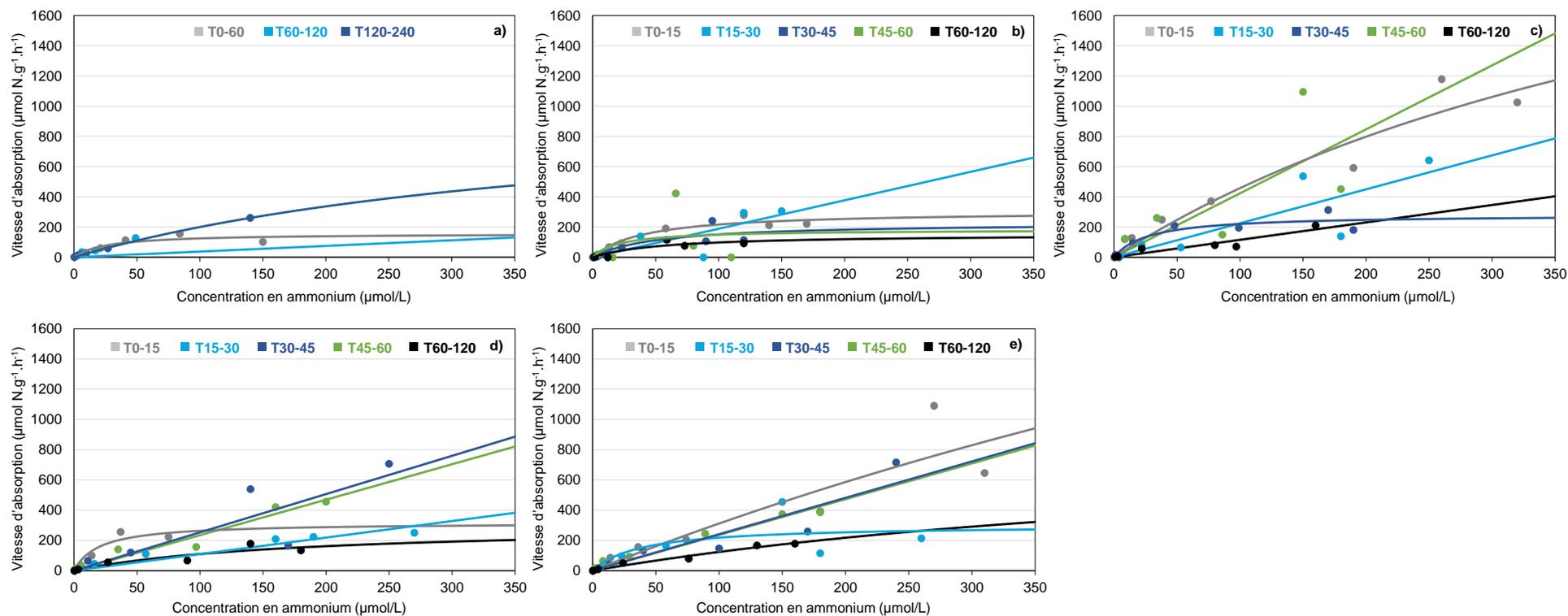


Figure 5. Vitesses d'absorption en ammonium en fonction des concentrations en ammonium dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b), juillet (c), août (d) et septembre (e) pour *Ulva sp.*

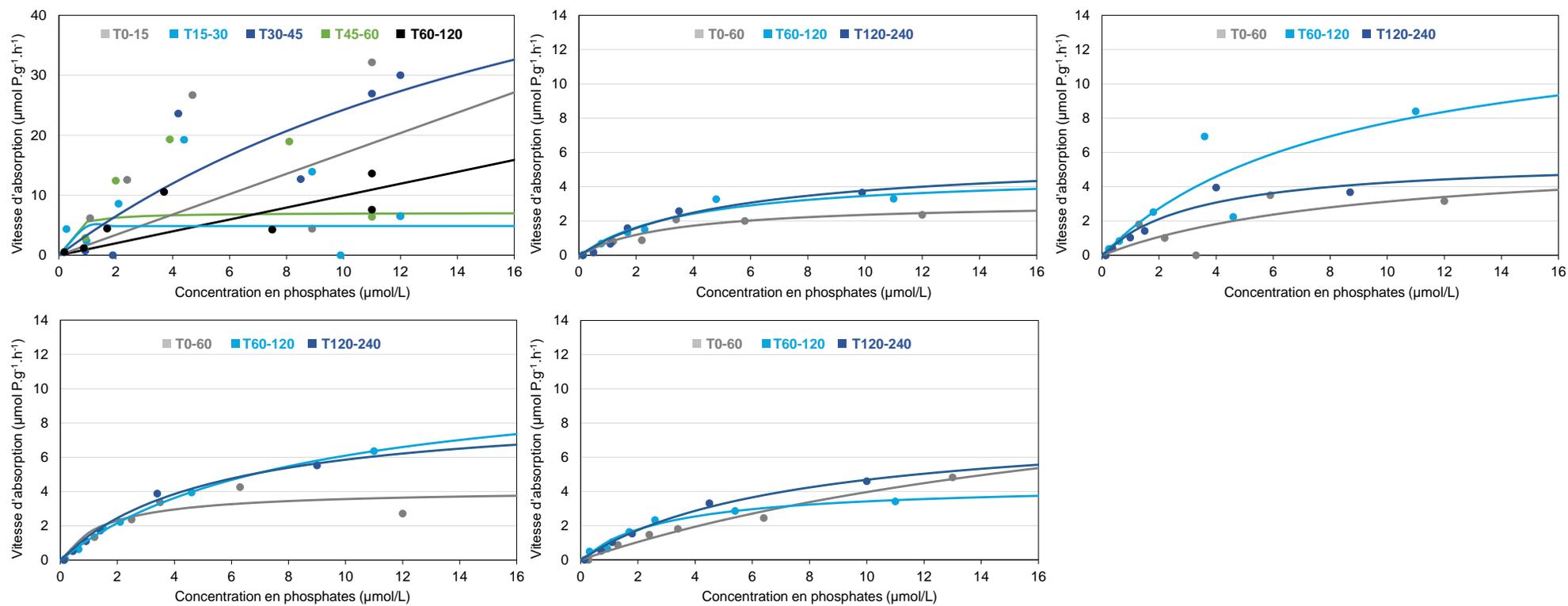


Figure 6. Vitesses d'absorption en phosphates en fonction des concentrations en phosphates dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b), juillet (c), août (d) et septembre (e) pour *Ulva* sp.

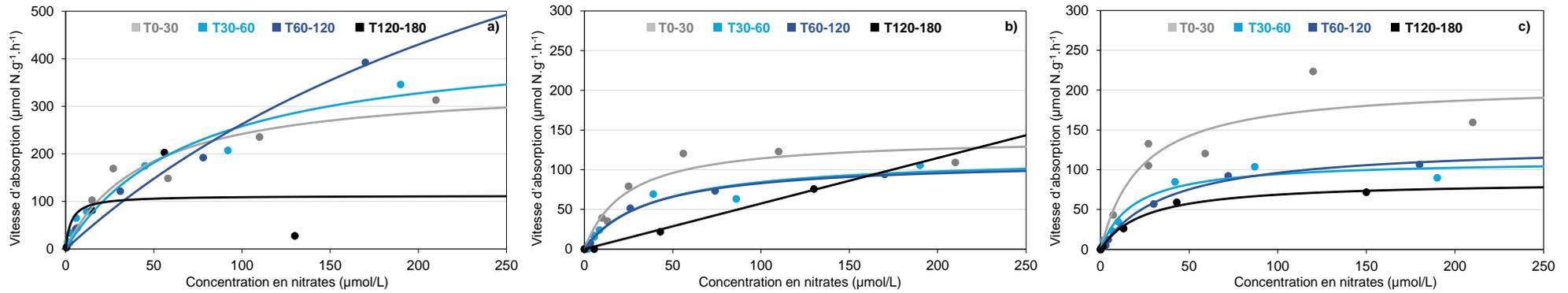


Figure 7. Vitesses d'absorption en nitrates en fonction des concentrations en nitrates dans le milieu d'incubation obtenues en mai (a), juin (b) et juillet (c) pour *Ulvaria* sp.

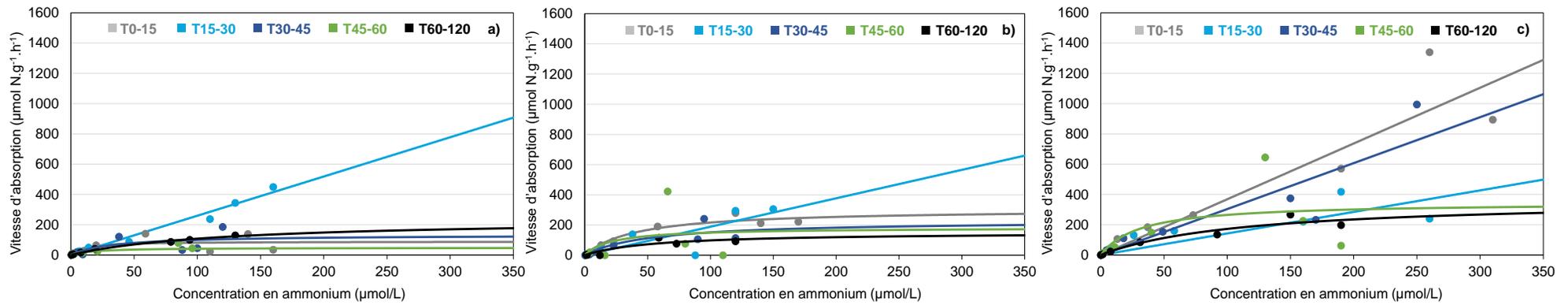


Figure 8. Vitesses d'absorption en ammonium en fonction des concentrations en ammonium dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b) et juillet (c) pour *Ulvaria* sp.

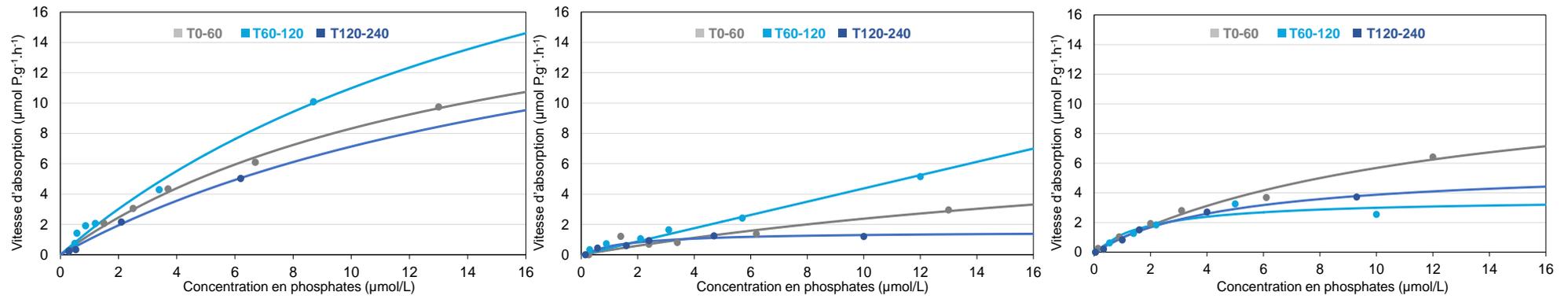


Figure 9. Vitesses d'absorption en phosphates en fonction des concentrations en phosphates dans le milieu d'incubation en mai (a), juin (b) et juillet (c) pour *Ulvaria* sp.



Tableau 4. Paramètres cinétiques (V_{max} , K_m et α) d'absorption en nitrates estimés de mai à septembre pour *Ulva* sp. et de mai à juillet pour *Ulvaria* sp.

Paramètres cinétiques Nitrates		<i>Ulva</i> sp.					<i>Ulvaria</i> sp.		
		Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Mai	Juin	Juillet
V_{max}	T0-T30	187.0	130.6	277.4	270.1	236.7	351.2	141.0	207.8
	T30-T60	43.7	69.9	127.6	139.1	117.3	447.1	116.5	112.0
	T60-T120	158.7	151.4	168.4	378.8	154.7	1183.1	112.3	132.4
	T120-T180	33.9	167.9	181.2	343.2	213.3	111.9	1.8E+05	85.6
	T0-T180	89.9	254.8	252.9	691.7	256.1	465.7	195.5	163.9
K_m	T0-T30	28.96	43.98	38.34	37.65	30.51	45.27	23.56	22.93
	T30-T60	4.61	25.50	38.34	49.42	32.69	73.20	37.97	18.59
	T60-T120	40.09	70.65	41.68	111.28	27.17	350.68	35.31	37.88
	T120-T180	20.86	61.63	50.22	78.07	42.76	3.08	3.25E+05	24.60
	T0-T180	24.67	266.37	162.59	514.95	165.02	152.71	234.43	101.32
α	T0-T30	6.46	2.97	7.23	7.17	7.76	7.76	5.99	9.06
	T30-T60	9.47	2.74	3.33	2.81	3.59	6.11	3.07	6.03
	T60-T120	3.96	2.14	4.04	3.40	5.69	3.37	3.18	3.50
	T120-T180	1.62	2.72	3.61	4.40	4.99	36.35	0.57	3.48
	T0-T180	3.64	0.96	1.56	1.34	1.55	3.05	0.83	1.62



Tableau 5. Paramètres cinétiques (V_{max} , K_m et α) d'absorption en ammonium estimés de mai à septembre pour *Ulva* sp. et de mai à juillet pour *Ulvaria* sp.

Paramètres cinétiques Ammonium		<i>Ulva</i> sp.					<i>Ulvaria</i> sp.		
		Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Mai	Juin	Juillet
V _{max}	T0-T15	-	574.5	3115.6	317.1	4908.9	88.6	306.2	3123.0
	T15-T30	-	172.1	6.5E+11	5.1E+09	302.0	1.6E+13	8.1E+12	7.0E+12
	T30-T45	-	6424.4	281.1	8.9E+10	2.4E+12	132.7	229.3	6.3E+12
	T45-T60	-	3.6E+12	4.2E+12	3.0E+12	2.9E+12	47.9	1.8E+02	3.5E+02
	T60-T120	1063.2	46.1	1.9E+09	306.2	895.4	238.2	152.7	3.7E+02
	T0-60	157.2	-	-	-	-	-	-	-
	T120-240	9.71E+06	-	-	-	-	-	-	-
	T0-120	100.7	370.75	1500.9	209.3	1342.4	220.7	279.8	946.2
K _m	T0-T15	-	201.83	580.91	20.26	1475.02	9.57	41.64	563.24
	T15-T30	-	51.63	2.88E+11	4.62E+09	38.55	6.18E+12	4.30E+12	4.92E+12
	T30-T45	-	6035.77	27.66	3.53E+10	9.88E+11	33.68	52.18	2.09E+12
	T45-T60	-	1.18E+12	9.84E+11	1.29E+12	1.24E+12	17.86	22.25	31.07
	T60-T120	2.60E+07	32.69	1.63E+09	178.72	623.52	121.37	56.04	114.54
	T0-60	25.98	-	-	-	-	-	-	-
	T120-240	432.01	-	-	-	-	-	-	-
	T0-120	16.19	390.20	901.40	92.13	953.80	141.10	205.90	413.50
α	T0-T15	-	2.85	5.36	15.65	3.33	9.26	7.35	5.54
	T15-T30	-	3.33	2.25	1.09	7.83	2.59	1.88	1.42
	T30-T45	-	1.06	10.16	2.53	2.41	3.94	4.39	3.03
	T45-T60	-	3.05	4.23	2.35	2.37	2.68	8.20	11.16
	T60-120	0.37	1.41	1.15	1.71	1.44	1.96	2.73	3.23
	T0-60	6.05	-	-	-	-	-	-	-
	T120-240	2.46	-	-	-	-	-	-	-
	T0-120	6.22	0.95	1.67	2.27	1.41	1.56	1.36	2.29



Tableau 6. Paramètres cinétiques (V_{max} , K_m et α) d'absorption en phosphates estimés de mai à septembre pour *Ulva sp.* et de mai à juillet pour *Ulvaria sp.*

Paramètres cinétique Phosphates		<i>Ulva sp.</i>					<i>Ulvaria sp.</i>		
		Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Mai	Juin	Juillet
V _{max}	T0-T60	-	3.1	6.0	4.1	13.1	20.8	9.5	12.5
	T0-T15	8.9E+07	-	-	-	-	-	-	-
	T15-T30	4.9	-	-	-	-	-	-	-
	T30-T45	76.8	-	-	-	-	-	-	-
	T45-T60	7.1	-	-	-	-	-	-	-
	T60-T120	6.2E+08	4.8	14.2	11.2	4.4	32.4	2.5E+07	3.6
	T120-240	-	5.8	5.7	8.9	8.1	21.7	1.5	5.8
	T0-240	-	5.5	8.9	8.7	9.2	258.6	5.8	7.3
K _m	T0-T60	-	3.22	9.24	1.58	23.05	14.97	30.10	12.11
	T0-T15	5.22E+07	-	-	-	-	-	-	-
	T15-T30	0.01	-	-	-	-	-	-	-
	T30-T45	21.67	-	-	-	-	-	-	-
	T45-T60	0.26	-	-	-	-	-	-	-
	T60-T120	6.22E+08	3.95	8.42	8.34	3.00	19.55	5.76E+07	2.03
	T120-240	-	5.25	3.37	5.31	7.31	20.42	1.75	4.91
	T0-240	-	8.22	10.37	9.00	14.12	415.59	14.93	8.82
α	T0-T60	1.20	0.97	0.65	2.61	0.57	1.39	0.32	1.04
	T0-T15	1.70	-	-	-	-	-	-	-
	T15-T30	-	-	-	-	-	-	-	-
	T30-T45	3.54	-	-	-	-	-	-	-
	T45-T60	26.96	-	-	-	-	-	-	-
	T60-T120	0.99	1.22	1.69	1.34	1.48	1.66	0.44	1.77
	T120-240	-	1.10	1.68	1.69	1.11	1.06	0.87	1.18
	T0-T240	-	0.67	0.85	0.97	0.65	0.62	0.39	0.83



3.2.2. Evolution saisonnière des paramètres cinétiques

Les vitesses d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates pouvant être impactées par l'évolution des concentrations en nutriments dans le milieu entre chaque intervalle de temps (Lotze et Schramm, 2000 ; CEVA 2014, 2019; CEVA 2020b), il a été choisi d'étudier l'évolution saisonnière des paramètres cinétiques d'absorption en nitrates, ammonium et phosphates sur le premier pas de temps de la période d'incubation (soit T0-T30, T0-T15 et T0-T60 respectivement).

