

UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC
THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Formation Doctorale : Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux
Ecole Doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés-Agronomie-Environnement

Présenté et soutenue publiquement par

CESMAT Ludovic

Le 11 décembre 2006

**Etude des processus hydrodynamiques et écophysologiques de la
dynamique d'une algue invasive : *Valonia aegagropila* (C. Agardh)
dans la lagune de Salses-Leucate**

Devant le jury composé de :

- MEINESZ Alexandre (Rapporteur) Université de Nice
- BACHER Cédric (Rapporteur) Ifremer
- BELSHER Thomas (Examineur) Ifremer
- DO CHI Tang (Examineur) Université de Montpellier II
- FIANDRINO Annie (invité) Ifremer
- TROUSSELLIER Marc (Directeur de thèse) Université de Montpellier II
- BERNARD Cécile (Président du jury) Muséum d'histoire naturelle de Paris



REMERCIEMENTS

Voici venu le moment de remercier l'ensemble des gens qui m'ont aidé un peu ou beaucoup, de loin ou de près, ponctuellement ou tout au long de la thèse. J'espère donc n'oublier personne.

Je commencerai par remercier profondément la région Languedoc-Roussillon ainsi que l'IFREMER qui ont cofinancé ce travail. J'espère que certaines réponses apportées dans ce document à des questions environnementales sur l'invasion de *Valonia aegagropila* dans Salses-Leucate, permettront une bonne gestion environnementale de ce problème.

Sans un cadre de travail idéal, il est difficile d'avancer sereinement dans un sujet de recherches. C'est ce que m'ont accordés Lionel Loubersac et à Jean-Claude Sauvagnargues à la station IRFEMER de Sète et l'ensemble du laboratoire LER/LR, une équipe très dynamique, sympathique et compétente. J'ai été très bien accueilli et garderai d'excellents souvenirs de ce laboratoire et je profite de cet instant pour envoyer un remerciement général aux membres du laboratoire pour son soutien.

Je tiens à remercier mon directeur de thèse Marc Troussellier pour avoir pris la direction de ce travail. Vos interventions ont toujours été constructives, en temps utiles et très clair sur les grands axes et directives.

Je n'ai sûrement pas les mots suffisants ni le vocabulaire assez étoffé pour vous témoigner les remerciements que mérite Thierry Laugier et Annie Fiandrino. L'ensemble de ce travail n'aurait jamais été possible sans votre soutien, vous m'avez accordé votre confiance et vous avez cru en moi, c'est cela qui m'a toujours poussé dans le parcours long et sinueux de la thèse. Vous m'avez permis d'élargir et de fusionner une approche multidisciplinaire de mon sujet qui à mon sens, est au carrefour de vos connaissances et de vos compétences. Je ne vous remercierai jamais assez pour m'avoir accordé la chance de réaliser cette aventure que je rêvais de vivre depuis la première année d'université. Vous avez été sans aucun doute les tuteurs parfaits qui m'ont donné une excellente formation. Un grand grand merci à tous les deux.

Je remercie par avance les rapporteurs chargés de juger et de corriger ce mémoire.

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance à ceux qui ont participé à mon comité de thèse, à ceux qui étaient très intéressés à mon activité scientifique : Alain Menesguen et Jean-Christophe Poggiale. En effet, Alain Menesguen m'a apporté une grande aide dans l'approche et l'investigation du sujet et de la méthodologie à appliquer face aux problèmes rencontrés. Je tiens également à vous remercier d'avoir pris le temps de m'accueillir au sein du laboratoire à Brest pour analyser mes résultats et discuter de mon sujet d'étude. Mon travail et mon approche auraient sans aucun doute eu moins de pertinence sans vos interventions.

Philippe Souchu a également largement contribué à mon approche du sujet en début de thèse. Avec son excellente connaissance des milieux lagunaires, il m'a permis de placer ma problématique à une échelle écologique et de soulever les caractères originaux de ce sujet.

Au sein du laboratoire, je tiens à remercier Martine Fortune et Vanessa Lauque qui m'ont aidé à maîtriser l'auto-analiseur Technicon et certains aspects en chimie des sels nutritifs, et Dominique Munaron qui m'a réservé certains créneaux sur la machine. Un grand merci à Tony Carreras que j'embêtais régulièrement pour des produits chimiques, des solvants des pipettes etc.... Les morceaux catalans de guitare durant les jours de fête, resteront graver dans ma mémoire comme d'excellents moments de détente et de rigolade.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux plongeurs du laboratoire pour leurs observations dans l'étang de Leucate en 2004, Jocelyne Oheix et ses photos parfaites, Franck Lagarde et ses bras musclés pour ramasser les algues et Patrick Legall pour son enthousiasme.

Merci à J-L, alias Jean-Louis Guillou la bibliothèque mobile et la bible du laboratoire. J'avais hâte qu'un jour ce soit mon travail que tu réfères puis que tu ranges dans la bibliothèque du labo.....ce jour la est donc arrivé.

Quelques mots également pour Colette Sospedra et Geneviève Guillou toutes deux secrétaires du laboratoire, merci pour votre aide dans toutes les tâches et démarches administratives.

Deux autres personnes, Mathilde Noyer et Ophélie Serais m'ont souvent aidé durant le travail de laboratoire avec tous les dépannages de petits matériels de labo et etc...dur dur l'assurance qualité.

Je n'étais pas le seul à faire des expériences sur les algues au laboratoire, il y avait des *Valonias* mais aussi des algues exotiques de Thau de Frédéric Mineur. Au fait Fred t'as pas des « colessons », (des serres joints) pour me dépanner. Tu sais qu'on peut tout faire avec ça.....il faudra suspendre les aquariums à la place des néons... Puis tu commanderas 10 bidons d'eau pour bibi.....Plus sérieusement tu m'enverras ta partie génétique sur les *Gelidium*s de Sète à Banyuls, comment dit-on merci en Belge ? à oui, 2 bières garçon.

Spéciale dédicace à l'artiste Robert. Oui j'ai bien dit Robert, Marcel Denis Jean Jacques : Mathieu Jouan. Le mauvais élève de l'informatique mais qui connaît chaque ligne du code MARS 3D. Celui qui m'a refilé la routine solir.F et ses erreurs dans les températures simulées en faibles profondeurs. Merci gazo, ton aide sur MARS, linux, unix et en fortran m'a été très bénéfique et franchement je ne sais pas comment j'aurais fait tout ça si tu n'étais pas dans les parrages. Muchas gracias amigo....

Toujours en informatique, je tiens à passer un grand merci à Jean François Leroux, Franck Dumas et Pascal Lazure pour votre aide sur les sources du code physique ainsi que votre assistance informatique en cas de coup dur. Au fait Pascal, non les algues ne remontent pas au nord par le fond, non de non y a pas que la mécanique des fluides dans la lagune.....

Je n'oublierai pas Roselyne Buscail et Wolfgang Ludwig, du laboratoire du CEFREM à l'université de Perpignan pour m'avoir permis de réaliser des analyses au sein de vos locaux ainsi que des interventions orales.

Je tiens aussi à exprimer toute mon amitié et ma reconnaissance à Thomas Belsher pour son soutien moral, sa participation financière à l'achat d'une partie du matériel d'aquariophilie et de ses corrections sur

mon mémoire, merci beaucoup et je te souhaite plein de bonheur dans ta nouvelle vie de future jeune retraité.

Ensuite, je tiens aussi à faire passer quelques mots à celui qui est peut être le plus concerné par la menace écologique de *V. aegagropila*: Philippe Thoury professionnel à Barcarès. Merci pour vos observations et votre analyse, merci pour m'avoir amené plonger dans le bassin de Salses. J'espère que nos chemins se recroiseront, vous êtes un interlocuteur qui connaît très bien le milieu et son fonctionnement. Peut être arriverai-je à vous faire changer d'avis sur 2 ou 3 petites choses concernant *Valonia aegagropila*...