Cinétiques d'absorption en nitrates

Sur la période de mai à juillet, les V_{\max} des cinétiques d'absorption en nitrates pour *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. ont évolué similairement (Figure 10) : les V_{\max} ont diminué de mai à juin (respectivement de 187 à 131 $\mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et de 351 à 141 $\mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) pour ré-augmenter en juillet (respectivement à 277 $\mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et à 208 $\mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$). Puis les valeurs de V_{\max} se sont maintenues à de fortes valeurs en août et septembre pour *Ulva* sp. (en moyenne à $253 \pm 24 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$). Les valeurs de K_m sont restées assez stables au cours du temps pour *Ulva* sp. de mai à septembre ($35.9 \pm 6.2 \mu\text{mol.L}^{-1}$). *Ulvaria* sp. a présenté un fort K_m en mai ($45.3 \mu\text{mol.L}^{-1}$), qui a ensuite atteint de plus faibles valeurs en juin et juillet (en moyenne $23.2 \pm 0.4 \mu\text{mol.L}^{-1}$).

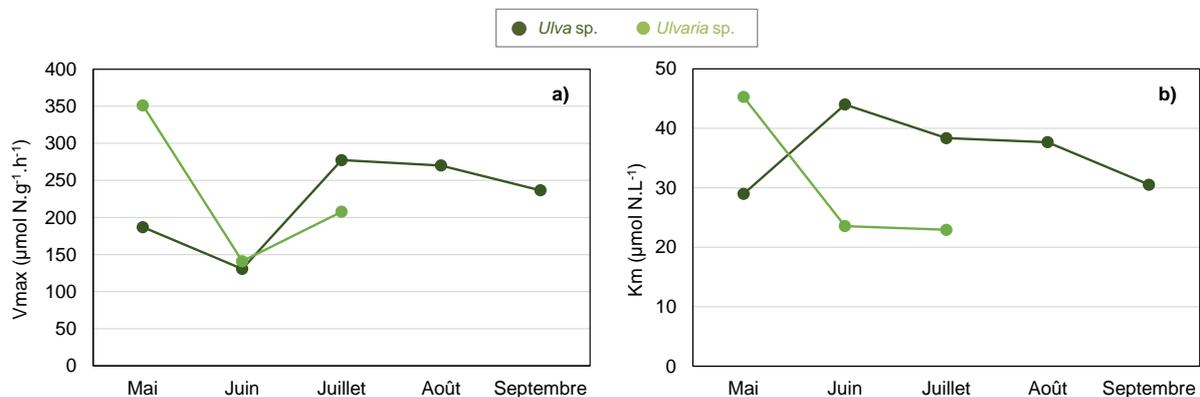


Figure 10. Evolution saisonnière des V_{\max} (a) et K_m (b) des cinétiques d'absorption en nitrates pour *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. estimées sur la période T0-T30.

Cinétiques d'absorption en ammonium

Les paramètres cinétiques d'absorption en ammonium d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp. ont suivi la même évolution saisonnière de mai à juillet (Figure 11) : les V_{\max} et K_m ont fortement augmenté au cours du temps, passant en moyenne de $123 \pm 48 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $17.8 \pm 11.6 \mu\text{mol.L}^{-1}$ en mai, à $3119 \pm 5 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $572.1 \pm 12.5 \mu\text{mol.L}^{-1}$ en juillet. Puis les valeurs de V_{\max} et K_m des ulves ont diminué en août ($317 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $20.3 \mu\text{mol.L}^{-1}$) avant de ré-augmenter en septembre ($4909 \mu\text{mol N.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $1475 \mu\text{mol.L}^{-1}$).

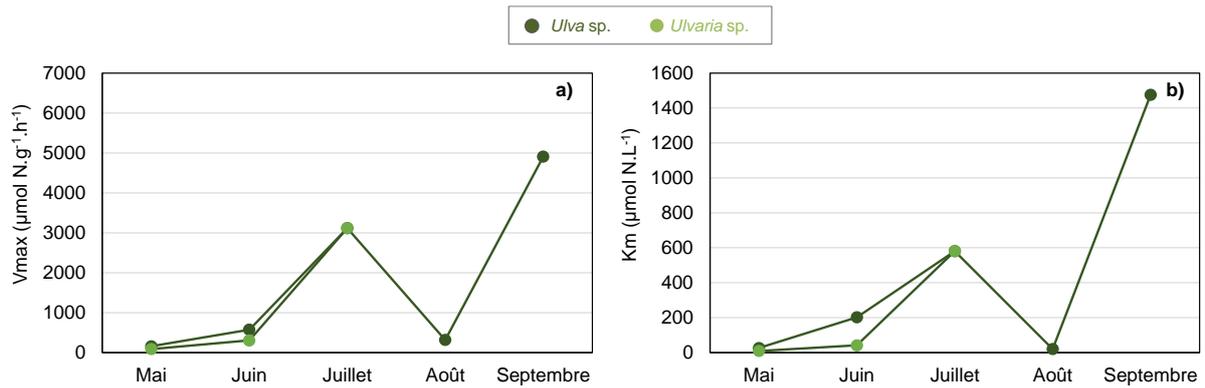


Figure 11. Evolution saisonnière des V_{max} (a) et K_m (b) des cinétiques d'absorption en ammonium pour *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. estimées sur la période T0-T15, excepté pour le point de mai pour *Ulva* sp. qui a été estimé sur l'intervalle T0-T60.

Cinétiques d'absorption en phosphates

Les paramètres cinétiques d'absorption V_{max} et K_m en phosphates (Figure 12) sont restés relativement stables de juin à août pour *Ulva* sp. (en moyenne $4.4 \pm 1.5 \mu\text{mol P.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $4.7 \pm 4.0 \mu\text{mol.L}^{-1}$ respectivement), puis ont légèrement augmenté en septembre ($13.1 \mu\text{mol P.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $23.1 \mu\text{mol.L}^{-1}$ respectivement). *Ulvaria* sp. a présenté des valeurs de V_{max} et K_m en phosphates plus élevées que celles des ulves de juin à juillet : le paramètre V_{max} , de $20.8 \mu\text{mol P.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en mai, a diminué en juin et juillet à une valeur moyenne de $11.0 \pm 2.1 \mu\text{mol P.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$; le paramètre K_m a atteint des valeurs $> 12.1 \mu\text{mol.L}^{-1}$ de mai à juillet.

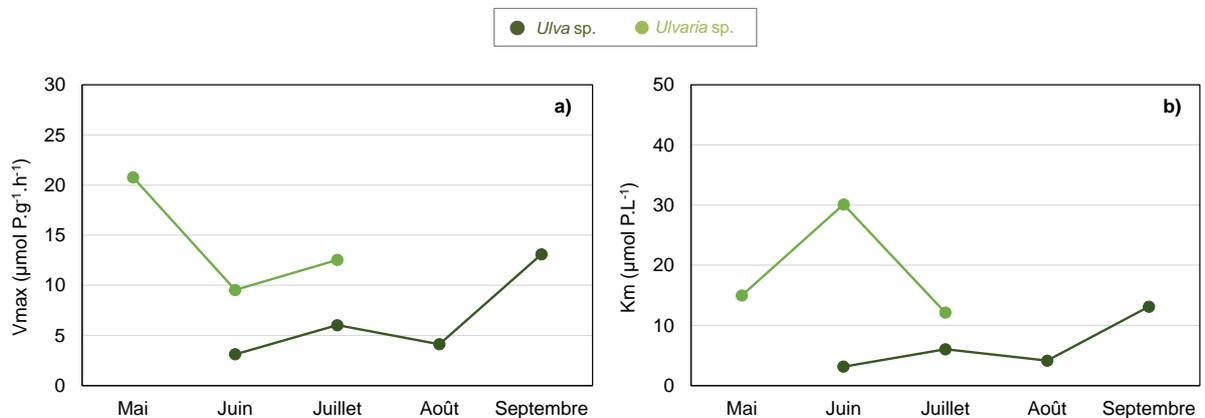


Figure 12. Evolution saisonnière des V_{max} (a) et K_m (b) des cinétiques d'absorption en phosphates pour *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp.

4. Expérimentation à moyen-terme et suivi *in situ*

4.1. Méthodologie

L'expérimentation à moyen-terme a consisté à mesurer les taux de croissance de chacune des espèces d'intérêt (*Ulva* sp. et *Ulvaria* sp.) ainsi que leur capacité de fixation en azote et phosphore sur une période d'incubation de 7 jours. Chaque espèce de macro-algue a été incubée selon deux modalités de concentration différentes (Figure 13) :



- un milieu **contrôle** : eau de mer filtrée (à 1 µm) non enrichie en nutriments
- un milieu **NP+** : eau de mer filtrée (à 1 µm) enrichie en nitrates, ammonium et phosphates selon les concentrations *in situ* mesurées au cours de la saison (Tableau 7).

Conditions de lumière contrôlées : 150 µmol photon. m⁻² s⁻¹, cycle J:N *in situ*

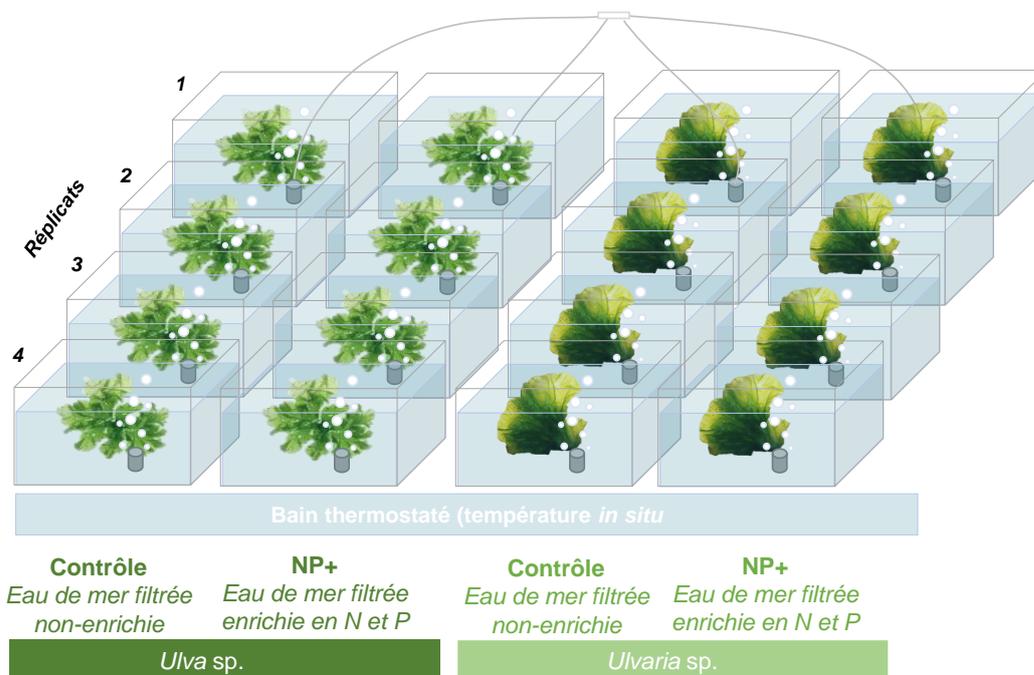


Figure 13. Schéma du dispositif expérimental pour l'étude à moyen-terme

Le milieu d'incubation a été renouvelé et enrichi en nitrates et phosphates (pour la modalité NP+) tous les deux jours. Les concentrations en nitrates et en phosphates de l'eau de mer ont été suivies quotidiennement pour contrôler le niveau d'enrichissement des milieux d'incubation. Pour cela, un volume d'eau de mer de 5 mL a été recueilli dans un flacon en propyléthylène puis empoisonné au chlorure mercurique (25 µL de HgCl₂ à 6 g/L) de manière à assurer la stabilité des échantillons. Les concentrations en nitrates et en phosphates ont été estimées à partir d'un dosage spectrophotométrique suivant les protocoles respectifs de Schnetger et al. (2014) et de Murphy et Riley (1962).

Tableau 7. Niveaux d'enrichissement en nitrates, ammonium et phosphates du milieu d'incubation appliqués pour la modalité NP+ selon le mois de la saison.

Mois de prélèvement	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
Concentration en nitrates (µmol.L ⁻¹)	150	50	25	25	10
Concentration en ammonium (µmol.L ⁻¹)	50	25	10	10	10
Concentration en phosphates (µmol.L ⁻¹)	2	2	3	4	4

Les algues ont été incubées à une intensité lumineuse de 150 µmol photon.s⁻¹.m⁻² et suivant le cycle de photopériode et la température relevé *in situ* au moment du prélèvement (Tableau 3). La température des bacs expérimentaux a été régulée par l'action combinée de résistances thermiques et d'un groupe froid.



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

Un système open-source de surveillance et de régulation des paramètres physico-chimiques de l'eau de mer, nommé *Raspberinne*, a été développé dans le cadre de ces expérimentations (Figure 14, gauche). Ce système basé sur la technologie Raspberry, permet la surveillance en continu et à distance de la température de l'eau, du taux d'oxygène dissous, du pH et de la température et humidité de l'air ambiant. Une pompe péristaltique permet la régulation du bassin d'expérimentation en fonction des valeurs cibles d'un ou des paramètres mesurés. Un système d'alerte par emails en plus d'alertes smartphone via l'application Telegram a été implémenté. Il permet de donner l'alerte en cas de dépassement d'un ou des paramètres ciblés. Une interface web de visualisation et d'export des données est également associée au Raspberinne (Figure 14, droite).

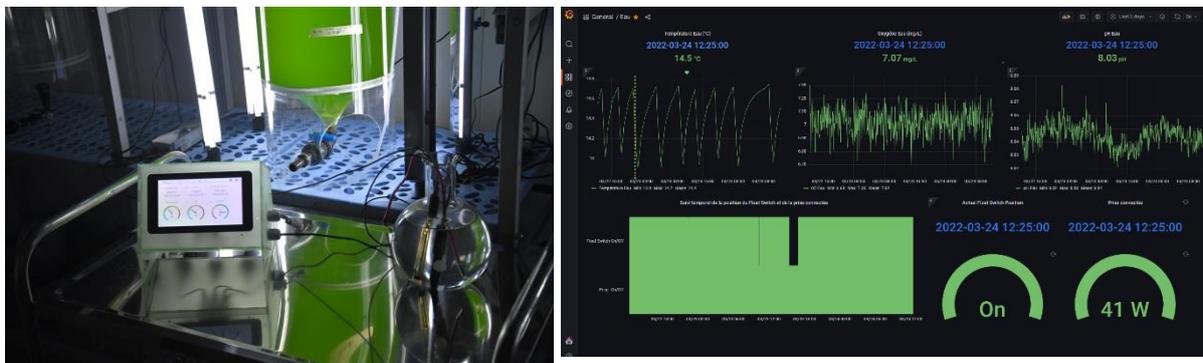


Figure 14 : A gauche, Raspberinne, à droite site web d'interface de visualisation (Grafana)

Les algues étudiées (*Ulva* sp. et *Ulvaria* sp.) ont été prélevées à partir des biomasses maintenues dans les bacs d'acclimatation, et des lots de 12 g d'algues essorées ont été disposés dans chaque bac de 12 L, de manière à respecter la densité optimale d'incubation de 1 g/L et de disposer de suffisamment de matériel biologique pour les analyses ultérieures. Des réplicats biologiques (n=4) ont été effectués pour chacune des conditions. Des mesures de concentration en nutriments (azote, phosphore) dans les tissus algaux ainsi que des mesures de biomasse ont été effectuées en début et fin d'expérimentation.

Les taux de croissance ont été estimés à partir des poids secs mesurés après lyophilisation, selon l'équation (Eq. 5) (Hoffmann et Poorter 2002):

$$\mu = \frac{\ln \frac{W_t}{W_0}}{t} \quad \text{Eq. 5}$$

avec W_0 , la biomasse algale au temps initial J_0 (en g, poids sec) ; W_t , la biomasse algale au temps J (en g, poids sec); et t , la durée de l'expérience (en jours).



À partir des données de quotas et de biomasses algales en début et fin d'expérimentation, la quantité d'azote et de phosphore assimilée (« N fixé » et « P fixé ») par les algues au bout de 7 jours d'incubation, a été calculée pour chaque lot d'algues, en suivant les équations Eq. 6 et Eq. 7 respectivement :

$$N \text{ fixé} = \% \text{QN} (T_f) * m (T_f) - \% \text{QN} (T_0) * m (T_0) \quad \text{Eq. 6}$$

$$P \text{ fixé} = \% \text{QP} (T_f) * m (T_f) - \% \text{QP} (T_0) * m (T_0) \quad \text{Eq. 7}$$

avec %QN, pourcentage d'azote sur la matière sèche des algues, %QP, le pourcentage de phosphore sur la matière sèche des algues et m, le poids sec du lot d'algues en début (T_0) et fin d'expérimentation (T_f).

4.2. Résultats

Evolution saisonnière des taux de croissance

Les taux de croissance d'*Ulva* sp. ont été maximaux en mai, en conditions contrôle ($9,6 \pm 1,6$ %MS/j) et enrichie NP+ ($14,2 \pm 1,9$ %MS/j) (Figure 15). De juin à septembre, les taux de croissance des algues incubées en condition enrichie NP+ se sont ensuite stabilisés à des valeurs moyennes comprises entre $6,6 \pm 2,5$ et $8,4 \pm 0,9$ %MS/j, supérieures à celles relevées pour les algues en condition contrôle (valeurs moyennes $< 4,7 \pm 1,1$ %MS/j).

Les taux de croissance d'*Ulvaria* sp., en condition NP+, étaient élevés en mai ($11,8 \pm 1,4$ %MS/j contre $7,3 \pm 1,2$ %/j en condition contrôle) et juin ($10,6 \pm 0,6$ %MS/j contre $5,3 \pm 0,7$ %/j en condition contrôle), puis ont diminué en juillet ($7,1 \pm 0,4$ %MS/j contre $5,1 \pm 0,3$ %/j en condition contrôle).

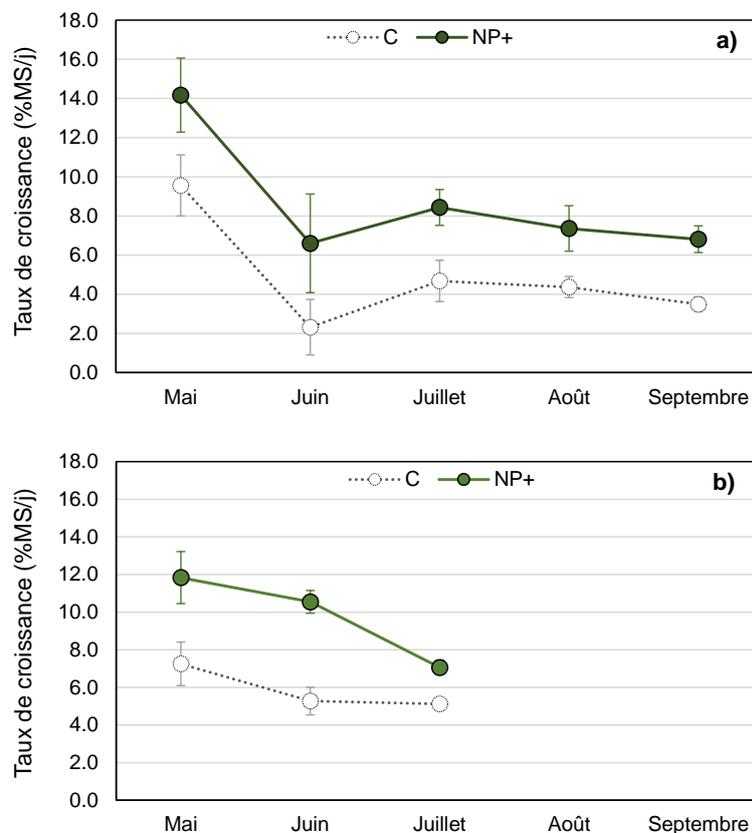


Figure 15. Evolution saisonnière des taux de croissance d'*Ulva* sp. (a) et d'*Ulvaria* sp. (b) mesurés à l'issue des 7 jours d'incubation en conditions contrôle (C) et enrichie en N et P (NP+) (\pm écart type ; n=4).



Evolution saisonnière des quotas N et P

Les quotas azotés des ulves étaient élevés début mai ($3,08 \pm 0,17$ g/100gMS) puis ont progressivement diminué jusque mi-juin (valeur moyenne de $1,81 \pm 0,10$ g/100gMS) (Figure 16a). Une valeur maximale a été relevée fin juin à $3,30 \pm 0,32$ g/100gMS, tandis que les valeurs minimales saisonnières ont été observées de fin juillet à fin août (valeurs moyennes comprises entre $1,31 \pm 0,08$ et $1,45 \pm 0,06$ g/100gMS). Les quotas ont ensuite progressivement augmenté pour atteindre une valeur moyenne de $2,23 \pm 0,18$ g/100gMS fin septembre. Les quotas azotés d'*Ulvaria* sp. sont restés supérieurs au quota critique azoté ($Q_{1N} = 1,90$ g/100gMS ; CEVA 2020a) de mai à fin juin. Comme pour l'ulve, les plus forts quotas ont été observés début mai ($3,82 \pm 0,01$ g/100gMS) et fin juin ($3,38 \pm 0,08$ g/100gMS).

Les quotas phosphorés des ulves (Figure 16b) étaient élevés début mai ($3,08 \pm 0,17$ g/100gMS), puis ont atteint des valeurs proches du quota critique fin mai ($0,124 \pm 0,020$ g/100gMS) et début juin ($0,129 \pm 0,008$ g/100gMS), avant de ré-augmenter fin juin (valeur maximale de $0,252 \pm 0,018$ g/100gMS relevée le 26/06/2021). Revenus à des niveaux plus faibles fin juillet ($0,121 \pm 0,004$ g/100gMS), les quotas phosphorés ont ensuite progressivement augmenté jusque fin septembre ($0,187 \pm 0,011$ g/100gMS).

Les quotas phosphorés d'*Ulvaria* sp. début mai étaient comparables à ceux d'*Ulva* sp. à la même période ($0,189 \pm 0,008$ g/100gMS). Une forte augmentation des quotas phosphorés d'*Ulvaria* sp. a également été relevée de début juin ($0,175 \pm 0,002$ g/100gMS) à fin juin ($0,267 \pm 0,004$ g/100gMS).

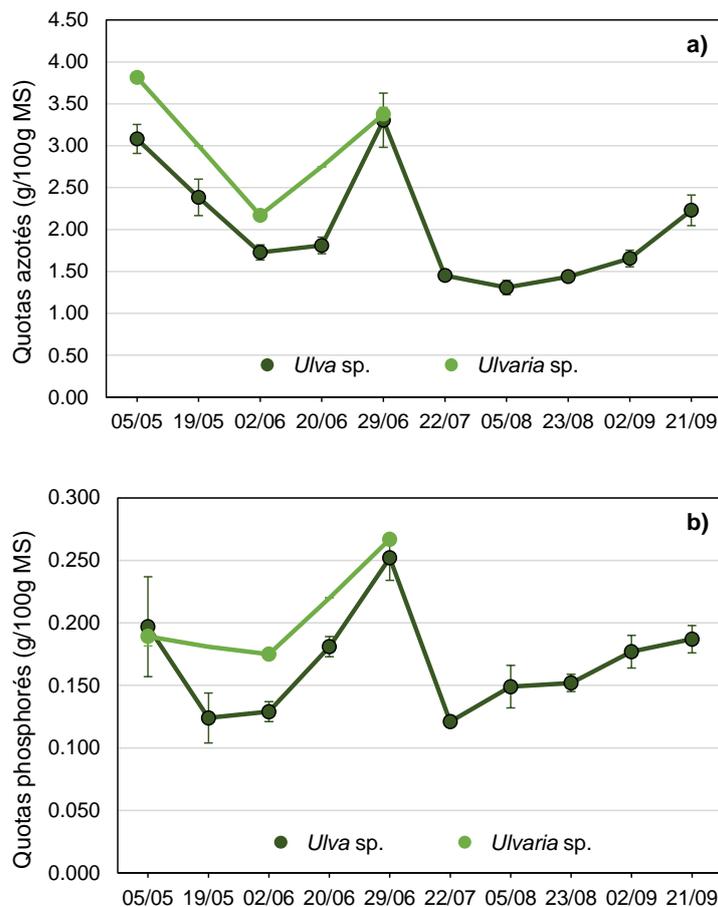


Figure 16. Quotas azotés (a) et phosphorés (b) *in situ* d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp. au cours de la saison (\pm écart type ; n=4).



Evolution des quantités d'azote et de phosphore fixées

Les quantités d'azote et de phosphore fixés à l'issue des 7 jours d'incubation ont été estimées (Figure 17 et Figure 18) à partir du suivi des quotas azotés et phosphorés des algues et des biomasses algales en début et fin d'expérimentation (Annexe 9 et Annexe 10).

Les résultats montrent que les quantités d'azote et de phosphore fixées en condition enrichie NP+ étaient fortement dépendantes des concentrations en nitrates, ammonium et phosphates du milieu d'incubation.

- Les quantités d'azote fixé étaient élevées en mai ($95,3 \pm 13,9$ mg N pour *Ulva* sp. et $104,5 \pm 8,4$ mg N pour *Ulvaria* sp.) et juin ($43,2 \pm 7,0$ mg N pour *Ulva* sp. et $46,1 \pm 0,2$ mg N pour *Ulvaria* sp.), les concentrations en nitrates ($50-150 \mu\text{mol.L}^{-1}$) et ammonium ($25-50 \mu\text{mol.L}^{-1}$) étant élevées dans le milieu d'incubation. De juillet à septembre, les quantités d'azote fixé par *Ulva* sp. étaient comprises entre $15,8 \pm 7,0$ et $30,6 \pm 7,0$ mg N. Ces valeurs étaient du même ordre de grandeur que celle relevée pour *Ulvaria* sp. en juillet ($23,8 \pm 1,8$ mg N).
- Les ulves ont fixé de plus grandes quantités de phosphore en fin de saison (en moyenne $5,2 \pm 0,3$ mg P en août et septembre) qu'en début de saison (en moyenne $2,7 \pm 0,6$ mg P de mai à juillet), les concentrations en phosphates dans le milieu d'incubation augmentant au cours de la saison. De la même manière, les quantités de phosphore fixé par *Ulvaria* sp. s'élevaient en moyenne à $2,5 \pm 0,0$ mg P en mai et juin, et à $3,8 \pm 0,3$ mg P en juillet.

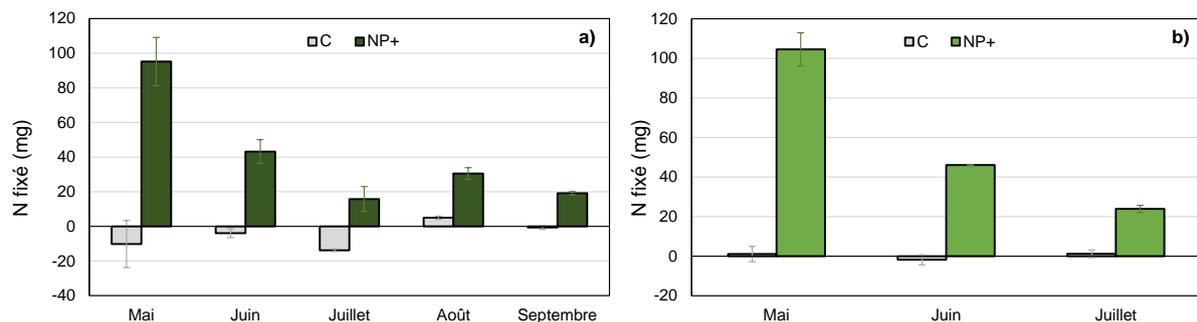


Figure 17. Quantités d'azote fixé par *Ulva* sp. (a) et *Ulvaria* sp. (b) à l'issue des 7 jours d'incubation pour chaque expérimentation mensuelle menée au cours de la saison (\pm écart type ; n=4).

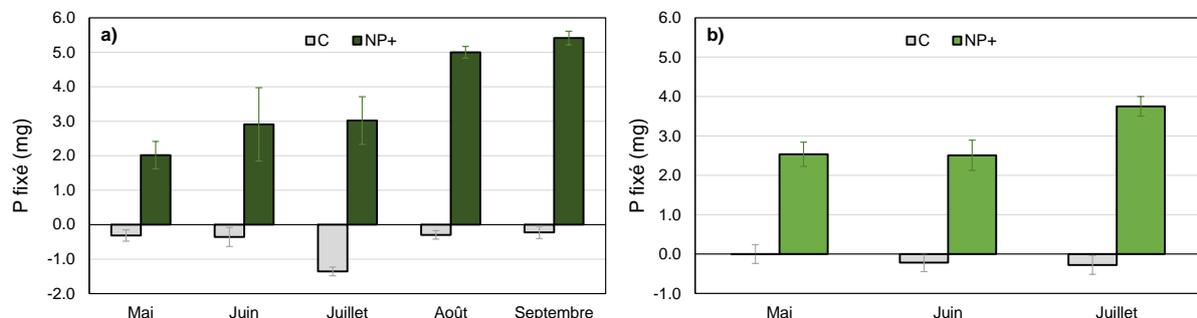


Figure 18. Quantités de phosphore fixé par *Ulva* sp. (a) et *Ulvaria* sp. (b) à l'issue des 7 jours d'incubation pour chaque expérimentation mensuelle menée au cours de la saison (\pm écart type ; n=4).



4.3. Discussion

4.3.1. Evolution saisonnière du statut nutritionnel d'*Ulva* sp. en baie de Saint-Brieuc

Au cours de la saison 2021, les quotas azotés et phosphorés des ulves ont suivi une évolution saisonnière relativement classique en baie de Saint-Brieuc, bien qu'un pic de valeurs inhabituel ait été observé fin juin-début juillet. Les **contenus internes en azote** ont rapidement diminué de mai à juin, traduisant l'augmentation naturelle des besoins de la croissance des algues dans un contexte de diminution des ressources nutritives. Les forts quotas azotés relevés fin juin s'expliquent par des flux terrigènes particulièrement importants, induits par une forte pluviosité au niveau des Côtes d'Armor à cette période (*i.e.* 3,4 fois plus élevée que la normale saisonnière ; Données Météo France). Le minimum de quotas azotés a été typiquement observé fin juillet-début août. Les valeurs inférieures au quota critique en azote (< 2 % MS) relevées en juin et de fin juillet à début septembre témoignent d'une limitation de la croissance algale par l'azote à ces périodes. L'augmentation des contenus internes en azote observée en fin de saison s'explique essentiellement par une diminution des besoins en sels nutritifs des algues, du fait de l'affaiblissement progressif de leur croissance (lié à la diminution de l'ensoleillement et des températures saisonnières), en concomitance avec la remise à disposition des nutriments dans la colonne d'eau dû à la reminéralisation de la matière organique.

En excluant le pic de valeur observé fin juin-début juillet (et associé aux forts apports terrigènes en baie de Saint-Brieuc à cette période), les **contenus internes en phosphore** des algues ont augmenté progressivement au cours de la saison, traduisant une fixation croissante de phosphore par les ulves (absorption supérieure à la métabolisation). Cette observation pourrait s'expliquer par une augmentation des teneurs en phosphates disponibles dans la colonne d'eau au cours de la saison, en parallèle de la diminution saisonnière classique des taux de croissance. Les quotas phosphorés supérieurs au seuil critique Q_1P (0,125 % MS) relevés de mai à septembre suggèrent par ailleurs que les ulves de la baie de Saint-Brieuc n'ont pas été limités par les phosphates au cours de la saison.