Merci aussi à tous les professionnels de l'étang qui ont assisté et surtout participé à l'échange de nos connaissances et de nos observations sur l'algue.

Merci à Patrice Brehmer du laboratoire d'halieutique à Sète pour son aide en informatique. Acousticien de passion et de métier, je te dis merci à 120 dB pour ton soutien.

Je tiens aussi à remercier les stagiaires qui m'ont donné un coup de main dans les expérimentations et avec qui j'ai pu partager de bons moments, Clément Gargani, Rabbia benchekrit et Guillem Carol.

J'envoie quelques mots à ma femme : Heidi, si les difficultés de la vie ne nous ont pas épargné ces trois dernières années, nous avons franchi ensemble les étapes avec patience et persévérance. Tu m'as donné du courage et une force que je ne me connaissais pas pour surmonter bien des obstacles. Tu m'as également corrigé de bien des défauts. J'essaye de te remercier tous les jours de ma vie en te donnant toutes les choses que j'ai à t'offrir.

Merci à mes parents et à mes trois frères que certes je ne voyais pas souvent mais qui m'ont fortement soutenu à passer cette étape dans une discipline et un univers qui leur sont inconnus.



SOMMAIRE

I.	INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE	11
II.	ETAT DES CONNAISSANCES	13
II.1.	LES LAGUNES : GÉNÉRALITÉS	15
II.2.	LA LAGUNE DE SALSES-LEUCATE.....	18
II.2.1.	<i>Géomorphologie et bathymétrie</i>	18
II.2.2.	<i>Climatologie</i>	20
II.2.3.	<i>Apports d'eau et caractéristiques physico-chimiques des eaux</i>	21
II.2.4.	<i>Sédiments</i>	24
II.2.5.	<i>Hydrodynamisme</i>	27
II.2.6.	<i>Producteurs primaires</i>	28
II.3.	VALONIA AEGAGROPILA.....	31
II.3.1.	<i>Connaissances générales</i>	31
II.3.2.	<i>V. aegagropila à Leucate</i> :	39
II.4.	MODÈLE CONCEPTUEL DE LA DYNAMIQUE DE <i>V. AEGAGROPILA</i>	41
III.	ETUDE DES PROCESSUS BIOLOGIQUES	45
III.1.	MATÉRIELS ET MÉTHODES	47
III.1.1.	<i>Mesures des capacités photosynthétiques</i>	47
III.1.2.	<i>Quotas internes (N,P) et limitation de croissance</i>	52
III.1.3.	<i>Cinétiques d'absorption des sels nutritifs (NO₃ NH₄ PO₄)</i>	54
III.1.4.	<i>Observations in situ de la croissance et des teneurs C/N/P</i>	59
III.1.5.	<i>Présentation et formulation du modèle de croissance à Quotas</i>	62
III.2.	RÉSULTATS	65
III.2.1.	<i>Capacités photosynthétiques</i>	65
III.2.2.	<i>Quotas internes (N,P) de limitation de croissance</i>	70
III.2.3.	<i>Cinétiques d'absorption des sels nutritifs (NO₃,NH₄,PO₄)</i>	79
III.2.4.	<i>Modèle de croissance à Quotas</i>	82
III.3.	DISCUSSION.....	89
IV.	ETUDE DES PROCESSUS PHYSIQUES	95

IV.1.	MATÉRIELS ET MÉTHODES	97
IV.1.1.	<i>Transport vertical (flottabilité) et horizontal</i>	97
IV.1.2.	<i>Gain de flottabilité</i>	98
IV.1.3.	<i>Transport d'algues dans l'étang de Salses-Leucate</i>	99
IV.1.4.	<i>Modèle hydrodynamique MARS-3D appliqué à l'étang de Salses-Leucate</i>	100
IV.2.	RÉSULTATS	103
IV.2.1.	<i>Gain de flottabilité</i>	103
IV.2.2.	<i>Transport des algues dans l'étang de Salses-Leucate</i>	106
IV.2.3.	<i>Forçages du modèle physique</i>	112
IV.3.	DISCUSSION.....	123
V.	COUPLAGE MODÈLE PHYSIQUE ET BIOLOGIQUE	127
V.1.	RÉCAPITULATION DES ÉQUATIONS DU MODÈLE BIOLOGIQUE ET PHYSIQUE.....	129
V.2.	POTENTIALITÉ DE CROISSANCE DE LA BIOMASSE	134
V.2.1.	<i>Spatialisation du modèle de croissance à Quotas</i>	134
V.2.2.	<i>Mortalité</i>	142
V.3.	POTENTIEL DE MOUVEMENT DE LA BIOMASSE.....	144
V.3.1.	<i>Simulation entre janvier 2002 et janvier 2005</i>	144
V.3.2.	<i>Phénomènes hautes fréquences</i>	149
V.3.3.	<i>Phénomènes basse fréquence</i>	151
V.4.	SCÉNARIO D'APPORTS DE PHOSPHORE DANS LE SYSTÈME.....	159
V.5.	DISCUSSION.....	161
VI.	CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	165
VII.	BIBLIOGRAPHIE & TABLES	173
VII.1.	BIBLIOGRAPHIE.....	173
VII.2.	LISTE DES FIGURES.....	189
VII.3.	LISTE DES TABLEAUX.....	195
VIII.	ANNEXES 1 : MÉTHODES ANALYTIQUES.....	199
VIII.1.	ANALYSES DES SELS NUTRITIFS ET CINÉTIQUES D'ABSORPTION PAR L'ALGUE.....	199
VIII.1.1.	<i>Méthode de dosage des nitrates</i>	199

VIII.1.2.	<i>Méthode de dosage des phosphates</i>	200
VIII.1.3.	<i>Méthode de dosage de l'ammonium</i>	200
VIII.2.	MESURES DES TENEURS TISSULAIRES EN C/N/P	201
VIII.2.1.	<i>Analyses C/N</i>	201
VIII.2.2.	<i>Analyses P</i>	201
VIII.3.	TENEUR PIGMENTAIRE DE LA POPULATION NATURELLE	203
VIII.4.	MODÈLE HYDRODYNAMIQUE MARS 3D.....	204
IX.	ANNEXES 2 : DONNÉES BRUTES	209
IX.1.	MESURES BRUTES DE LA PHOTOSYNTÈSE.....	209
IX.2.	RÉSULTATS ET DONNÉES BRUTES DES CINÉTIQUES D'ABSORPTION	212
IX.2.1.	<i>Cinétique des Nitrates</i>	212
IX.2.2.	<i>Cinétique des Phosphates</i>	213
IX.2.3.	<i>Cinétique des l'ammonium</i>	214
IX.3.	DONNÉES BRUTES SUR L'EXPÉRIENCE DES QUOTAS MINIMAS DE CROISSANCE	215
IX.4.	DONNÉES BRUTES SUR L'EXPÉRIMENTATION DE FLOTTABILITÉ DE L'ALGUE	217
IX.5.	DONNÉES DE TRANSPORT DE BIOMASSE DANS L'ÉTANG DE SALSES-LEUCATE	219
X.	ANNEXES 3 : EXPÉRIMENTATIONS COMPLÉMENTAIRES	223
X.1.	ÉLÉMENTS DE BIOMÉTRIE	223
X.1.1.	<i>Descriptif du protocole</i>	223
X.1.2.	<i>Résultats</i>	223
X.2.	EXPÉRIENCE CAPACITÉS ANTIBACTÉRIENNES	224
X.2.1.	<i>Généralités</i>	224
X.2.2.	<i>Protocole</i>	224
X.2.3.	<i>Résultats</i>	225
X.3.	PROPRIÉTÉS ACOUSTIQUES, APPROCHE DE CARTOGRAPHIE PAR SONDEUR.....	228
X.3.1.	<i>Protocole d'étude</i>	228
X.3.2.	<i>Résultats</i>	228
X.4.	REJET DE CARBONE ORGANIQUE DISSOUS PAR <i>V. AEGAGROPILA</i>	229
X.4.1.	<i>Protocole</i>	229
X.4.2.	<i>Résultats</i>	229