4.3.2. Evolution saisonnière du statut nutritionnel d'*Ulvaria* sp. en baie de La Fresnaye

En 2021, la prolifération d'*Ulvaria* sp. en baie de La Fresnaye s'est exceptionnellement maintenue de mai à septembre. D'après les données d'observations terrain collectées par le CEVA depuis 2002, *Ulvaria* sp. prolifèrent généralement sur une plus courte période s'étendant de mai à juillet (ce qui justifie de la période d'étude sélectionnée dans le cadre de ce projet). Cette particularité pourrait s'expliquer par les flux terrigènes particulièrement élevés en baie de la Fresnaye de juillet à septembre (les flux en azote étaient 129-503 % supérieurs à la moyenne inter-annuelle sur la période 2010-2020 ; CIMAV P1 2021). Les quotas azotés des algues ont rapidement diminué de mai à juin, dû à l'augmentation de la croissance des algues en parallèle de la diminution de la ressource azotée dans le milieu (les flux azotés étaient relativement faibles en mai). Les suivis RCS/RCO Loire-Bretagne menés dans cette baie ont permis d'observer que les quotas azotés des algues atteignaient des valeurs inférieures au quota critique en azote mi-juin. Puis, les forts apports terrigènes en baie de la Fresnaye relevés à partir de fin juin ont permis aux algues de reconstituer leurs réserves en azote et de maintenir leur croissance jusqu'en septembre.

4.3.3. Evolution saisonnière des cinétiques d'absorption en nutriments d'*Ulva* sp. et *Ulvaria* sp.

Les cinétiques d'absorption en nutriments des deux espèces algales étudiées ont évolué au cours de la saison. Ce résultat est cohérent avec les données de la littérature qui montrent que les



paramètres V_{max} et K_m sont contrôlés par différents facteurs chimiques (e.g. concentrations en nutriments), physiques (e.g. lumière, température, dessiccation, cycle émergence/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). L'évolution de ces différents facteurs au cours de la saison engendre donc une évolution des paramètres V_{max} et K_m des algues. Le suivi saisonnier des paramètres cinétiques d'absorption en nutriments en lien avec l'évolution saisonnière des conditions environnementales n'a, à ce jour, jamais été documenté dans la littérature.

De mai à juin, les capacités maximales d'absorption en nitrates des deux espèces ont diminué, probablement dû à l'appauvrissement du milieu en azote et de leurs réserves internes azotées (quotas $< Q_1N$), impactant leur état physiologique. L'augmentation de leurs V_{max} de juin à juillet pourrait s'expliquer par (1) les forts apports azotés relevés dès la fin du mois de juin dans les deux baies étudiées et (2) l'augmentation de la température de l'eau de mer (passant de 17 à 19°C). Ces conditions ont contribué à une amélioration de l'état physiologique des algues. D'août à septembre, les ulves ont ensuite maintenu leurs V_{max} en nitrates à de fortes valeurs. À cette période, les apports terrigènes sont restés relativement soutenus en baie de Saint-Brieuc par rapport à la moyenne saisonnière, la température de l'eau s'est maintenue à 19°C et les réserves internes des algues en azote étaient faibles (quotas $< Q_1N$ également). De manière générale, *Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. ont conservé des K_m en nitrates relativement stables et élevés sur les périodes étudiées, suggérant que ces deux espèces sont mieux adaptées à des milieux riches en azote.

Contrairement aux cinétiques d'absorption en nitrates qui semblent dépendantes de la concentration du milieu et des quotas azotés des algues, l'évolution saisonnière des paramètres d'absorption en ammonium est plus difficilement associable à des facteurs environnementaux et biologiques particuliers dans cette étude. Il est probable que l'absorption en ammonium soit sensible au niveau de concentrations du nutriment dans le milieu. Les vitesses maximales d'absorption en ammonium des deux espèces d'algues étudiées étaient généralement plus élevées que celles en nitrates, signifiant que l'ammonium est absorbé plus rapidement que les nitrates dans le milieu. La métabolisation de l'ammonium est moins coûteuse en énergie que celle des nitrates (Wang et al. 2014). Par ailleurs, les profils cinétiques quasi-linéaires entre les vitesses d'absorption en ammonium et les concentrations du milieu relevés ponctuellement pour les deux espèces au cours de la saison, traduisent l'existence d'un second mécanisme de transport, probablement lié à la diffusion de l'ammoniac converti à la surface du thalle (Philips et Hurd, 2004; Harrison et al. 1989; Lavery et McComb 1991). Ces résultats suggèrent qu'*Ulva* sp. et *Ulvaria* sp. possèdent des capacités d'absorption en ammonium performantes et probablement réactives aux changements de concentrations en ammonium du milieu. La rapidité de la métabolisation de ce nutriment rend plus complexe la mise en évidence d'une tendance d'évolution saisonnière des cinétiques d'absorption en lien avec celles des paramètres environnementaux *in situ*.

Les paramètres cinétiques d'absorption en phosphates d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp. ont, quant à eux, peu évolué au cours de la saison. Ce résultat est cohérent avec le fait que les concentrations en phosphates sont restées optimales pour la croissance des algues (quotas $> Q_1P$) en baie de Saint-Brieuc et de La Fresnaye tout au long de la saison 2021.

4.3.4. Comparaison des paramètres cinétiques d'absorption d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp.

Cette étude permet de mettre en évidence une similarité des paramètres cinétiques d'absorption en N et P entre les deux espèces d'algues vertes, *Ulvaria* sp. et *Ulva* sp. sur l'ensemble de la saison. Un résultat comparable avait été obtenu en mai 2019 dans le cadre du projet CARMA (CEVA 2020b)



concernant leurs cinétiques d'absorption en nitrates et ammonium. La similarité des capacités d'absorption en azote et phosphates des deux espèces étudiées suggère que le module Ulve du modèle MARS3D-Ulve devrait à lui seul permettre de simuler la prolifération de ces deux algues vertes.

4.3.5. Comparaison avec la littérature et les valeurs appliquées dans le modèle MARS3D-Ulve.

Dans le modèle MARS3D-Ulve, les valeurs de V_{\max} et K_m appliquées pour décrire l'absorption en nitrates par les ulves évoluent au cours de la saison (Figure 19), tandis qu'elles sont fixes pour l'absorption en phosphates. Les valeurs de ces paramètres ont été 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 alors été validées par comparaison aux données ponctuelles disponibles dans la littérature (Tableau 8), faute de données recueillies à l'échelle saisonnière.

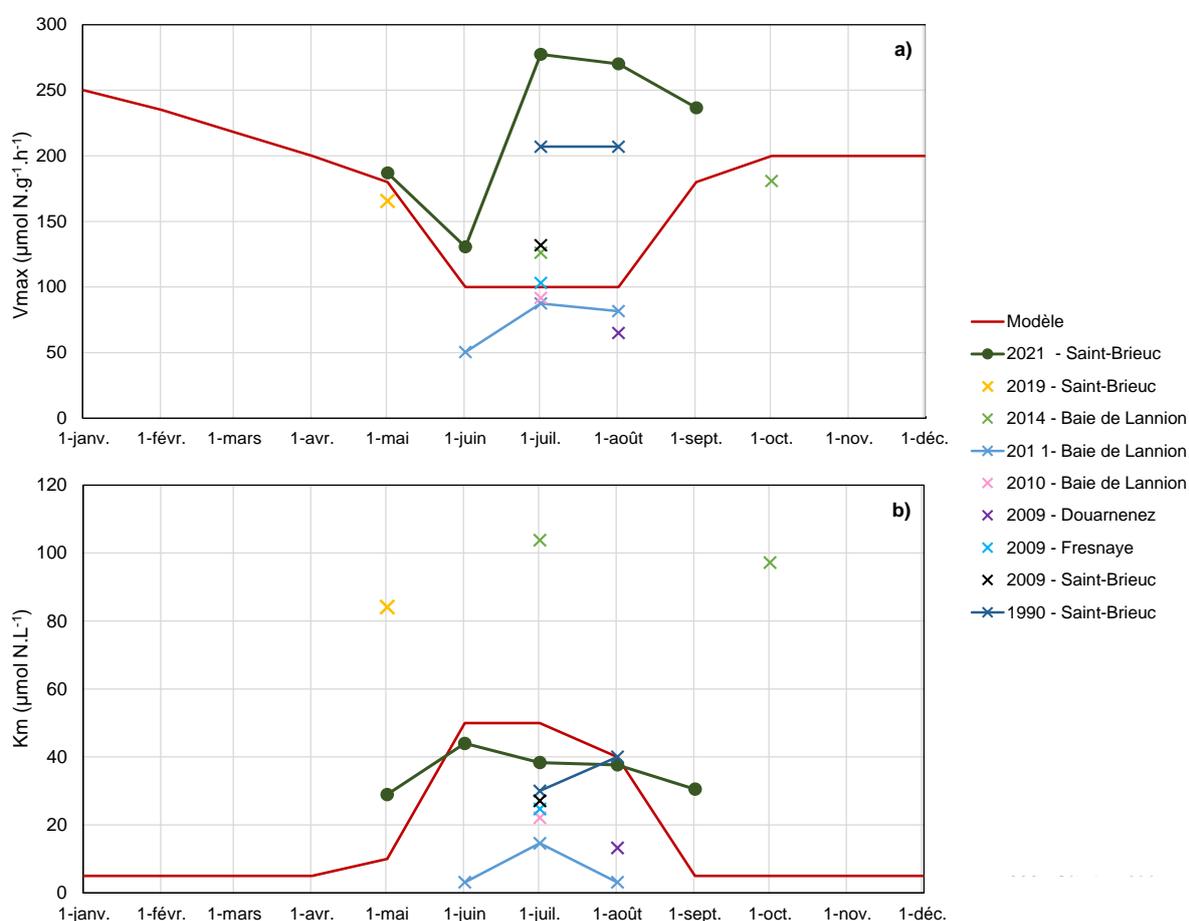


Figure 19. Données V_{\max} et K_m des cinétiques d'absorption en nitrates d'*Ulva* sp. appliquées dans le modèle et obtenues expérimentalement à partir des précédentes études CEVA menées sur le littoral breton (CEVA 1990; CIMAV P3 2009-2011, 2014, 2021 ; CARMA 2020).

La présente étude permet de conforter la tendance d'évolution des paramètres cinétiques utilisée dans le modèle (Figure 19). Les valeurs des V_{\max} en nitrates relativement plus fortes que celles du modèle de juillet à septembre, s'expliquent par des apports terrigènes azotés particulièrement élevés à cette période en 2021 par rapport à la moyenne saisonnière (les valeurs du modèle ayant été calibrées sur plusieurs années d'observations caractérisées par des flux terrigènes estivaux plus faibles). La variabilité interannuelle des paramètres V_{\max} et K_m en nitrates est mise en évidence en Figure 19, via



une compilation des données précédemment acquises par le CEVA pour les ulves du littoral breton (*i.e.* baies de Saint-Brieuc, de Lannion, Douarnenez et de La Fresnaye). Cette variabilité interannuelle s'explique par la variabilité des conditions environnementales (température, irradiance, concentration en nutriments) d'une année à l'autre (Wallentinus 1984; Auby et al. 1994; Valiela et al. 1997).

Les valeurs de V_{max} en phosphates obtenus pour *Ulva* sp. de mai à septembre sont inférieures à la valeur appliquée dans le modèle ($17.2 \mu\text{mol P.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) mais les valeurs de K_m sont globalement similaires ($2.8 \mu\text{mol.L}^{-1}$). Dans le cadre des études menées sur le littoral breton, les phosphates sont généralement non-limitants pour la croissance des algues. Les plus forts V_{max} appliqués dans le modèle n'auraient donc théoriquement pas d'effet sur la surface des échouages en sortie de modèle. Il s'agit néanmoins d'une piste d'amélioration du modèle à considérer dans des zones d'études où les algues sont susceptibles d'être limitées par les phosphates.



Tableau 8. 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, Maîtrise d'ouvrage CD22
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	juil-90	Flux, température et luminosité extérieures	48.5	3.0	16.2	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1990, Maîtrise d'ouvrage CD22
<i>Ulva armoricana</i>	Saint-Brieuc	août-90	Flux, température et luminosité extérieures	207	40.0	5.2	-	-	-	-	-	-	CEVA, 1990, Maîtrise d'ouvrage CD22
<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>	Douamenez	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>	Douamenez	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



OBJECTIF 2 – ESTIMATION DU FONCTIONNEMENT ECOPHYSIOLOGIQUE D'*ULVA SP.* ET D'*ULVARIA SP.* EN CONDITIONS CONTROLÉES AU MOYEN DU MODÈLE 0D

1. Objectifs

L'objectif du modèle 0D est de simuler les principaux processus bio-physico chimiques intervenant dans la croissance des différentes algues proliférantes et de les confronter aux résultats de mesures des expériences en milieu contrôlé (teneurs en sels nutritifs, croissance et biomasse algale, quotas N et P). Le but final étant d'implémenter à l'aide des différents paramètres écophysio logiques déterminés lors des expérimentations et validés par le modèle 0D, des modules de croissances pour différentes espèces proliférantes telles qu'*Ulvaria sp.* ; expérimentées dans ce volet ; dans le modèle régionale EcoMARS3D-Ulve.

2. Principe

Le schéma de fonctionnement du modèle 0D est directement calqué sur le module de production en ulves issus du modèle MARS3D-Ulves (Perrot et al., 2014). La mise en œuvre du modèle 0D a consisté à reprendre le module de production écrit en fortran en l'adaptant sous Matlab de façon à ne conserver que la variable temporelle qui est l'unique variable d'itération du modèle 0D (aucune itération spatiale selon les axes X/Y/Z). Les séries de mesures portant sur l'évolution journalière de la température, de la lumière, des sels nutritifs ont été utilisées pour confronter le modèle 0D. A chaque pas de temps, un bilan de masse sur l'azote et le phosphore a été effectué de façon à s'assurer de la conservativité du modèle 0D (pas de création / ni de disparition de matière).

Le Tableau 9 récapitule les principaux paramètres biochimiques du modèle 0D appliqués aux deux espèces d'algues proliférantes testées dans le cadre de ce projet.

Tableau 9 : Paramètres écophysio logiques utilisés pour modéliser la croissance des différentes espèces.

Paramètre :	Unité :	<i>Ulva sp.</i>	<i>Ulvaria sp.</i>
Q ₀ N	g.N / 100 g M.S.	1,00	1,00
Q ₁ N	g.N / 100 g M.S.	2,00	1,90
QN _{max}	g.N / 100 g M.S.	5,00	4,75
Q ₀ P	g P /100 g M.S.	0,05	0,041
Q ₁ P	g P / 100 g M.S.	0,125	0.041
QP _{max}	g P / 100 g M.S.	0,44	0,44
V _{max} N et V _{max} P	μmol. / h. g M.S.	Variables (cf. Tableau 10)	Variables (cf. Tableau 10)
K _m N et K _m P	μmol / l		
Temp. opt ^a	°C	[14-25]	[14-19]
Temp. tol ^b .	°C	[5-28]	[5-29]
Lum. opt ^c .	μE	70	120
μ _{max} ^d	j ⁻¹	0,8	0,8

^aTemp. Opt : température optimale

^bTemp. Tol. : température tolérée

^cLum. opt. : lumière optimale

^dμ_{max} : taux de croissance maximal



Les paramètres V_{\max} et K_m d'absorption en nitrates et phosphates du modèle ont été définis par les valeurs mensuelles obtenues pour chaque espèce dans cette étude (Tableau 10). Seule l'expérience de mai a nécessité l'utilisation des valeurs de références V_{\max} et K_m en phosphates utilisées dans le modèle MARS3D-Ulve.

Tableau 10 : Paramètres V_{\max} et K_m d'absorption en nitrates et phosphates issus des expérimentations de la présente étude et utilisés pour modéliser la croissance des deux espèces.

Espèce	Modalité	V_{\max_NO3}	K_m_NO3	V_{\max_PO4}	K_m_PO4
<i>Ulva</i> sp.	Mai	187	28.96	17.20	2.80
	Juin	130.59	43.98	3.12	3.22
	Juillet	277.36	38.34	6.03	9.24
	Août	270.08	37.65	4.13	1.58
	Septembre	236.66	30.51	13.10	23.05
<i>Ulvaria</i> sp.	Mai	351.22	45.27	20.77	14.97
	Juin	141.03	23.56	9.54	30.10
	Juillet	207.82	22.93	12.54	12.11

Le modèle OD a été appliqué pour toutes les expérimentations écophysiologicals à moyen-terme menées mensuellement dans ce programme 2021 afin de tenter de reproduire les valeurs expérimentales (concentrations en nitrates et phosphates dans le milieu d'incubation, quotas azotés et phosphorés des algues et biomasses algales) obtenues en laboratoire au cours de la cinétique.

3. Résultats

L'ensemble des résultats obtenus est présenté Figure 20 pour les conditions Contrôle (C) et Figure 21 pour les conditions enrichies en N et P (NP+) selon les concentrations *in situ* mesurées au cours de la saison.

L'ensemble des quotas et des biomasses finales mesurées a montré une excellente corrélation par le modèle OD (Figure 22).

On observe cependant une tendance générale à la sous-estimation systématique des biomasses (10% en moins en moyenne), qui pourrait s'expliquer par une sous-estimation de l'absorption en nitrates par le modèle OD. Cette sous-estimation de l'absorption est particulièrement visible pour l'expérimentation en conditions enrichies NP+ de mai (Figure 20) : les concentrations en nitrates simulées diminuent fortement en début d'expérimentation puis atteignent un plateau à des valeurs supérieures aux concentrations mesurées dans le milieu d'incubation à l'issue des 24h d'incubation. Le plateau est atteint à la période où les algues sont incubées en conditions nocturnes, et pour laquelle le modèle ne considère aucune absorption en nutriments. Ces résultats viennent confirmer les conclusions du programme IMPRO (IMPact du sédiment sur les PROliférations de macroalgues sur vasières ; 2019-2022), concernant la capacité des ulves à absorber les éléments nutritifs de l'eau de mer en conditions nocturnes. L'intégration dans le modèle de ces processus d'absorption en nutriments la nuit semble donc une piste à considérer. Le programme IMPRO ayant démontré une atténuation de l'absorption en nitrates et phosphates par les ulves en période nocturne par rapport à la période diurne, une quantification précise de ces processus d'absorption reste nécessaire pour pouvoir paramétriser le modèle via l'application d'un coefficient d'atténuation spécifiques aux ulves pour l'absorption en nutriments la nuit.

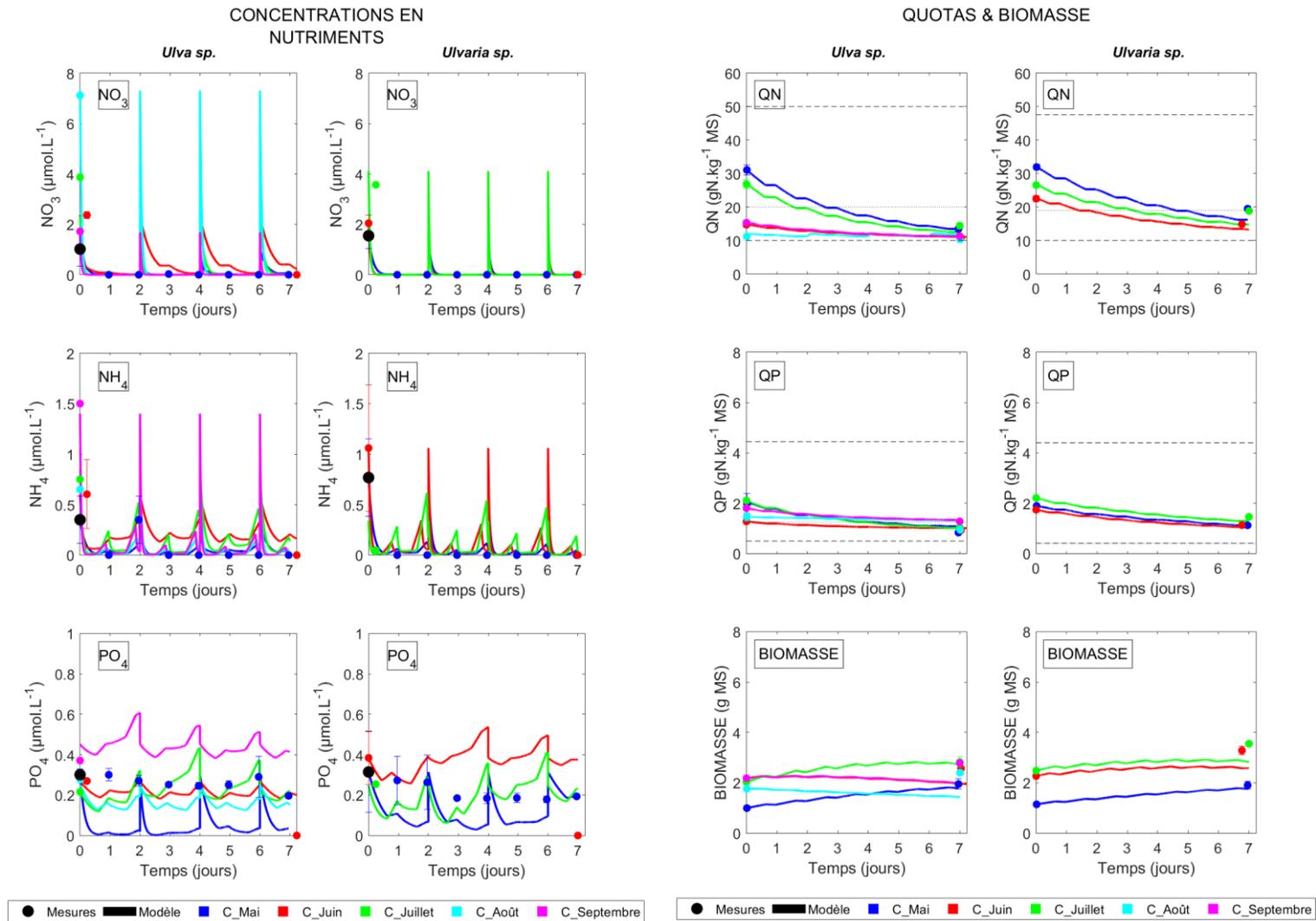


Figure 20 : Concentrations en nutriments, contenus en azote et phosphore et biomasses simulés et mesurés pour *Ulva sp.* et *Ulvaria sp.*, modalité de contrôle.

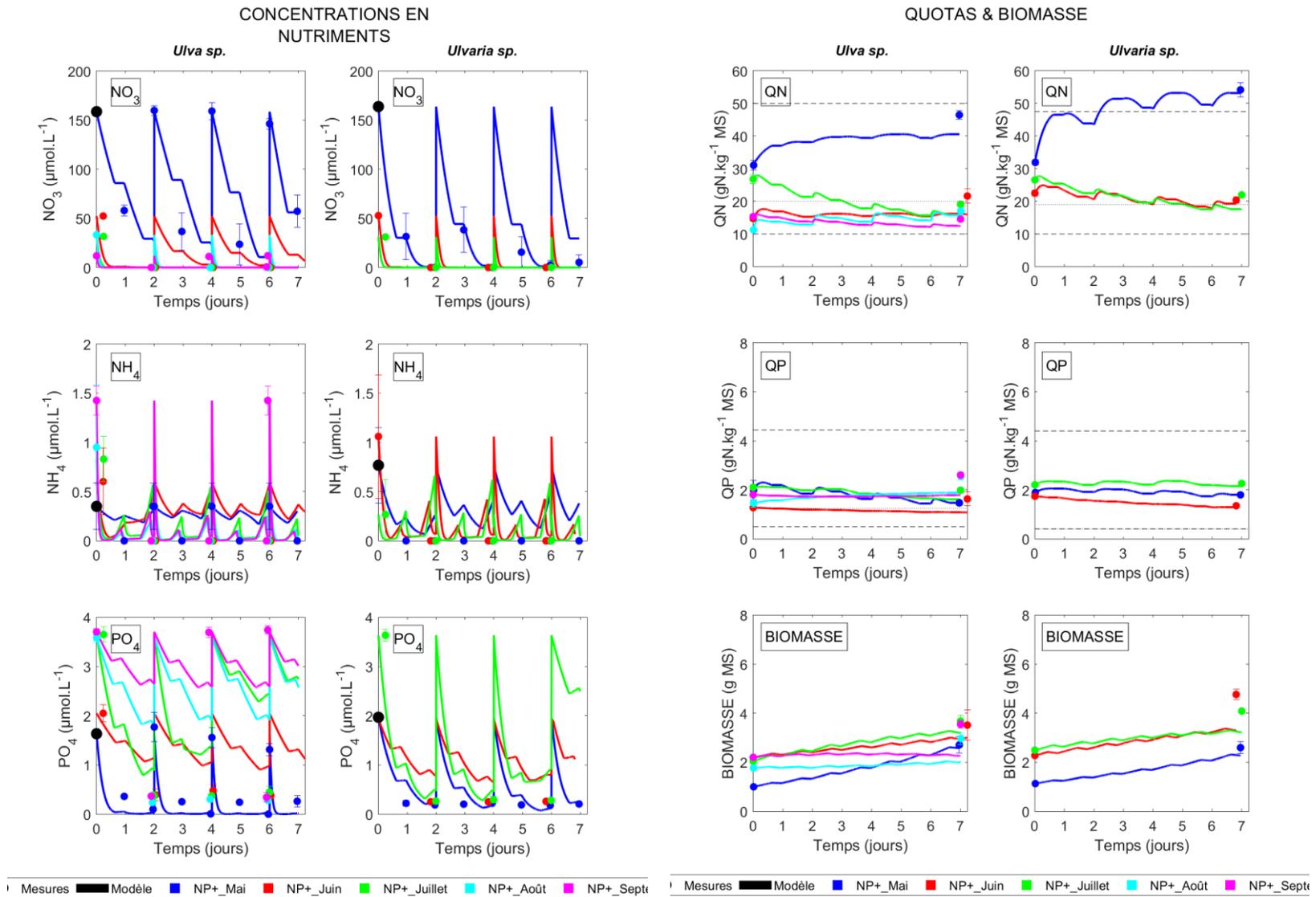


Figure 21: Concentrations en nutriments, contenus en azote et phosphore et biomasses simulés et mesurés pour *Ulva sp.* et *Ulvaria sp.*, modalité NP+.

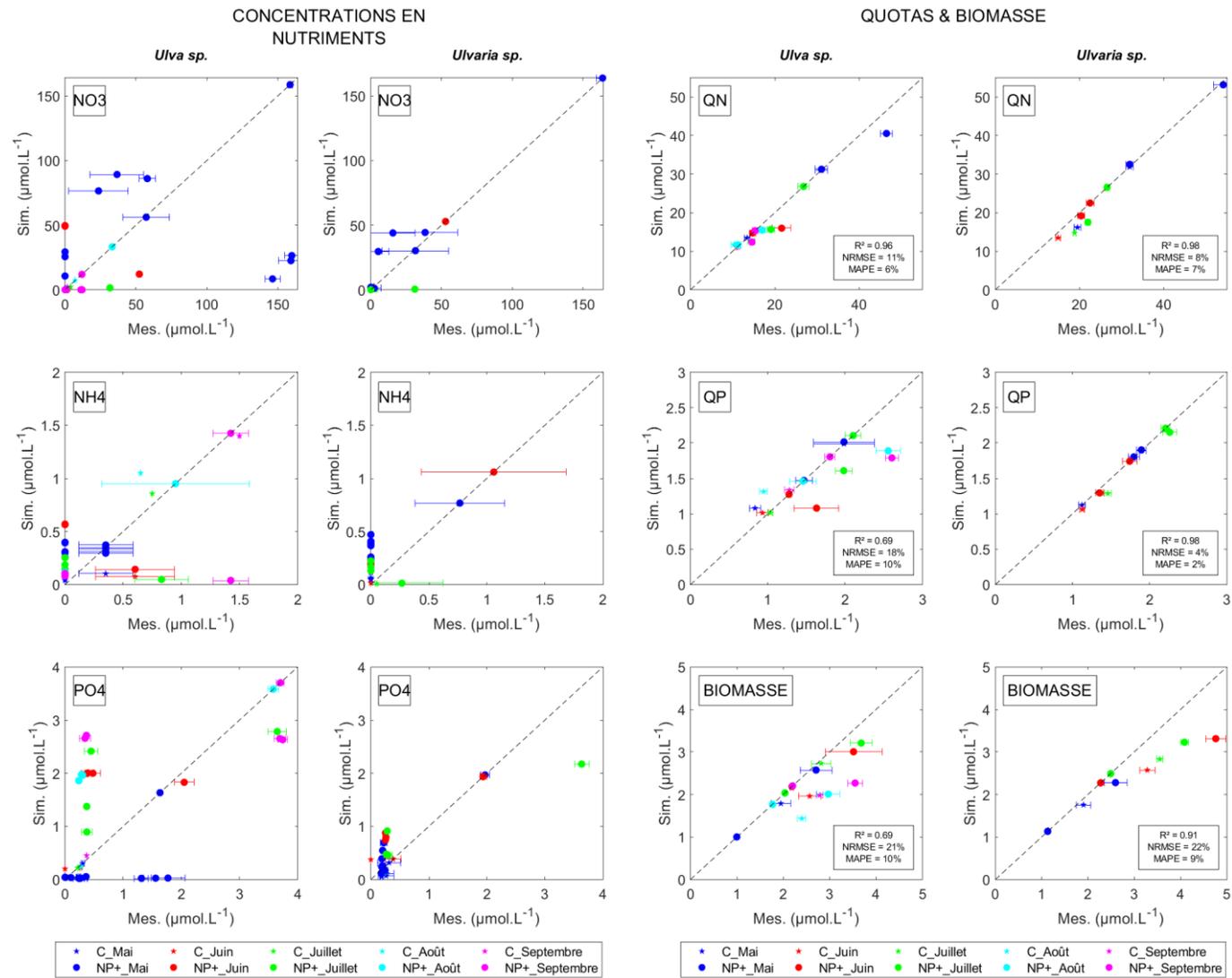


Figure 22: Comparisons modèle / mesures



CONCLUSION

Cette étude a caractérisé les cinétiques d'absorption en nutriments (nitrates, ammonium et phosphates) d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp., au cours de la saison de prolifération 2021. Les deux espèces d'algues vertes ont montré des cinétiques d'absorption en azote et phosphore très similaires sur la période mai-juillet, suggérant que les **valeurs de V_{max} et K_m utilisées actuellement dans le modèle MARS3D-Ulve pour les ulves pourront être également appliquées pour *Ulvaria* sp.**

Les évolutions saisonnières de ces paramètres ont été mises en relation avec l'évolution saisonnière du statut nutritionnel des algues (*i.e.* quotas azotés et phosphorés) et des conditions environnementales (*e.g.* flux terrigènes en azote et phosphore, température de l'eau), de manière à identifier les paramètres les plus influant. **Les capacités d'absorption maximale ont semblé dépendantes des concentrations en azote du milieu et des quotas azotés des algues.** La mise en évidence des facteurs contrôlant l'évolution saisonnière des cinétiques d'absorption en ammonium a, en revanche, été plus complexe, probablement dû à la rapidité de la métabolisation de l'ammonium et à l'existence d'un second mécanisme de transport (*i.e.* transport passif dépendant de la concentration en ammonium du milieu d'incubation). Les paramètres cinétiques d'absorption en phosphates d'*Ulva* sp. et d'*Ulvaria* sp. ont, quant à eux, peu évolué au cours de la saison, en cohérence avec le maintien de concentrations en phosphates optimales pour la croissance des algues tout au long de la saison 2021, en baie de Saint-Brieuc et de La Fresnaye.

Les résultats obtenus ont permis de **conforter l'ordre de grandeur des paramètres V_{max} et K_m en nitrates et phosphates appliqués au modèle.** Cette étude a mis en évidence, sur la base d'une compilation des données précédemment acquises par le CEVA, la variabilité interannuelle des paramètres V_{max} et K_m en nitrates des ulves du littoral breton. Cette variabilité est liée à la variation des conditions environnementales (*i.e.* flux en nutriments, température, irradiance) d'une saison à l'autre. À titre d'exemple, au niveau des baies de Saint-Brieuc et de La Fresnaye, la saison estivale 2021 a été caractérisée par des flux terrigènes particulièrement soutenus par rapport aux normales de saison, ce qui a engendré des valeurs de V_{max} en nitrates supérieures aux valeurs précédemment acquises (lors d'années caractérisées par des flux terrigènes estivaux plus faibles). Ces augmentations de flux terrigènes en fin de printemps sont reportées comme exceptionnelles sur la série pluriannuelle 2002-2021 acquise dans le cadre de la DCE, mais apparaissent de plus en plus fréquentes ces dernières années et méritent d'être considérées dans le cadre de l'évolution des conditions environnementales liées notamment aux changements climatiques.

Cette étude souligne ainsi l'importance de l'acquisition des données biologiques à l'échelle de la saison ; les conditions environnementales extrêmes (*i.e.* pluviosité, flux terrigènes, ensoleillement, caractère dispersif de l'hiver), exceptionnelles ou non, pouvant mettre en évidence le besoin d'évolution de la norme saisonnière établie. Afin d'intégrer la variabilité interannuelle des conditions du milieu au modèle, il conviendrait donc de poursuivre la caractérisation de ces paramètres cinétiques d'absorption en nitrates sur plusieurs saisons. La définition de ces paramètres est en effet indispensable pour poursuivre l'opérationnalisation du modèle MARS3D-Ulve, les paramètres V_{max} et K_m faisant partie des paramètres à « fort impact » sur la sortie du modèle en termes d'échouage des algues vertes.