XI.	ANNEXES 4 : MODÉLISATION ET PHÉNOMÈNES PHYSIQUES	231
XI.1.	TRANSPORT DES ALGUES DANS LA LAGUNE DE SALSES-LEUCATE	231
XI.2.	RELATION COEFFICIENT D'ABSORPTION ET TURBIDITÉ.....	231
XI.3.	PARAMÉTRISATION FLOTTABILITÉ	12
XII.	ANNEXES 5 : CONNAISSANCES GÉNÉRALES	235
XII.1.	FONCTIONNEMENT DU TRANSPORT ACTIF ET PASSIF	235
XII.2.	ENQUÊTE GÉNÉTIQUE.....	236

I. INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE

Les algues constituent un vaste ensemble d'organismes phylogénétiquement éloignés formant un phylum et capables, jusqu'à des profondeurs compatibles avec leur métabolisme, de coloniser tous les milieux marins. Elles sont d'une importance considérable dans la production primaire, la fixation de carbone, et ont une importance écologique majeure dans les écosystèmes marins mondiaux. Outre les algues procaryotes (cyanobactéries), la plupart des embranchements d'algues eucaryotes sont complètement distincts de la lignée des plantes (Embryophyta). L'absence de liens évolutifs entre les diverses lignées d'algues (brune, rouge et verte) entraîne une diversité physiologique et biochimique qui se traduit par un éventail très large de métabolismes et de propriétés biochimiques. Elles sont présentes sous toutes les latitudes, dans tous les océans, avec les microalgues (mode de vie généralement pélagique) et sur les fonds côtiers avec les macroalgues (mode de vie généralement benthique). La perpétuelle compétition entre organismes autotrophes assure une productivité du milieu optimale dans les écosystèmes et contribue ensuite au développement et à la maintenance de toute une chaîne trophique.

La répartition bio-géographique d'une algue s'explique par sa physiologie, sa morphologie, ses propriétés biochimiques et sa stratégie de reproduction. Tous ces critères ont été acquis au cours des 900 millions d'années d'évolution, au travers des variations climatiques et des changements physico-chimique des eaux.

L'homme prend une place toujours plus importante sur la planète et a une influence directe et indirecte sur les organismes vivants et donc les algues. Ses actions sur l'environnement favorisent d'une part l'apparition et le développement de certaines espèces et d'autre part la disparition ou la fragilisation d'autres. Pour les algues, on peut penser à toutes les introductions inopportunes et accidentelles d'espèces parmi lesquelles 5 % des espèces introduites ont une chance d'être envahissante (Boudouresque et Verlaque, 2002 ; Carlton et Geller, 1993). Ces espèces venant d'un écosystème très différent auraient une physiologie inadaptée à leur nouvel environnement. Pourtant, elles se retrouvent souvent invasives dans leur nouvelle niche écologique et dominent les espèces compétitrices autochtones. Mais l'impact de l'homme ne se limite pas à des introductions d'espèces. Ses actions sur les paramètres physico-chimiques des milieux (eutrophisation, pollution, hydrologie) induisent une sélection naturelle violente dont seuls les organismes physiologiquement adaptés tireront avantage au détriment des autres.

Ainsi, l'étude qui a été menée s'inscrit dans une logique d'observations, de compréhension et de modélisation de phénomènes environnementaux qui nous entourent. Sur une espèce dont la physiologie et le métabolisme n'ont pas été étudiés, elle permet d'acquérir de nouvelles connaissances.

Cette thèse concerne en effet *Valonia aegagropila* (C. Agarth) dont l'expansion est observée depuis près de vingt ans dans une lagune de la côte française méditerranéenne : la lagune de Salses-Leucate.

Son aire de répartition mondiale est préférentiellement tropicale à subtropicale (Olsen-Stojkovic, 1985), et la lagune de Salses-Leucate est située sur la limite nord de sa répartition. Si en 1982, on la trouvait uniquement dans l'Anse du Paurel (Figure II-2) petite partie confinée dans le secteur Nord de l'étang de

Salses-Leucate (Clanzig, 1987 ; Clanzig, 1989), elle est désormais présente en forte quantité sur toute la moitié Nord de la lagune. Son adaptation au milieu lagunaire explique son comportement envahissant (Bottalico, 1999), et fait qu'elle peut être considérée comme une menace pour la stabilité de l'écosystème. A l'heure actuelle dans la lagune de Salses-Leucate, sa présence est avant tout une gêne pour les activités de pêche et les fortes densités observées sur le fond ont une influence négative sur l'ensemble de la vie benthique (Marzano *et al.*, 2003 ; Clanzig, 1987) et les herbiers à zostère (Marzano *et al.*, 2003 ; Raffaelli *et al.*, 1998).

Dans les écosystèmes côtiers méditerranéens, les proliférations d'algues sont souvent le fait d'espèces opportunistes telles que les ulves ou les chaetomorphes qui profitent du caractère eutrophe de ces milieux (Ifremer, 2002 ; Solidero *et al.*, 1997 ; Coffaro et Sfriso, 1997 ; Coffaro et Bocci, 1997). Dans d'autre cas, ce sont des espèces introduites qui présentent ce comportement invasif (Boudouresque et Verlaque 2002 ; Verlaque, 1994 ; Carlton et Geller, 1993). On peut citer les cas de *Caulerpa taxifolia* (Thibaut, 2001 ; Ceccherelli et Cinelli, 1999 ; Smith et Walters, 1999 ; Hill *et al.*, 1998 ; Belsher et Meinesz, 1995) sur les côtes méditerranéennes, mais également le cas de *Sargassum muticum*, *Grateloupia asiatica*, *Undaria japonica*, *Laminaria japonica* dans la lagune de Thau (Verlaque, 2000 (a) ; Verlaque, 1994 ; Belsher *et al.*, 1984). Or *V. aegagropila* ne présente pas les caractéristiques d'une espèce opportuniste ou introduite :

-Elle évolue plutôt dans des milieux de mode calme et peu eutrophisé et présenterait de faibles capacités de croissance (Bottalico, 1999 ; Giaccone, 1974).

-Cette algue est présente à Thau ou elle a été observée en 1979 (Verlaque, com pers). En mai 2004, elle était présente dans des herbiers le long du lido sableux au niveau du domaine du Listel (Observations personnelles) mais ne semble pas avoir un caractère envahissant dans la lagune de Thau.

Bien que fondamentalement benthique, elle possède la particularité de pouvoir retenir de l'oxygène dans sa structure lui donnant une capacité de flottabilité. Une fois en surface les courants dispersent les individus. La reproduction est principalement végétative lorsque les algues se fragmentent sous l'effet de contraintes mécaniques. Il est donc émis l'hypothèse que ces particularités (acquisition de flottabilité, fragilité et capacité à se fragmenter) sont des facteurs qui favorisent son expansion dans la lagune de Salses-Leucate. Ces processus sont difficiles à appréhender par une démarche strictement empirique ou expérimentale.

Les objectifs de cette thèse sont de proposer une approche couplant expérimentations, observations et modélisation pour étudier la dynamique spatio-temporelle de *V. aegagropila* et déterminer d'une part les facteurs principaux de contrôle de cette dynamique et d'autre part les risques d'expansion de cette espèce sur l'ensemble de la lagune. Ce travail conduira aussi à s'interroger sur la quantité du stock de l'algue et la faisabilité et la possibilité de ramassage de l'algue.

II. Etat des connaissances

Résumé

Les différentes caractéristiques de l'étang de Salses-Leucate (hydrologie, morphologie, chimie des eaux et des sédiments, écologie) sont présentées ainsi que les travaux antérieurs réalisés sur le domaine dans une première section. Une description détaillée de *V. aegagropila* est exposée dans la deuxième section avec en particulier une synthèse des travaux réalisés sur cette espèce ainsi que les observations acquises de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate. Enfin dans la dernière section les différents travaux de modélisation numérique réalisés sur la dynamique de population de macroalgues sont exposés et le choix méthodologique du modèle à appliquer à la dynamique de *V. aegagropila* est argumenté.

II.	ETAT DES CONNAISSANCES.....	13
II.1.	LES LAGUNES : GÉNÉRALITÉS.....	15
II.2.	LA LAGUNE DE SALSES-LEUCATE.....	18
II.2.1.	<i>Géomorphologie et bathymétrie</i>	18
II.2.2.	<i>Climatologie</i>	20
II.2.3.	<i>Apports d'eau et caractéristiques physico-chimiques des eaux</i>	21
II.2.4.	<i>Sédiments</i>	24
II.2.5.	<i>Hydrodynamisme</i>	27
II.2.6.	<i>Producteurs primaires</i>	28
II.3.	VALONIA AEGAGROPILA.....	31
II.3.1.	<i>Connaissances générales</i>	31
II.3.2.	<i>V. aegagropila à Leucate</i> :	39
II.4.	MODÈLE CONCEPTUEL DE LA DYNAMIQUE DE V. AEGAGROPILA.....	41

II.1. Les lagunes : généralités

► Formation

Les lagunes constituent un trait éphémère des côtes et leur évolution est rapide à l'échelle géologique. Les lagunes actuelles sont apparues il y a 5000 ou 6000 ans à la fin de la transgression postglaciaire. Même avec un niveau de la mer stable, le destin d'une lagune est de disparaître, à plus ou moins brève échéance, par colmatage. Si le niveau de la mer s'élève rapidement, la barrière peut être submergée et la lagune devenir une baie. S'il s'abaisse la lagune tend à s'assécher.

Les lagunes sont le siège d'une sédimentation active et continue. Ces sédiments peuvent être composés de limons et d'argiles apportés par les rivières auxquels s'ajoute une quantité importante de matière organique, et de sable et de vases apportés par la mer. Ces sédiments peuvent être stabilisés par la végétation.

► Morphologie

Les lagunes sont des plans d'eau, allongés parallèlement au littoral, peu profonds, isolés de la mer par un cordon meuble de sables et de galets. La communication avec la mer se fait par des ouvertures plus ou moins nombreuses dans le cordon. Cette ouverture sur la mer n'est pas indispensable car il existe des lagunes fermées de façon permanente ou temporaire. Les lagunes représentent environ 13% de la longueur des côtes du monde. On les trouve sous toutes les latitudes, aussi bien dans les régions polaires que dans les régions tropicales ou tempérées, que les marées soient fortes ou faibles, encore que les marnages moyens ou peu marqués soient favorables à leur existence.

Nichols et Allen ont proposé une classification des lagunes et quatre catégories ont été distinguées () :

- (a) **les lagunes estuariennes** dans lesquelles le courant fluvial et les courants de marée jouent un rôle prépondérant.
- (b) **les lagunes ouvertes** dans lesquelles la marée a un marnage suffisant pour que le flot et le jusant assurent un autodragage des passes qui échappent à l'obturation,
- (c) **Les lagunes semi fermées** témoignent d'un rapport de forces inverses ; les apports de la dérive littorale tendent à colmater les passes qui se maintiennent difficilement,
- (d) **Les lagunes fermées** caractérisées par l'absence de courants de marée, ce qui est l'indice d'un faible marnage, et par des effets de chasse d'origine fluviale.

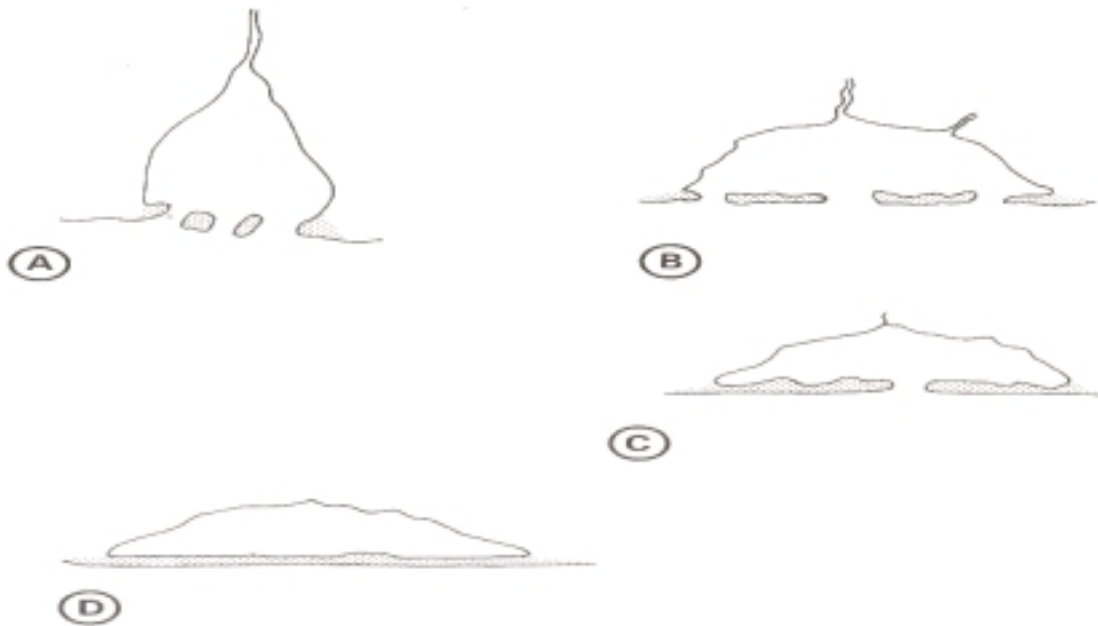


Figure II-1 : Différents types morphologiques de lagune

Plusieurs forçages agissent sur la morphologie des lagunes et des cordons littoraux.

Tout d'abord la houle joue un rôle fondamental dans la construction de cordons littoraux et leur maintien. Lorsque la houle arrive obliquement sur le trait de côte, cela provoque un transit sédimentaire de sable et de galet.

La marée ensuite intervient d'autant plus que le marnage est important et que les passes sont nombreuses et grandes. L'onde de marée est amortie et déphasée lorsqu'elle pénètre dans la lagune, cependant les courants dans les passes restent importants (plusieurs mètres seconde).

Les rivières contribuent à l'apport sédimentaire et au comblement des lagunes.

Enfin, le vent peut également être un élément d'apport et de transit de sable entre le cordon et la lagune par roulement et saltation des grains de sable.

► **Productivité du milieu**

Les rivières apportent aux lagunes des sédiments mais également de la matière organique d'origine terrestre et des éléments nutritifs (Azote, Phosphore, Silicates). Ces milieux peuvent être ainsi extrêmement productifs (quantitativement et qualitativement) en terme biologique. On y retrouve une production primaire qui assure le développement de tout un réseau trophique dense. Il n'est pas rare d'observer des quantités importantes de poissons ou de mollusques qui migrent de façon saisonnière de la mer vers les lagunes utilisées comme nurseries dans ce cas. La biodiversité des lagunes est grande mais tout aussi fragile.