Le modèle OD a pu représenter correctement les données acquises par les expérimentations en conditions contrôlées. Une sous-estimation systématique des biomasses calculées a néanmoins pu être observée, probablement dû à l'inhibition de l'absorption en nutriments la nuit dans le modèle. Une paramétrisation du modèle est donc nécessaire afin d'intégrer ces processus d'absorption en conditions nocturnes.



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 (2009-2011, 2014, 2019, 2020a, 2021a). CIMAV P3 : Complément d'étude sur les processus biologiques, hydrologiques et sédimentologiques impliqués dans les blooms macroalgaux. Rapport de synthèse de l'étude.
- CEVA (2020b). 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 (2021b). SyntheCO : 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.
- 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.
- Harrison, P. J.; Parslow, J. S.; Conway, H. L. (1989) Determination of nutrient uptake kinetic parameters: a comparison of methods. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 52, p. 301–312.
- Hoffmann, W. A.; Poorter, H. (2002) Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. In : *Annals of Botany*, vol. 90, n° 1, p. 37–42. DOI: 10.1093/aob/mcf140.
- Lavery, P. S.; McComb, A. J. (1991) The Nutritional Eco-physiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in Peel Inlet, Western Australia. In : *Botanica Marina*, vol. 34, n° 3. DOI: 10.1515/botm.1991.34.3.251.
- 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.
- Murphy, J.; Riley, J. P. (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. In : *Analytica Chimica Acta*, vol. 27, p. 31–36. DOI: 10.1016/S0003-2670(00)88444-5.
- 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.



Pedersen, M. F.; Borum, J.; Fotel, F. L. (2010) Phosphorus dynamics and limitation of fast- and slow-growing temperate seaweeds in Oslofjord, Norway. In : Marine Ecology Progress Series, vol. 399, p. 103–115. DOI: 10.3354/meps08350.

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.

Phillips, Julia C.; Hurd, Catriona L. (2004) Kinetics of nitrate, ammonium, and urea uptake by four intertidal seaweeds from New Zealand. In : Journal of Phycology, vol. 40, n° 3, p. 534–545. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2004.03157.x.

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.

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.

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.



ANNEXES

<i>Annexe 1. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulva sp. en mai.</i>	42
<i>Annexe 2. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulva sp. en juin.</i>	45
<i>Annexe 3. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulva sp. en juillet.</i>	48
<i>Annexe 4. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulva sp. en août.</i>	51
<i>Annexe 5. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulva sp. en septembre.</i>	54
<i>Annexe 6. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulvaria sp. en mai.</i>	57
<i>Annexe 7. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulvaria sp. en juin.</i>	60
<i>Annexe 8. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour Ulvaria sp. en juillet.</i>	63
<i>Annexe 9. Expérimentation Moyen-terme - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore obtenues à T0 et T7 pour Ulva sp. au cours des cinq expérimentations menées mensuellement de mai à septembre.</i>	66
<i>Annexe 10. Expérimentation Moyen-terme - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore obtenues à T0 et T7 pour Ulvaria sp. au cours des trois expérimentations menées mensuellement de mai à juillet.</i>	69



Annexe 1. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulva* sp. en mai.

Temps d'incubation (min)	Enrichissement	Niveau d'enrichissement	Ammonium (μmol/L)	Nitrates (μmol/L)	Orthophosphates (μmol/L)
0	Nitrates	R	0.2	1.8	0.25
		C1	42.0	1.6	0.39
		C2	43.0	7.2	0.18
		C3	40.0	14.0	0.23
		C4	41.0	24.0	0.16
		C5	41.0	58.0	0.16
		C6	42.0	110.0	0.17
	C7	40.0	200.0	0.21	
	Ammonium	R	0.5	1.8	0.15
		C1	42.0	1.5	0.17
		C2	40.0	1.5	1.10
		C3	38.0	1.4	2.40
		C4	40.0	1.5	4.70
		C5	41.0	1.3	8.90
		C6	41.0	1.6	11.00
	C7	36.0	2.2	12.00	
	Phosphates	R	0.6	2.2	0.15
		C1	0.4	56.0	2.30
		C2	8.8	56.0	2.30
		C3	21.0	57.0	2.40
		C4	41.0	55.0	2.30
C6		150.0	54.0	2.30	
15	Ammonium	R	0.7	1.4	0.14
		C1	29.0	1.2	0.27
		C2	37.0	1.3	0.97
		C3	29.0	1.6	2.10
		C4	31.0	1.1	4.40
		C5	32.0	1.0	8.90
		C6	33.0	0.5	9.90
C7	30.0	1.1	12.00		
30	Ammonium	R	0.9	1.3	<0.1
		C1	29.0	0.4	0.13
		C2	38.0	1.2	0.93
		C3	26.0	0.2	1.90
		C4	29.0	0.2	4.20
		C5	31.0	0.3	8.50
		C6	30.0	0.2	11.00
C7	30.0	0.5	12.00		



	Nitrates	R	0.7	2.0	0.14
		C1	32.0	0.5	0.27
		C2	32.0	5.5	0.13
		C3	25.0	9.5	0.14
		C4	30.0	19.0	0.12
		C5	23.0	46.0	0.12
		C6	23.0	99.0	0.18
		C7	18.0	200.0	0.11
45	Ammonium	R	0.9	1.4	0.11
		C1	21.0	<0.1	0.16
		C2	35.0	1.0	0.93
		C3	18.0	<0.1	2.00
		C4	23.0	<0.1	3.90
		C5	23.0	<0.1	8.10
		C6	25.0	<0.1	10.00
		C7	23.0	0.2	11.00
60	Nitrates	R	0.6	1.7	0.11
		C1	28.0	0.7	0.13
		C2	27.0	4.4	0.16
		C3	16.0	7.1	0.13
		C4	21.0	18.0	1.70
		C5	17.0	46.0	0.34
		C6	17.0	97.0	0.12
		C7	12.0	200.0	0.14
	Ammonium	R	0.5	1.8	0.20
		C1	20.0	0.4	0.19
		C2	32.0	1.0	0.88
		C3	18.0	0.5	1.70
		C4	21.0	0.5	3.70
		C5	22.0	0.3	7.50
		C6	22.0	0.6	11.00
		C7	22.0	0.8	11.00
	Phosphates	R	0.7	2.0	0.16
		C1	0.2	44.0	1.80
		C2	6.2	46.0	1.90
		C3	9.0	45.0	2.40
		C4	17.0	41.0	1.90
C5		49.0	40.0	1.90	
C6		130.0	46.0	2.10	
120	Nitrates	R	0.5	0.9	<0.1
		C1	15.0	<0.1	0.13
		C2	12.0	2.1	0.20
		C3	7.3	4.1	0.24
		C4	13.0	13.0	0.27
		C5	7.6	35.0	0.13



	Ammonium	C6	8.3	83.0	<0.1
		C7	4.6	180.0	0.35
		R	0.5	1.5	0.11
		C1	8.3	<0.1	0.12
		C2	19.0	<0.1	0.77
		C3	7.4	<0.1	1.20
		C4	10.0	<0.1	3.10
	Phosphates	C5	9.3	<0.1	6.90
		C6	7.8	<0.1	8.80
		C7	12.0	<0.1	10.00
		R	0.7	2.0	0.14
		C1	0.4	33.0	1.50
		C2	2.8	34.0	1.40
		C3	6.3	35.0	1.50
180	Nitrates	C4	9.8	39.0	1.40
		C5	27.0	38.0	1.50
		C6	140.0	40.0	1.60
		R	0.4	1.8	1.00
		C1	13.0	0.2	0.16
		C2	9.2	3.0	0.12
		C3	6.5	3.0	0.14
		C4	12.0	13.0	0.14
240	Phosphates	C5	5.8	32.0	0.11
		C6	5.2	81.0	0.16
		C7	1.7	180.0	0.13
		R	0.5	1.8	0.17
		C1	0.1	16.0	0.97
		C2	0.7	11.0	0.76
		C3	1.6	15.0	1.00
C4	1.6	17.0	0.71		
C5	9.6	26.0	1.00		
C6	66.0	29.0	0.79		



Annexe 2. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulva* sp. en juin.

Temps d'incubation (min)	Enrichissement	Niveau d'enrichissement	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
0	Nitrates	R	1.0	3.2	0.20
		C1	0.6	3.2	3.40
		C2	0.6	8.8	3.90
		C3	0.4	14.0	3.40
		C4	0.4	25.0	3.30
		C5	0.2	55.0	3.30
		C6	0.4	100.0	3.30
		C7	0.2	220.0	3.40
	Ammonium	R	0.6	3.3	0.16
		C1	0.2	3.5	3.30
		C2	8.1	2.5	3.20
		C3	25.0	3.5	3.40
		C4	56.0	3.9	3.20
		C5	130.0	3.5	3.50
		C6	160.0	3.1	3.50
		C7	190.0	3.4	3.40
	Phosphates	R	0.3	3.0	0.15
		C1	27.0	59.0	0.15
		C2	25.0	53.0	1.20
		C3	25.0	54.0	2.20
		C4	25.0	54.0	3.40
C6		24.0	52.0	12.00	
15	Ammonium	R	0.5	3.7	0.16
		C1	0.8	1.5	3.10
		C2	6.0	0.7	4.70
		C3	15.0	1.5	3.30
		C4	47.0	2.0	3.20
		C5	97.0	1.3	3.00
		C6	140.0	1.0	3.10
		C7	160.0	1.3	3.10
30	Nitrates	R	2.2	2.3	0.16
		C1	0.4	0.4	3.00
		C2	0.4	3.0	2.80
		C3	0.5	7.2	3.10
		C4	0.6	15.0	2.70
		C5	0.3	44.0	2.90
		C6	0.3	81.0	2.80
		C7	0.4	180.0	2.90



	Ammonium	R	0.7	3.0	0.19
		C1	0.3	0.5	2.60
		C2	3.5	0.1	2.90
		C3	9.5	0.7	3.00
		C4	39.0	1.2	3.00
		C5	71.0	0.4	2.80
		C6	120.0	<0.1	2.60
		C7	150.0	0.6	2.90
45	Ammonium	R	0.8	2.2	0.16
		C1	1.5	<0.1	2.40
		C2	2.9	<0.1	2.70
		C3	9.9	0.3	2.90
		C4	32.0	1.0	2.80
		C5	79.0	0.1	2.60
		C6	95.0	3.3	2.80
		C7	140.0	0.5	2.80
60	Nitrates	R	1.1	2.5	0.20
		C1	<0.1	<0.1	2.60
		C2	<0.1	0.2	2.20
		C3	<0.1	3.8	2.70
		C4	0.4	9.3	2.60
		C5	<0.1	33.0	2.60
		C6	<0.1	62.0	2.30
		C7	0.1	170.0	2.50
	Ammonium	R	0.6	2.3	0.17
		C1	0.2	<0.1	2.40
		C2	3.5	<0.1	2.50
		C3	7.1	<0.1	2.60
		C4	21.0	0.5	2.50
		C5	66.0	<0.1	2.50
		C6	83.0	<0.1	2.20
		C7	98.0	<0.1	2.60
	Phosphates	R	1.1	1.9	0.19
		C1	5.2	38.0	0.14
		C2	4.7	36.0	0.78
		C3	5.2	33.0	1.70
		C4	1.3	33.0	2.30
		C5	1.8	30.0	4.80
		C6	5.9	38.0	11.00
		120	Nitrates	R	1.4
C1	<0.1			<0.1	1.70
C2	0.1			<0.1	1.50
C3	<0.1			0.6	2.00
C4	0.3			3.2	2.00
C5	<0.1			17.0	2.00



		C6	0.3	26.0	1.50
		C7	<0.1	130.0	1.90
	Ammonium	R	1.6	3.1	0.16
		C1	0.3	0.5	1.70
		C2	0.8	0.1	1.80
		C3	1.4	<0.1	1.70
		C4	16.0	0.4	2.00
		C5	46.0	<0.1	1.50
		C6	64.0	<0.1	1.60
		C7	89.0	<0.1	1.90
		Phosphates	R	1.2	3.0
	C1		2.0	22.0	0.14
	C2		1.5	21.0	0.51
	C3		1.8	17.0	1.10
	C4		0.3	9.4	1.70
	C5		0.2	8.7	3.50
	C6		2.2	26.0	9.90



Annexe 3. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulva* sp. en juillet.

Temps	Enrichissement	Niveau d'enrichissement	Ammonium (µmol/L)	Nitrates (µmol/L)	Orthophosphates (µmol/L)
0	Nitrates	R	4.9	9.7	0.47
		C1	0.6	7.8	3.60
		C2	2.5	14.0	3.70
		C3	2.4	19.0	3.60
		C4	1.3	30.0	3.50
		C5	4.0	64.0	3.80
		C6	2.8	120.0	3.80
	C7	1.2	220.0	3.60	
	Ammonium	R	0.9	8.3	0.18
		C1	1.1	8.4	3.50
		C2	14.0	7.6	3.40
		C3	38.0	8.1	3.70
		C4	77.0	7.1	3.20
		C5	190.0	7.0	3.30
		C6	260.0	7.1	3.20
	C7	320.0	7.2	3.30	
	Phosphates	R	0.8	7.5	0.22
		C1	39.0	56.0	0.14
		C2	37.0	60.0	1.30
		C3	38.0	61.0	2.20
		C4	36.0	60.0	3.30
C6		38.0	62.0	12.00	
15	Ammonium	R	<0.1	7.2	0.16
		C1	<0.1	4.2	3.00
		C2	4.8	3.4	3.10
		C3	22.0	4.9	3.20
		C4	53.0	5.3	3.00
		C5	150.0	5.3	3.10
		C6	180.0	5.2	3.00
		C7	250.0	5.3	3.00
30	Nitrates	R	<0.1	7.2	0.16
		C1	<0.1	2.0	2.90
		C2	<0.1	3.6	2.70
		C3	<0.1	9.5	2.80
		C4	0.9	14.0	2.80
		C5	0.6	39.0	2.60
		C6	1.1	87.0	2.80
	C7	<0.1	190.0	2.60	
	Ammonium	R	1.4	7.7	0.28



		C1	1.3	2.5	2.80
		C2	3.9	2.6	3.70
		C3	15.0	4.1	3.10
		C4	48.0	5.8	3.10
		C5	99.0	6.6	3.10
		C6	170.0	4.5	2.80
		C7	190.0	4.8	2.90
45	Ammonium	R	0.9	7.5	0.19
		C1	0.3	1.3	2.50
		C2	8.4	4.7	3.70
		C3	8.6	3.8	3.00
		C4	34.0	3.6	2.70
		C5	86.0	3.5	2.60
		C6	150.0	5.8	6.20
		C7	180.0	3.9	2.60
60	Nitrates	R	4.0	11.0	0.88
		C1	0.6	4.9	2.50
		C2	<0.1	1.4	2.30
		C3	0.4	7.3	2.70
		C4	1.5	8.3	2.60
		C5	1.6	23.0	2.60
		C6	1.7	74.0	2.60
		C7	3.2	170.0	3.00
	Ammonium	R	1.3	8.0	0.34
		C1	0.9	1.3	2.30
		C2	2.3	1.7	2.60
		C3	2.9	2.0	2.40
		C4	22.0	3.4	2.40
		C5	80.0	3.1	2.50
		C6	97.0	2.9	2.30
		C7	160.0	3.1	2.30
	Phosphates	R	0.8	7.6	0.22
		C1	4.5	43.0	0.24
		C2	2.6	34.0	0.61
		C3	7.2	40.0	1.80
		C4	8.0	51.0	3.60
		C5	3.5	42.0	4.60
		C6	3.5	46.0	11.00
	120	Nitrates	R	6.3	8.6
C1			1.2	0.7	2.10
C2			1.5	2.2	2.30
C3			0.3	3.6	2.20
C4			<0.1	1.1	1.90
C5			0.2	2.8	1.80
C6			0.5	40.0	1.90



		C7	0.2	130.0	1.80
	Ammonium	R	0.3	8.3	0.37
		C1	<0.1	<0.1	1.50
		C2	<0.1	<0.1	1.60
		C3	0.8	0.9	1.90
		C4	5.1	0.7	2.00
		C5	56.0	0.5	1.90
		C6	77.0	1.2	1.80
		C7	95.0	2.0	1.80
	Phosphates	R	1.3	8.9	0.21
		C1	1.0	23.0	0.13
		C2	0.4	8.8	0.37
		C3	2.5	23.0	0.99
		C4	0.5	18.0	1.50
		C5	1.0	21.0	4.00
		C6	0.4	19.0	8.70
180	Nitrates	R	1.6	12.0	0.18
		C1	0.7	0.6	1.50
		C2	1.3	3.3	1.20
		C3	1.0	2.3	1.90
		C4	0.9	0.5	1.50
		C5	1.1	0.7	1.10
		C6	1.3	17.0	1.20
		C7	1.2	97.0	1.20
240	Phosphates	R	1.0	8.6	0.16
		C1	1.3	2.6	0.23
		C2	1.1	1.3	0.17
		C3	1.1	2.5	0.42
		C4	1.0	1.0	0.77
		C5	1.1	1.3	2.00
		C6	2.1	0.8	7.00



Annexe 4. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulva* sp. en août.