Avec ses propriétés de productions biologiques fortes et variées, des conditions hydrodynamiques plus réduites qu'en mer, les lagunes sont des écosystèmes prisés d'activités humaines diverses mais également

extrêmement sensibles aux perturbations d'origine anthropiques. Les activités de pêche, d'élevage de coquillage ou de plaisance y sont donc fortement développées.

II.2. La lagune de Salses-Leucate

II.2.1. *Géomorphologie et bathymétrie*

La lagune de Salses-Leucate est située à l'interface entre le département de l'Aude et des Pyrénées Orientales (42°52'27 N, 3°00'94 E). Son volume est d'environ 90 millions de m³ pour une surface de 5400 hectares. Elle est constituée de deux bassins séparés par des hauts fonds sur la partie centrale de la lagune. Au nord, le bassin de Leucate a une profondeur moyenne de 2,1 mètres, et au sud le bassin de Salses a une profondeur moyenne de 3,7 mètres. L'étang est relié à la mer par trois graus : au Nord le grau de Leucate, au centre celui de Port Leucate et au sud celui de port Barcarès (Figure II-3).

Au niveau géologique, quatre entités géologiques distinctes encadrent l'étang (Figure II-2) :

- Au nord, le plateau pliocène de Leucate formé de marnes et de calcaires lacustres
- A l'est, le lido sableux quaternaire séparant la mer de l'étang
- Au sud, la plaine plio-quaternaire de la Salanque composée d'argile et de molasse
- Enfin à l'ouest, les Corbières formées de calcaires secondaires

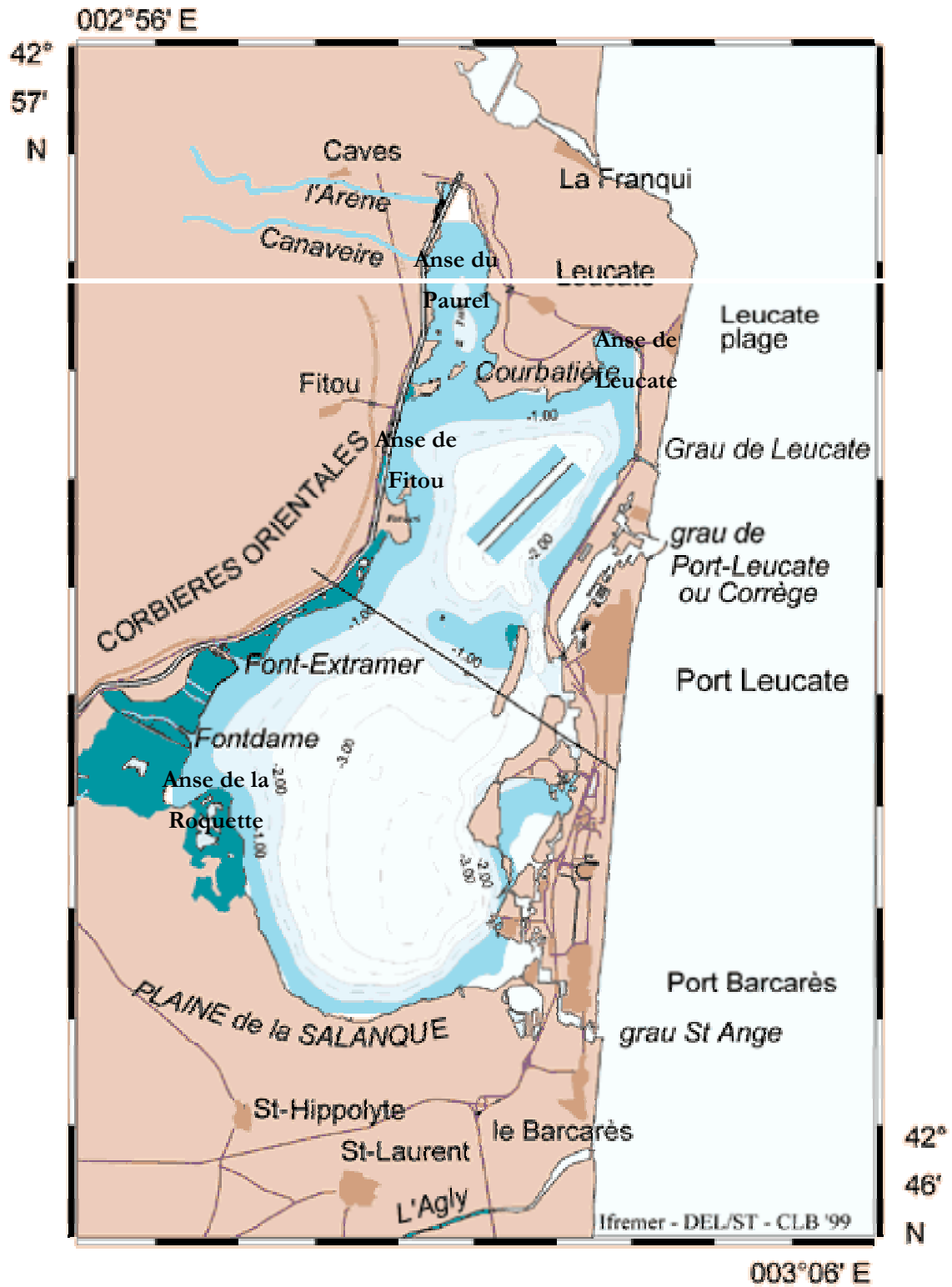


Figure II-2 : La lagune de Salses-Leucate, morphologie et bathymétrie



Figure II-3 : L'étang de Salses-Leucate et son bassin versant

II.2.2. Climatologie

Le climat est méditerranéen avec des hivers assez froids et des étés chauds et secs. La pluviométrie annuelle est faible (600mm/an, octobre est le mois le plus humide et juillet le plus sec), et de grandes irrégularités des conditions climatiques sont souvent observées. Plus de 50 jours par an, les températures de l'air sont supérieures à 30°C et 5 jours en dessous de 0°C. La moyenne de température sur dix ans est de 15°C avec des valeurs minimales de -4,5°C. De brusques variations de température peuvent être observées au sein d'une journée (Hervé, 1978).

Les vents dominant sont de secteur nord-ouest (Figure II-4), et les régimes marins sont également assez fréquents. Les vents dépassent 50 km/h durant plus de 232 jours par an en moyenne, et 43 jours avec des vents de plus de 150 km/h (Ascencio, 1984).

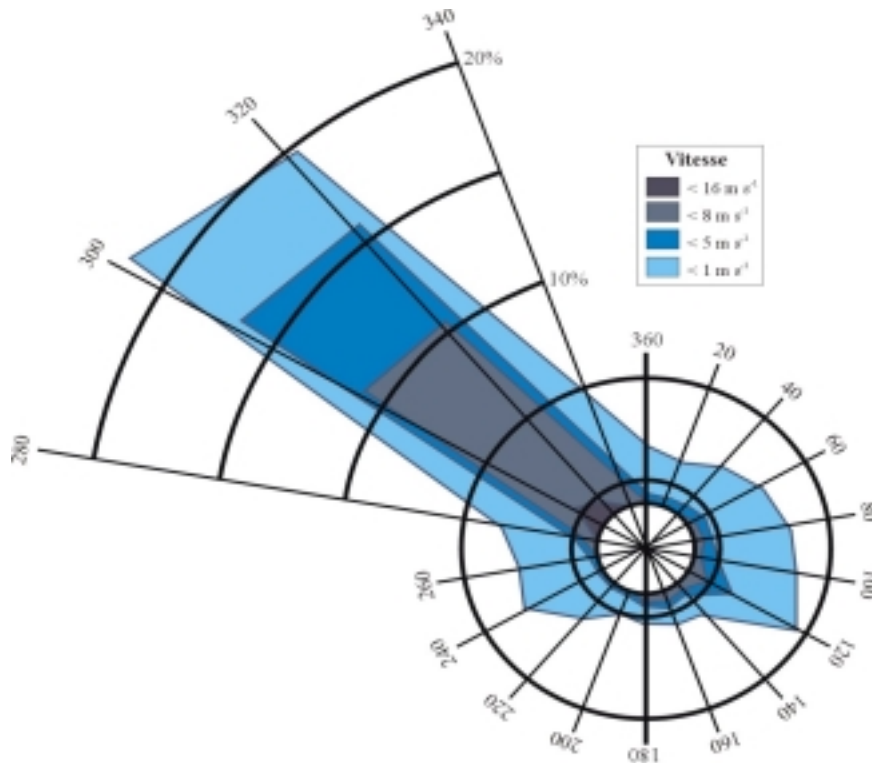
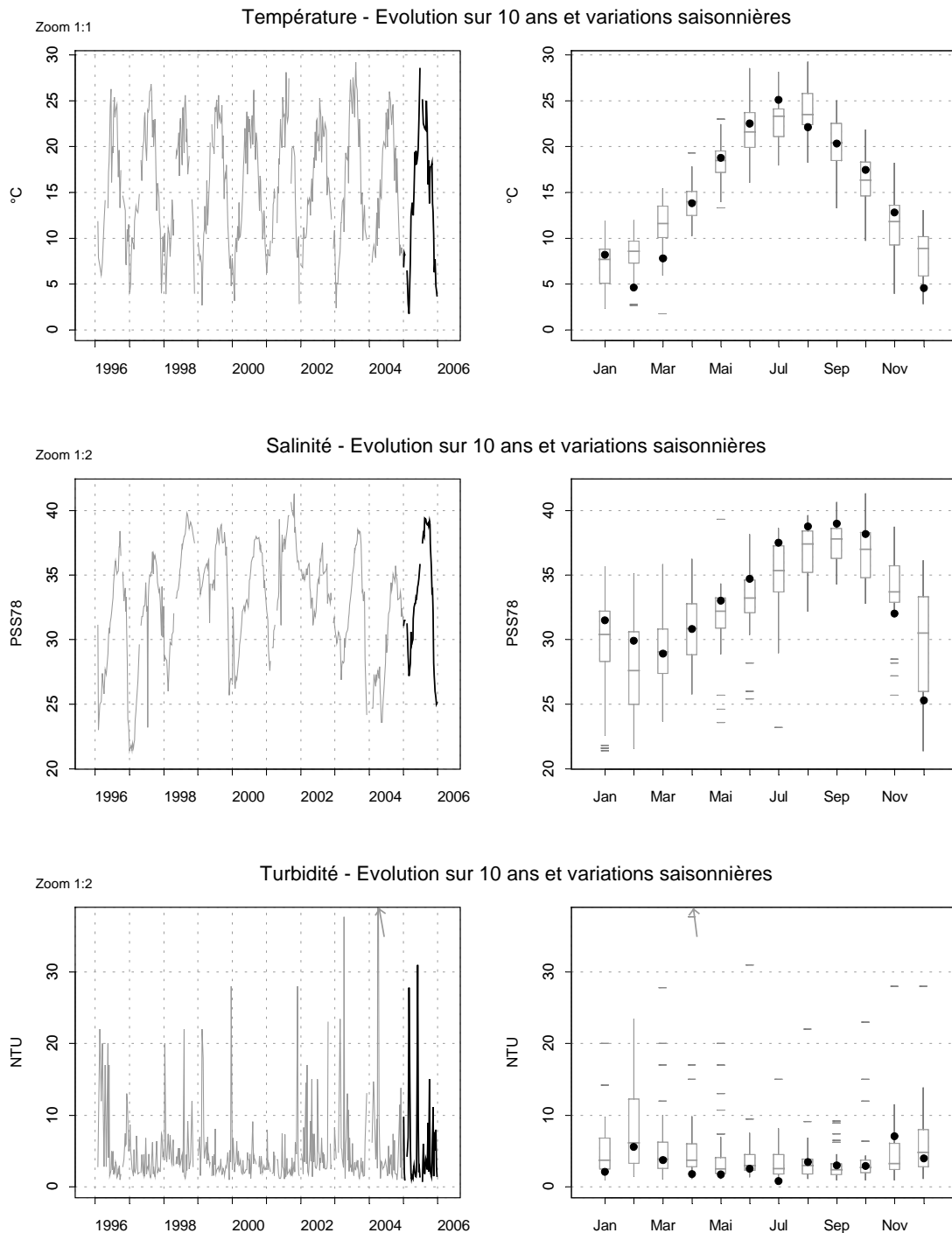


Figure II-4 : Rose des vents sur la région de l'étang de Salses-Leucate

II.2.3. *Apports d'eau et caractéristiques physico-chimiques des eaux*

Depuis les aménagements touristiques des années 60, trois graus relie la mer et l'étang de Salses-Leucate (Figure II-3). Depuis cette époque, les échanges d'eau et d'organismes sont devenus permanents avec le milieu marin et certaines caractéristiques de l'étang ont changé. Par exemple, les gammes de variation de salinité sont passées de 12-30 à 27-41 (Figure II-5). La lagune a donc été marinisée mais il existe des apports d'eau douce de surface (après des pluies) dans le bassin nord, et karstique (de façon permanente) dans le bassin sud. Ainsi, le bassin de Salses est continuellement légèrement dessalé par rapport au bassin de Leucate (Lagdanous, 1993).

Résultats REPHY (hydrologie) 36083002 Roussillon / Parc Leucate 2



Source/Copyright REPHY-Ifremer, banque Quadrige

Figure II-5 : Variations saisonnières et pluriannuelles de la température de l'eau, de la salinité et de la turbidité à la station REPHY Parc Leucate dans la lagune de Sables-Leucate. L'année 2005 est représentée en noir. Les graphes de droite (boîte à moustaches) présentent la distribution statistique de la température de l'eau, de la salinité et de la turbidité sur les dix dernières années (IFREMER, 2005)

Les données existantes sur les sels nutritifs dans la lagune sont principalement issues de trois séries temporelles : 1975 (Jacques *et al.*, 1975), 1978-79 (Anonyme, 1980) et 1998-99 (Cépralmar, 2000 ; Souchu, com. pers). Les teneurs en azote inorganique dissous (ammonium, nitrate, nitrite) sont comparables depuis 1978 et sont similaires à celles rencontrées dans un étang non eutrophisé (Cépralmar, 2000). Par contre, avant 1978, le rapport N/P était faible (6,3 dans le bassin nord et 3,2 dans le bassin sud) : l'azote devait limiter la production primaire. Après 1978, la présence permanente d'ammonium suggère une consommation limitée d'azote et donc de faibles productions primaires. C'est entre février et avril que les teneurs en azote sont les plus importantes (Figure II-6). Au niveau du phosphore, les concentrations sont faibles et souvent inférieures à 0,1 $\mu\text{mol/l}$. Il est vraisemblable que le phosphore limite la production primaire.