Temps	Enrichissement	Niveau d'enrichissement	Ammonium (µmol/L)	Nitrates (µmol/L)	Orthophosphates (µmol/L)
0	Nitrates	R	1.2	7.7	0.18
		C1	1.9	6.5	3.60
		C2	1.0	12.0	3.40
		C3	0.6	18.0	3.50
		C4	3.0	30.0	3.40
		C5	0.7	61.0	3.40
		C6	0.7	170.0	3.60
	C7	0.5	220.0	3.40	
	Ammonium	R	0.7	5.7	0.13
		C1	0.6	6.8	3.60
		C2	14.0	7.0	3.40
		C3	37.0	7.2	3.50
		C4	75.0	7.4	3.50
		C5	140.0	7.0	3.50
		C6	170.0	6.7	3.40
	C7	200.0	7.1	3.50	
	Phosphates	R	0.7	6.5	0.15
		C1	36.0	62.0	0.17
		C2	38.0	62.0	1.20
		C3	31.0	62.0	2.50
		C4	31.0	61.0	3.50
C6		37.0	61.0	12.00	
15	Ammonium	R	0.9	6.0	0.35
		C1	0.2	4.3	3.00
		C2	6.1	4.6	3.00
		C3	16.0	4.3	3.20
		C4	57.0	5.1	3.20
		C5	160.0	6.3	3.20
		C6	190.0	5.9	3.10
		C7	270.0	6.1	3.30
30	Nitrates	R	0.9	7.2	0.24
		C1	0.3	1.5	2.90
		C2	0.1	2.2	2.50
		C3	0.4	8.0	2.80
		C4	0.5	11.0	2.70
		C5	<0.1	32.0	2.40
		C6	0.3	85.0	2.60
	C7	0.1	190.0	2.60	
	Ammonium	R	0.7	5.5	0.14



		C1	0.4	2.3	2.60
		C2	3.2	3.1	2.60
		C3	11.0	3.3	2.90
		C4	45.0	4.0	3.10
		C5	140.0	4.9	3.00
		C6	170.0	4.6	2.70
		C7	250.0	5.1	3.10
45	Ammonium	R	0.6	6.26742.	0.15
		C1	0.1	1.5	2.40
		C2	1.7	1.4	2.40
		C3	5.5	1.8	2.80
		C4	35.0	3.2	2.80
		C5	97.0	4.8	2.80
		C6	160.0	4.4	2.50
		C7	200.0	4.4	3.00
60	Nitrates	R	1.1	7.7	0.39
		C1	0.6	0.7	2.20
		C2	0.3	0.9	2.00
		C3	0.3	4.8	2.30
		C4	1.5	6.2	2.20
		C5	0.3	19.0	2.00
		C6	0.4	71.0	2.30
		C7	0.3	170.0	2.00
	Ammonium	R	1.0	6.0	0.20
		C1	0.5	0.6	2.00
		C2	0.8	0.9	2.00
		C3	3.5	1.3	2.50
		C4	27.0	3.1	2.70
		C5	90.0	4.2	2.60
		C6	140.0	3.6	2.20
		C7	180.0	3.8	2.70
	Phosphates	R	0.6	6.4	0.17
		C1	4.6	41.0	0.14
		C2	3.8	40.0	0.64
		C3	3.3	42.0	1.50
		C4	3.3	37.0	2.10
		C5	4.3	41.0	4.60
		C6	2.6	40.0	11.00
120	Nitrates	R	1.3	7.8	0.17
		C1	0.5	<0.1	1.20
		C2	0.4	<0.1	1.30
		C3	0.5	0.7	2.00
		C4	0.4	0.6	1.30
		C5	0.5	2.2	1.00
		C6	1.1	27.0	1.30



		C7	0.3	100.0	1.10
	Ammonium	R	0.7	6.2	0.15
		C1	0.3	<0.1	1.00
		C2	0.3	<0.1	1.00
		C3	0.5	<0.1	1.40
		C4	6.5	1.6	1.80
		C5	68.0	2.2	2.00
		C6	82.0	0.9	1.30
		C7	140.0	1.9	2.00
	Phosphates	R	0.6	6.5	0.14
		C1	0.6	15.0	0.13
		C2	0.5	16.0	0.44
		C3	0.3	18.0	0.90
		C4	0.6	12.0	1.40
		C5	0.8	18.0	3.40
		C6	0.7	12.0	9.00
180	Nitrates	R	1.5	7.8	0.18
		C1	0.3	0.4	0.68
		C2	<0.1	<0.1	0.61
		C3	0.5	<0.1	0.89
		C4	0.4	<0.1	0.76
		C5	0.3	<0.1	0.53
		C6	0.5	5.1	0.74
		C7	0.9	49.0	0.43
240	Phosphates	R	0.4	6.4	0.16
		C1	0.4	0.2	0.14
		C2	0.7	0.4	0.15
		C3	0.4	0.4	0.28
		C4	0.4	0.3	0.45
		C5	0.1	0.8	1.30
		C6	<0.1	0.1	5.90



Annexe 5. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulva* sp. en septembre.

Temps	Enrichissement	Niveau d'enrichissement	Ammonium (µmol/L)	Nitrates (µmol/L)	Orthophosphates (µmol/L)
0	Nitrates	R	1.2	3.80	0.2
		C1	1.5	2.90	3.5
		C2	1.2	8.00	3.5
		C3	1.6	13.00	3.5
		C4	1.4	25.00	3.5
		C5	1.5	56.00	3.4
		C6	1.3	110.00	3.5
	C7	1.2	210.00	3.4	
	Ammonium	R	1.5	2.90	0.2
		C1	1.5	2.60	3.4
		C2	14.0	2.40	3.4
		C3	36.0	2.70	3.4
		C4	74.0	2.80	3.4
		C5	180.0	3.10	3.3
		C6	270.0	3.50	3.3
	C7	310.0	2.90	3.4	
	Phosphates	R	1.8	3.00	0.3
		C1	36.0	55.00	0.3
		C2	35.0	54.00	1.3
		C3	38.0	54.00	2.4
		C4	35.0	54.00	3.4
C5		36.0	56.00	6.4	
15	Ammonium	R	1.4	2.90	0.3
		C1	0.7	1.40	3.2
		C2	6.1	1.30	3.3
		C3	23.0	1.80	3.2
		C4	58.0	1.70	3.1
		C5	150.0	2.00	3.1
		C6	180.0	2.30	3.1
		C7	260.0	1.70	3.2
30	Nitrates	R	1.0	3.30	0.2
		C1	0.4	0.93	3.0
		C2	0.4	1.50	3.0
		C3	0.2	3.20	2.8
		C4	0.5	7.00	2.7
		C5	0.3	32.00	2.8
		C6	0.3	82.00	2.9
	C7	0.3	180.00	2.8	
	Ammonium	R	1.5	2.90	0.2



		C1	0.4	0.70	3.0
		C2	3.4	0.65	2.9
		C3	12.0	1.10	3.0
		C4	40.0	1.20	3.1
		C5	100.0	1.40	3.0
		C6	170.0	1.70	3.0
		C7	240.0	1.20	3.0
45	Ammonium	R	1.2	2.80	0.3
		C1	0.3	0.34	3.0
		C2	1.8	0.34	2.6
		C3	8.2	0.65	2.9
		C4	29.0	0.79	2.9
		C5	89.0	1.00	3.0
		C6	150.0	1.30	2.9
		C7	180.0	0.79	2.9
60	Nitrates	R	0.7	3.20	0.2
		C1	0.3	<0.1	2.7
		C2	0.2	2.20	2.4
		C3	0.6	1.20	2.4
		C4	0.4	2.80	2.4
		C5	0.2	20.00	2.6
		C6	0.1	66.00	2.6
		C7	<0.1	160.00	2.4
	Ammonium	R	1.1	2.50	0.3
		C1	0.2	<0.1	2.4
		C2	0.7	<0.1	2.3
		C3	4.4	<0.1	2.7
		C4	24.0	0.39	2.7
		C5	76.0	0.29	2.7
		C6	130.0	0.46	3.0
		C7	160.0	<0.1	2.8
	Phosphates	R	1.4	2.50	0.4
		C1	3.1	32.00	0.3
		C2	4.7	35.00	0.9
		C3	4.0	29.00	1.7
		C4	2.0	32.00	2.6
		C5	2.6	33.00	5.4
		C6	3.5	37.00	11.0
	120	Nitrates	R	0.6	3.00
C1			<0.1	<0.1	2.0
C2			1.1	<0.1	1.6
C3			0.3	<0.1	1.6
C4			<0.1	<0.1	1.6
C5			0.3	2.40	1.7
C6			<0.1	24.00	1.9



		C7	<0.1	120.00	1.7
	Ammonium	R	1.4	2.50	0.3
		C1	0.6	<0.1	1.6
		C2	0.2	<0.1	1.4
		C3	0.6	<0.1	1.9
		C4	5.7	<0.1	2.2
		C5	48.0	<0.1	2.2
		C6	69.0	<0.1	2.1
		C7	96.0	<0.1	2.5
	Phosphates	R	1.3	2.50	0.3
		C1	0.3	14.00	0.1
		C2	0.7	18.00	0.7
		C3	0.3	8.80	1.1
		C4	0.9	9.30	1.8
		C5	0.4	10.00	4.5
		C6	0.6	16.00	10.0
180	Nitrates	R	0.7	2.90	0.2
		C1	<0.1	<0.1	1.5
		C2	0.2	<0.1	1.3
		C3	1.7	<0.1	0.9
		C4	0.5	<0.1	1.0
		C5	0.3	<0.1	1.2
		C6	0.3	3.40	1.3
		C7	<0.1	73.00	1.0
240	Phosphates	R	1.2	2.60	0.3
		C1	0.3	<0.1	0.6
		C2	0.3	0.78	0.4
		C3	0.1	<0.1	0.4
		C4	0.2	<0.1	0.9
		C5	<0.1	0.31	2.6
		C6	<0.1	<0.1	7.4



Annexe 6. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulvaria* sp. en mai.

Temps d'incubation (min)	Niveau d'enrichissement	Enrichissement	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
0	Nitrates	R	0.4	1.4	0.14
		C1	0.5	2.1	3.60
		C2	0.5	6.6	3.70
		C3	3.4	15.0	6.30
		C4	3.2	27.0	5.30
		C5	1.1	58.0	3.60
		C6	1.2	110.0	3.80
	Ammonium	R	1.1	1.8	0.24
		C1	1.1	2.1	4.10
		C2	8.4	1.1	3.60
		C3	20.0	1.1	3.70
		C4	59.0	1.7	3.80
		C5	110.0	2.8	4.70
		C6	140.0	1.0	3.50
	Phosphates	R	0.5	1.5	0.20
		C1	21.0	56.0	0.39
		C2	20.0	57.0	1.50
		C3	20.0	56.0	2.50
		C4	21.0	57.0	3.70
		C5	21.0	57.0	6.70
	15	Ammonium	R	0.5	3.2
C1			0.2	0.7	3.10
C2			6.8	0.8	3.20
C3			14.0	0.1	3.00
C4			46.0	0.8	2.90
C5			110.0	0.5	2.80
C6			130.0	0.4	2.60
C7			160.0	0.4	2.70
30	Ammonium	R	0.8	1.9	0.14
		C1	1.0	1.1	2.60
		C2	0.7	2.7	2.60
		C3	0.7	6.0	2.60
		C4	0.8	12.0	2.50
		C5	0.8	45.0	2.40
		C6	0.7	92.0	2.30



		C7	0.9	190.0	2.20
	Nitrates	R	0.9	1.6	0.15
		C1	0.6	0.4	2.80
		C2	4.7	0.3	2.80
		C3	9.3	0.6	2.60
		C4	38.0	<0.1	2.30
		C5	88.0	0.1	2.50
		C6	100.0	0.6	2.10
		C7	120.0	0.1	2.30
45	Ammonium	R	0.8	2.2	0.35
		C1	0.4	0.3	2.20
		C2	2.3	0.5	2.20
		C3	9.0	0.2	2.10
		C4	21.0	0.4	1.70
		C5	85.0	<0.1	1.90
		C6	96.0	1.9	1.50
		C7	97.0	<0.1	1.70
60	Nitrates	R	0.5	0.7	0.18
		C1	0.4	<0.1	1.70
		C2	0.4	<0.1	1.50
		C3	0.3	0.9	1.80
		C4	0.4	5.8	2.10
		C5	0.5	31.0	1.90
		C6	0.3	78.0	1.50
		C7	0.4	170.0	1.40
	Ammonium	R	0.4	0.6	0.18
		C1	0.4	<0.1	1.90
		C2	1.9	<0.1	2.20
		C3	7.8	<0.1	2.30
		C4	19.0	<0.1	1.60
		C5	79.0	<0.1	1.90
		C6	94.0	<0.1	1.20
		C7	130.0	<0.1	1.50
	Phosphates	R	0.8	1.0	0.18
		C1	4.1	36.0	0.57
		C2	3.8	39.0	0.50
		C3	2.9	36.0	0.87
		C4	3.5	33.0	1.20
		C5	6.3	38.0	3.40
		C6	7.2	43.0	8.70
	120	Nitrates	R	0.4	0.3
C1			0.4	<0.1	1.00
C2			0.2	<0.1	0.66
C3			0.5	<0.1	1.10
C4			0.2	0.4	1.10



		C5	0.3	15.0	1.00
		C6	0.3	56.0	0.82
		C7	0.4	130.0	0.55
	Ammonium	R	0.2	0.7	0.11
		C1	0.2	<0.1	0.95
		C2	0.3	<0.1	0.89
		C3	1.3	<0.1	1.20
		C4	3.2	<0.1	0.55
		C5	46.0	<0.1	0.79
		C6	59.0	<0.1	0.37
		C7	84.0	<0.1	0.74
	Phosphates	R	0.4	0.3	0.11
		C1	1.1	19.0	0.11
		C2	0.9	23.0	0.30
		C3	0.7	18.0	0.29
		C4	0.5	11.0	0.53
		C5	1.3	21.0	2.10
C6		3.8	29.0	6.20	
180	Nitrates	R	0.9	1.1	0.14
		C1	1.0	<0.1	0.85
		C2	0.6	<0.1	0.60
		C3	1.6	1.8	0.73
		C4	0.4	0.1	0.67
		C5	0.4	5.0	0.55
		C6	0.5	34.0	0.38
		C7	0.5	130.0	0.30
240	Phosphates	R	0.4	1.1	0.10
		C1	2.9	2.9	0.12
		C2	0.6	4.0	0.16
		C3	0.3	<0.1	0.15
		C4	0.5	1.5	0.31
		C5	0.4	1.2	0.74
		C6	0.6	8.9	3.60



Annexe 7. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulvaria* sp. en juin.