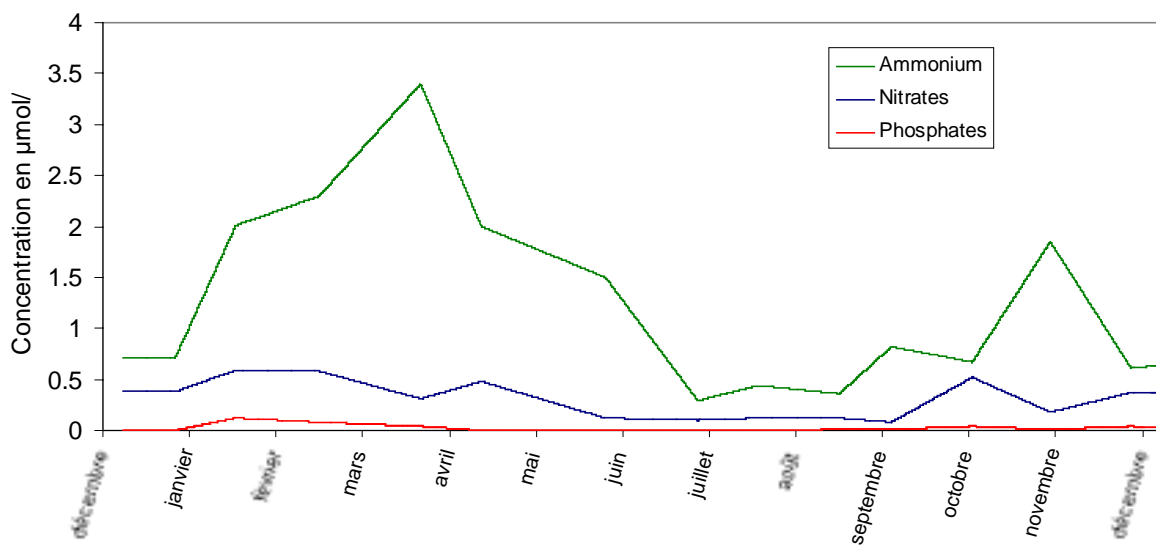


Figure II-6 : Cycle annuel dans le bassin de Leucate pour l'ammonium, les nitrates et les phosphates, observé en 1998-99 (Cépralmar, 2000)

Enfin, la turbidité de l'étang de Salses-Leucate est 3 fois plus importante en moyenne que la turbidité en mer (Wilke, 1998). Les valeurs moyennes oscillent entre 5 et 7 NTU contre seulement 2 en mer.

Les nutriments dans la lagune sont issus de plusieurs sources d'apports : les sources karstiques régulières, les apports par les steppes et ceux par les stations d'épuration. Dupré dans son travail (2002 et 2003) a estimé les quantités annuelles d'apports en azote et en phosphore (Dupré, 2002 et 2003). Les quantités annuelles de nutriments apportées à la lagune sont d'environ 16 tonnes de phosphore (P) et de 130 tonnes d'azote (N). Ces apports ont un rapport atomique N/P proche de 18,5. La lagune de Salses-Leucate et celle de La Palme sont les deux lagunes ayant des apports de nutriments limités par rapport à leur volume (Dupré, 2002 et 2003).

II.2.4. Sédiments

Les données les plus récentes traitant des sédiments dans la lagune de Salses-Leucate, sont celles recueillies dans le cadre du chantier « Lagunes méditerranéennes » du Programme National d'Environnement Côtier et du Réseau de Suivi Lagunaire en 1999 et en 2004 (www.rsl.cepralmar.com). Des travaux plus anciens peuvent également apporter des informations sur la sédimentation dans l'étang (Gadel *et al.*, 1984 ; Martin, 1978).

Les sédiments de surface rencontrés dans l'étang sont de type sablo-vaseux à vaso-sableux (Figure II-7). La répartition des teneurs en vase s'organise selon un gradient Est-Ouest qui peut s'expliquer par les vents dominants (Figure II-4) sur le domaine. Les sables sont plus abondants le long du cordon littoral et dans le bassin de Salses aux abords de Barcarès. Le taux de sédimentation a été estimé de 0,3 mm/an au centre des bassins, jusqu'à 1 mm/an sur les bordures de l'étang (Martin, 1978).

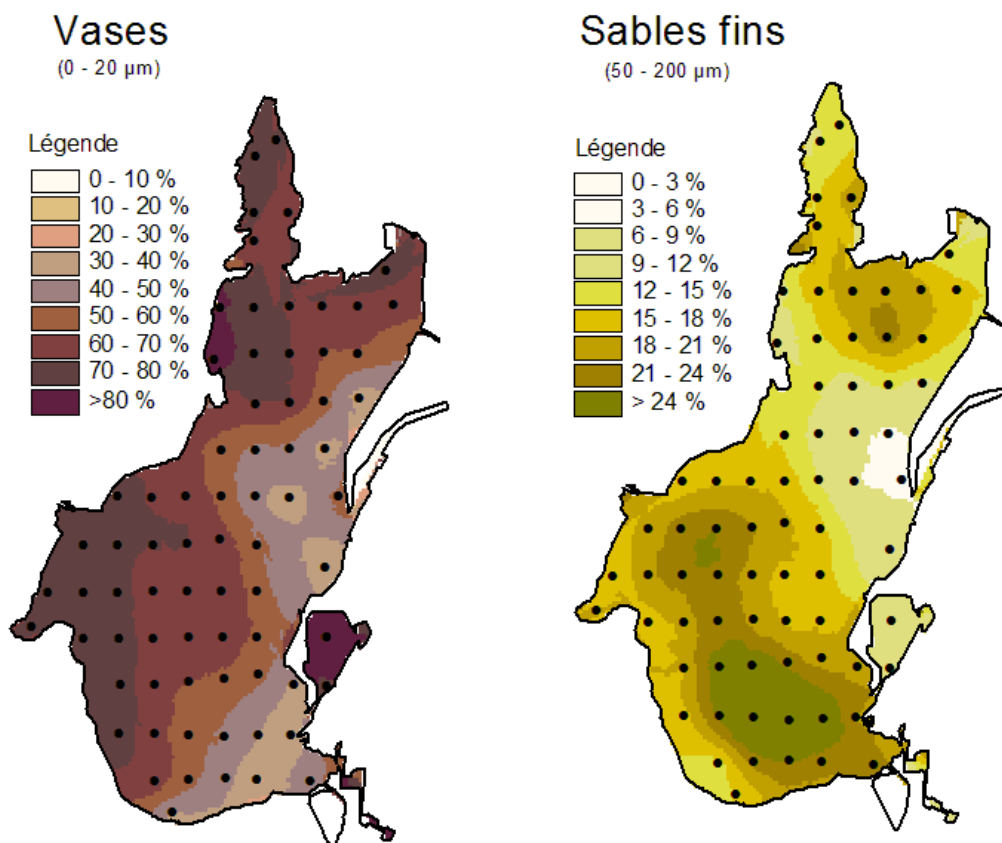


Figure II-7 : Lagune de Salses-Leucate, pourcentage de 2 types de sédiment de surface en 2004 (Ifremer, 2005).

Au niveau de la composition chimique des sédiments superficiels, le diagnostic complet de l'étang de Salses-Leucate a permis d'établir les teneurs en azote, en phosphore et en matière organique en 2004 sur près de 70 points de l'étang (Figure II-8). Les teneurs en azote dans le sédiment suivent un gradient d'Est en Ouest, avec des valeurs maximales dans la partie ouest de 4-5 g/kg PS. Cet azote est principalement d'origine terrigène. Au niveau du phosphore, les teneurs sont très faibles sur l'ensemble de la lagune avec

une valeur maximale proche de la station d'épuration de Barcarès. Le phosphore est un élément conservatif dans les sédiments où il est stocké. Ces faibles valeurs témoignent donc du bon état de l'étang vis à vis de l'eutrophisation. Pour la matière organique, la distribution est similaire à celle des vases ou bien de l'azote, à savoir un gradient est-ouest avec des valeurs proches de 8% sur les bordures ouest. L'activité conchylicole (bassin de Leucate, Figure II-3) a un effet limité sur la présence de matière organique. Le bassin des Dindilles présente par contre des valeurs très élevées proche de 14% de matière organique du fait du confinement de la zone et la présence de la station balnéaire de Port Leucate.

En prenant les 10 premiers centimètres du sédiment, une valeur moyenne de phosphore de 200 mg/kg et en azote de 2 g/kg et une superficie de 5400 hectares, on peut estimer approximativement un stock dans le sédiment de phosphore de 270 tonnes et de 2700 tonnes pour l'azote. Le rapport atomique N/P dans le sédiment est alors approximativement 22,8.