Temps d'incubation (min)	Niveau d'enrichissement	Enrichissement	Ammonium ($\mu\text{mol/L}$)	Nitrates ($\mu\text{mol/L}$)	Orthophosphates ($\mu\text{mol/L}$)
0	Nitrates	R	1.0	3.2	0.20
		C1	0.6	3.2	3.40
		C2	0.6	8.8	3.90
		C3	0.4	14.0	3.40
		C4	0.4	25.0	3.30
		C5	0.2	55.0	3.30
		C6	0.4	100.0	3.30
	C7	0.2	220.0	3.40	
	Ammonium	R	0.6	3.3	0.16
		C1	0.2	3.5	3.30
		C2	8.1	2.5	3.20
		C3	25.0	3.5	3.40
		C4	56.0	3.9	3.20
		C5	130.0	3.5	3.50
		C6	160.0	3.1	3.50
	C7	190.0	3.4	3.40	
	Phosphates	R	0.3	3.0	0.15
		C1	27.0	59.0	0.15
		C2	25.0	53.0	1.20
		C3	25.0	54.0	2.20
		C4	25.0	54.0	3.40
C6		24.0	52.0	12.00	
15	Ammonium	R	0.5	3.7	0.16
		C1	0.8	1.5	3.10
		C2	6.0	0.7	4.70
		C3	15.0	1.5	3.30
		C4	47.0	2.0	3.20
		C5	97.0	1.3	3.00
		C6	140.0	1.0	3.10
		C7	160.0	1.3	3.10
30	Ammonium	R	2.2	2.3	0.16
		C1	0.4	0.4	3.00
		C2	0.4	3.0	2.80
		C3	0.5	7.2	3.10
		C4	0.6	15.0	2.70
		C5	0.3	44.0	2.90
		C6	0.3	81.0	2.80
		C7	0.4	180.0	2.90



	Nitrates	R	0.7	3.0	0.19
		C1	0.3	0.5	2.60
		C2	3.5	0.1	2.90
		C3	9.5	0.7	3.00
		C4	39.0	1.2	3.00
		C5	71.0	0.4	2.80
		C6	120.0	<0.1	2.60
		C7	150.0	0.6	2.90
45	Ammonium	R	0.8	2.2	0.16
		C1	1.5	<0.1	2.40
		C2	2.9	<0.1	2.70
		C3	9.9	0.3	2.90
		C4	32.0	1.0	2.80
		C5	79.0	0.1	2.60
		C6	95.0	3.3	2.80
		C7	140.0	0.5	2.80
60	Nitrates	R	1.1	2.5	0.20
		C1	<0.1	<0.1	2.60
		C2	<0.1	0.2	2.20
		C3	<0.1	3.8	2.70
		C4	0.4	9.3	2.60
		C5	<0.1	33.0	2.60
		C6	<0.1	62.0	2.30
		C7	0.1	170.0	2.50
	Ammonium	R	0.6	2.3	0.17
		C1	0.2	<0.1	2.40
		C2	3.5	<0.1	2.50
		C3	7.1	<0.1	2.60
		C4	21.0	0.5	2.50
		C5	66.0	<0.1	2.50
		C6	83.0	<0.1	2.20
		C7	98.0	<0.1	2.60
	Phosphates	R	1.1	1.9	0.19
		C1	5.2	38.0	0.14
		C2	4.7	36.0	0.78
		C3	5.2	33.0	1.70
		C4	1.3	33.0	2.30
		C5	1.8	30.0	4.80
		C6	5.9	38.0	11.00
		120	Nitrates	R	1.4
C1	<0.1			<0.1	1.70
C2	0.1			<0.1	1.50
C3	<0.1			0.6	2.00
C4	0.3			3.2	2.00
C5	<0.1			17.0	2.00



		C6	0.3	26.0	1.50	
		C7	<0.1	130.0	1.90	
		Ammonium	R	1.6	3.1	0.16
			C1	0.3	0.5	1.70
			C2	0.8	0.1	1.80
			C3	1.4	<0.1	1.70
			C4	16.0	0.4	2.00
			C5	46.0	<0.1	1.50
			C6	64.0	<0.1	1.60
			C7	89.0	<0.1	1.90
		Phosphates	R	1.2	3.0	0.16
			C1	2.0	22.0	0.14
			C2	1.5	21.0	0.51
			C3	1.8	17.0	1.10
C4	0.3		9.4	1.70		
C5	0.2		8.7	3.50		
C6	2.2		26.0	9.90		
180	Nitrates	R	3.3	2.9	0.21	
		C1	<0.1	<0.1	1.20	
		C2	<0.1	<0.1	0.72	
		C3	<0.1	0.8	1.50	
		C4	0.3	0.7	1.40	
		C5	0.2	6.1	1.40	
		C6	0.1	5.5	1.10	
		C7	<0.1	92.0	1.30	
240	Phosphates	R	0.8	2.9	0.16	
		C1	0.9	3.1	0.15	
		C2	0.2	2.2	0.40	
		C3	0.4	2.5	0.58	
		C4	1.7	<0.1	0.58	
		C5	<0.1	<0.1	1.70	
		C6	0.9	6.9	7.60	



Annexe 8. Expérimentation de cinétique - Concentrations en nitrates, ammonium et phosphates de l'eau de mer mesurées dans chaque milieu d'incubation testé et aux différents temps de suivi réalisés pour *Ulvaria* sp. en juillet.

Temps d'incubation (min)	Niveau d'enrichissement	Enrichissement	Ammonium (μmol/L)	Nitrates (μmol/L)	Orthophosphates (μmol/L)
0	Nitrates	R	0.8	3.7	0.16
		C1	0.2	2.0	3.20
		C2	0.5	7.1	2.80
		C3	0.5	27.0	3.10
		C4	0.7	27.0	3.10
		C5	<0.1	59.0	3.10
		C6	<0.1	120.0	3.00
	C7	0.5	210.0	3.30	
	Ammonium	R	<0.1	3.0	0.14
		C1	<0.1	4.4	0.86
		C2	13.0	9.1	2.80
		C3	37.0	4.3	3.10
		C4	73.0	7.9	2.90
		C5	190.0	3.9	3.40
		C6	260.0	3.4	3.20
	C7	310.0	1.7	2.90	
	Phosphates	R	0.3	2.4	0.18
		C1	38.0	58.0	0.14
		C2	38.0	57.0	0.89
		C3	40.0	57.0	2.00
		C4	36.0	55.0	3.10
C6		39.0	57.0	12.00	
15	Ammonium	R	<0.1	2.8	0.13
		C1	<0.1	2.4	2.70
		C2	6.8	0.6	2.60
		C3	26.0	1.3	2.80
		C4	58.0	2.5	2.70
		C5	160.0	1.4	2.80
		C6	190.0	2.3	2.80
		C7	260.0	0.5	2.70
30	Ammonium	R	<0.1	2.4	0.10
		C1	<0.1	0.4	2.50
		C2	<0.1	0.6	2.20
		C3	<0.1	6.5	2.60
		C4	<0.1	10.0	2.40
		C5	1.5	42.0	2.50
		C6	<0.1	87.0	2.50
		C7	<0.1	190.0	2.50



	Nitrates	R	<0.1	2.7	<0.1
		C1	<0.1	1.2	2.50
		C2	4.4	<0.1	2.40
		C3	18.0	0.6	2.60
		C4	49.0	1.5	2.50
		C5	150.0	0.8	2.60
		C6	170.0	1.0	2.60
		C7	250.0	<0.1	2.40
45	Ammonium	R	<0.1	2.5	<0.1
		C1	0.5	0.5	2.40
		C2	2.5	<0.1	2.20
		C3	11.0	0.3	2.40
		C4	40.0	0.9	2.30
		C5	130.0	0.3	2.40
		C6	160.0	0.7	2.40
		C7	190.0	30.0	2.30
60	Nitrates	R	0.5	2.5	0.13
		C1	<0.1	<0.1	2.20
		C2	<0.1	<0.1	1.80
		C3	<0.1	2.9	2.10
		C4	<0.1	4.3	2.10
		C5	<0.1	30.0	2.20
		C6	<0.1	72.0	2.00
		C7	<0.1	180.0	2.20
	Ammonium	R	<0.1	2.5	<0.1
		C1	<0.1	0.1	2.10
		C2	1.5	<0.1	1.90
		C3	7.6	<0.1	2.20
		C4	31.0	0.3	2.10
		C5	92.0	<0.1	2.20
		C6	150.0	0.1	2.40
		C7	190.0	<0.1	2.10
	Phosphates	R	0.2	2.1	0.10
		C1	3.4	36.0	<0.1
		C2	9.0	36.0	0.55
		C3	8.7	38.0	1.40
		C4	6.6	37.0	2.20
		C5	7.1	39.0	5.00
		C6	7.3	37.0	10.00
		120	Nitrates	R	<0.1
C1	<0.1			<0.1	1.60
C2	<0.1			<0.1	1.10
C3	0.4			1.3	1.50
C4	<0.1			0.2	1.30
C5	<0.1			13.0	1.60



	Ammonium	C6	<0.1	43.0	1.40
		C7	<0.1	150.0	1.60
		R	<0.1	2.6	<0.1
		C1	0.4	<0.1	1.50
		C2	0.4	<0.1	1.40
		C3	1.5	<0.1	1.70
		C4	8.7	<0.1	1.50
		C5	59.0	<0.1	1.50
		C6	88.0	<0.1	1.60
		C7	140.0	<0.1	1.30
	Phosphates	R	0.4	2.1	<0.1
		C1	<0.1	12.0	<0.1
		C2	3.2	19.0	0.34
		C3	2.6	22.0	1.00
		C4	1.9	19.0	1.60
		C5	1.7	20.0	4.00
C6		1.8	18.0	9.30	
180	Nitrates	R	2.4	3.3	0.15
		C1	<0.1	<0.1	1.20
		C2	0.2	<0.1	0.94
		C3	<0.1	<0.1	1.00
		C4	<0.1	<0.1	0.87
		C5	<0.1	5.0	1.20
		C6	<0.1	24.0	1.00
		C7	<0.1	130.0	1.10
240	Phosphates	R	0.3	2.0	<0.1
		C1	<0.1	<0.1	0.11
		C2	0.7	3.1	0.22
		C3	0.5	3.6	0.54
		C4	<0.1	1.4	0.72
		C5	<0.1	1.7	2.50
		C6	<0.1	1.3	7.20



Annexe 9. Expérimentation Moyen-terme - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore obtenues à T0 et T7 pour *Ulva* sp. au cours des cinq expérimentations menées mensuellement de mai à septembre.

Période de la saison	Algues	Temps d'incubation	Modalité	Poids lyophilisés	Taux de croissance	Quotas azotés	Quotas phosphorés	Quantité d'azote fixé	Quantité de phosphore fixé
				(g)	(%/j)	(g/100g Ms)	(g/100g Ms)	(mg)	(mg)
Mai	<i>Ulva</i> sp.	T0		0.52		3.29	0.253		
				0.49		3.16	0.199		
				0.50		2.95	0.163		
				0.61		3.03	0.180		
		T7	C	1.86	8.8	1.33	0.078	-30.3	-0.5
			C	2.24	11.6	1.34	0.081	-0.2	-0.1
			C	1.95	9.8	1.27	0.081	-5.2	-0.3
			C	1.75	8.0	1.44	0.094	-5.2	-0.3
			NP+	2.50	13.1	4.84	0.162	90.6	2.1
			NP+	3.13	16.6	4.52	0.137	111.5	2.4
			NP+	2.38	12.3	4.60	0.143	78.8	1.4
			NP+	2.83	14.7	4.63	0.145	100.2	2.1
Juin	<i>Ulva</i> sp.	T0		1.97		1.53	0.127		
				2.12		1.37	0.125		
				2.01		1.47	0.128		
				1.90		1.52	0.130		
		T7	C	2.82	3.9	1.08	0.089	-0.7	-0.2
			C	2.70	2.9	1.08	0.101	-3.0	-0.1
			C	2.47	1.8	1.07	0.085	-5.3	-0.6
			C	2.29	0.6	1.11	0.097	-6.6	-0.5
			NP+	4.31	9.5	1.95	0.137	51.7	3.1
			NP+	3.32	6.2	2.08	0.140	37.7	1.9
			NP+	3.60	7.3	2.15	0.196	46.0	4.3
			NP+	2.83	3.4	2.47	0.179	37.4	2.3



Période de la saison	Algues	Temps d'incubation	Modalité	Poids lyophilisés (g)	Taux de croissance (%/j)	Quotas azotés (g/100g Ms)	Quotas phosphorés (g/100g Ms)	Quantité d'azote fixé (mg)	Quantité de phosphore fixé (mg)
Juillet	<i>Ulva sp.</i>	T0		1.84		2.68	0.215		
				1.89		2.50	0.196		
				1.79		2.73	0.214		
				1.85		2.81	0.217		
		T7	C	2.56	3.4	1.55	0.107	-14.2	-1.5
			C	2.74	4.3	1.45	0.105	-14.6	-1.4
			C	3.04	5.8	1.33	0.101	-13.5	-1.2
			C	2.93	5.2	1.43	0.100	-12.8	-1.4
			NP+	3.64	8.5	1.83	0.191	12.9	2.7
			NP+	3.38	7.1	1.84	0.193	7.2	2.2
			NP+	3.93	9.3	2.00	0.195	23.4	3.3
			NP+	3.77	8.9	1.96	0.214	19.6	3.8
Août	<i>Ulva sp.</i>	T0		1.68		1.22	0.132		
				1.76		1.15	0.145		
				1.74		1.05	0.135		
				1.69		1.08	0.171		
		T7	C	2.31	3.9	1.14	0.101	6.5	-0.2
			C	2.49	4.9	0.97	0.093	4.3	-0.2
			C	2.47	4.7	0.99	0.095	4.5	-0.2
			C	2.33	4.0	1.05	0.089	4.6	-0.5
			NP+	3.08	8.0	1.66	0.250	31.5	5.1
			NP+	2.67	6.0	1.69	0.273	25.6	4.8
			NP+	3.25	8.6	1.63	0.237	33.2	5.1
			NP+	2.88	6.8	1.81	0.264	32.1	5.0



Période de la saison	Algues	Temps d'incubation	Modalité	Poids lyophilisés (g)	Taux de croissance (%/j)	Quotas azotés (g/100g Ms)	Quotas phosphorés (g/100g Ms)	Quantité d'azote fixé (mg)	Quantité de phosphore fixé (mg)
Septembre	<i>Ulva sp.</i>	T0		1.82		1.56	0.180		
				1.96		1.51	0.178		
				2.00		1.46	0.175		
				1.89		1.61	0.190		
		T7	C	2.77	3.4	1.15	0.128	-0.3	-0.2
			C	2.82	3.7	1.10	0.119	-1.0	-0.4
			C	2.70	3.0	1.12	0.131	-2.0	-0.3
			C	2.86	3.8	1.15	0.133	0.8	0.0
			NP+	3.35	6.0	1.50	0.268	17.8	5.2
			NP+	3.69	7.3	1.42	0.257	19.8	5.7
			NP+	3.67	7.4	1.42	0.251	19.9	5.4
			NP+	3.49	6.5	1.48	0.266	19.1	5.4



Annexe 10. Expérimentation Moyen-terme - Données de taux de croissance, de quotas azotés et phosphorés et de fixation d'azote et de phosphore obtenues à T0 et T7 pour *Ulvaria* sp. au cours des trois expérimentations menées mensuellement de mai à juillet.

Période de la saison	Algues	Temps d'incubation	Modalité	Poids lyophilisés (g)	Taux de croissance (%/j)	Quotas azotés (g/100g Ms)	Quotas phosphorés (g/100g Ms)	Quantité d'azote fixé (mg)	Quantité de phosphore fixé (mg)
Mai	<i>Ulvaria</i> sp.	T0		0.63		3.11	0.184		
				0.74		3.31	0.198		
				0.78		3.16	0.185		
				0.75		3.20	0.190		
		T7	C	2.07	8.4	1.95	0.115	4.1	0.2
			C	1.96	7.7	1.95	0.111	2.1	0.0
			C	1.69	5.7	1.86	0.106	-4.5	-0.3
			C	1.89	7.2	2.04	0.116	2.6	0.1
			NP+	2.65	12.3	5.50	0.183	110.3	2.7
			NP+	2.92	13.6	5.08	0.169	112.9	2.8
			NP+	2.43	10.8	5.58	0.186	99.4	2.4
NP+	2.38	10.6	5.51	0.180	95.5	2.2			
Juin	<i>Ulvaria</i> sp.	T0		1.93		2.15	0.188		
				2.17		2.26	0.169		
				2.11		2.37	0.168		
				2.16		2.22	0.172		
		T7	C	3.41	5.9	1.52	0.111	1.5	-0.1
			C	3.37	5.6	1.40	0.112	-3.6	-0.2
			C	3.30	5.3	1.51	0.117	-1.0	-0.1
			C	3.05	4.2	1.53	0.110	-4.0	-0.6
			NP+	4.78	10.6	2.03	0.131	46.2	2.3
			NP+	4.94	11.0	1.96	0.133	45.9	2.6
			NP+	4.88	10.9	1.99	0.142	46.3	3.0
			NP+	4.45	9.7	2.16	0.136	45.9	2.1



Période de la saison	Algues	Temps d'incubation	Modalité	Poids lyophilisés (g)	Taux de croissance (%/j)	Quotas azotés (g/100g Ms)	Quotas phosphorés (g/100g Ms)	Quantité d'azote fixé (mg)	Quantité de phosphore fixé (mg)
Juillet	<i>Ulvaria sp.</i>	T0		2.38		2.72	0.227		
				2.73		2.65	0.217		
				2.71		2.65	0.223		
				2.46		2.59	0.215		
		T7	C	3.64	5.5	1.92	0.151	4.0	0.0
			C	3.56	5.1	1.88	0.146	1.2	-0.3
			C	3.52	5.0	1.85	0.140	-0.6	-0.5
			C	3.49	4.9	1.89	0.146	0.2	-0.4
			NP+	4.13	7.2	2.13	0.214	21.9	3.4
			NP+	4.18	7.5	2.18	0.223	25.7	3.9
			NP+	3.98	6.7	2.23	0.234	22.8	3.8
			NP+	4.05	6.9	2.25	0.233	25.0	3.9