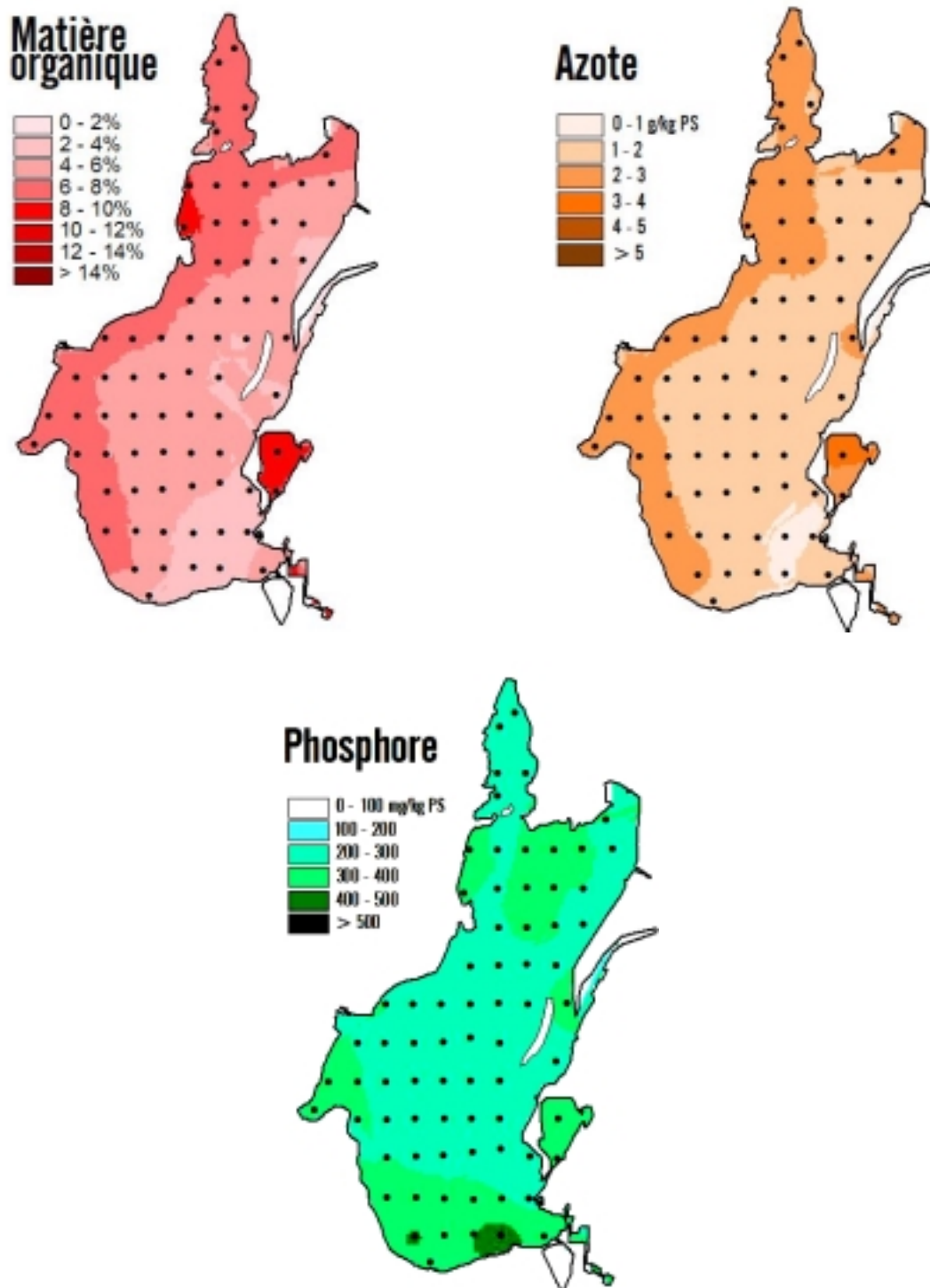


Figure II-8 : Lagune de Salses-Leucate, distribution spatiale de la matière organique, de l'azote et du phosphore total dans les sédiments superficiels en 2004 (Ifremer, 2005).

II.2.5. *Hydrodynamisme*

La circulation des masses d'eau dans l'étang de Salses-Leucate a fait l'objet d'études (Anonyme, 1984(b); Loubersac, 1974). Les travaux du BCEOM ont utilisé des limnigraphes et des colorants pour suivre les panaches des écoulements tandis que Loubersac en 1974 a observé le fonctionnement hydraulique de l'étang (fronts, circulation, masse d'eau) à l'aide de la photographie aérienne. Même si ces travaux ont mis en évidence certaines structures et modes de fonctionnement du système, les approches utilisées ne permettaient qu'une description ponctuelle du système, limitée à quelques cas réels. Les approches contemporaines par modélisation numérique (résolution des équations de la mécanique des fluides) permettent d'approfondir les connaissances du fonctionnement d'un système (Salomon *et al.*, 1989), d'étudier de plus larges gammes de conditions météorologiques, et de développer des aspects prédictifs. La dynamique des masses d'eau dans les lagunes possède une faible inertie et perd rapidement la signature d'évènements. Les structures des courants sont remodelées rapidement par des forçages variables et non stationnaires sur le domaine tel que le vent (direction, intensité). La mise en place d'un modèle hydrodynamique permet donc d'intégrer ces processus afin de représenter l'état du système tout au long des simulations. Les circulations stationnaires seront exposées (le système s'équilibre dans un état sous l'effet d'un forçage constant). L'état d'équilibre est atteint au bout de quelques heures (Lazure, 1992 ; Millet, 1989).

Les échanges avec la mer sont contrôlés essentiellement par la marée astronomique et les variations de pressions atmosphériques. La présence de trois graus dans la lagune assure un bon renouvellement des eaux surtout pour le bassin sud (Anonyme, 1984 b). La position de ces graus provoque un fonctionnement particulier d'échanges d'eau entre la mer et la lagune. De manière théorique, la forme et la grandeur d'un grau ainsi que le volume de la lagune jouent un rôle d'amortisseur de l'onde de marée (Di Lorenzo, 1988). Di Lorenzon (1988) montre que la morphologie du grau et du bassin ont une action d'autant plus importante sur les composantes hautes fréquences de la marée (semi-diurne). Il définit même une formule pouvant estimer le déphasage de l'onde selon le volume de l'étang et la grandeur du grau. Les variations de hauteur d'eau plus basse fréquence (variations barométriques) sont quant à elles peut amorties et filtrées par le grau. A Salses-Leucate il existe en effet un amortissement et un déphasage entre les hauteurs d'eau en mer et dans l'étang, mais aussi un déphasage dans les signaux de courants du grau de Port Leucate et de celui de Barcarès (Anonyme, 1984 b). De plus, lorsque ces signaux de courants et de débits sont intégrés dans le temps, le grau de Port Leucate s'avère plutôt permettre de vidanger l'étang tandis que celui de Barcarès aiderait à le remplir. Dans le couplage du modèle MARS 3D, avec la partie biologique, les échanges avec la mer ne seront pas pris en compte bien qu'il soit possible de de le faire (Cesmat, 2002).

II.2.6. Producteurs primaires

► Phytoplancton

La marinisation de l'étang a homogénéisé les distributions spatiales de phytoplancton et accentué le caractère marin de la flore (Heinrich, 1988).

Par le passé (en 1974, ainsi qu'en 1979-80), un phénomène d'eaux brunes a perturbé l'équilibre écologique de l'étang. A partir du bassin des Dindilles suite à des rejets d'eaux usées non traités et de forts apports nutritifs dues aux inondations antérieures, une algue brune unicellulaire *Nanochloris*, a proliféré dans l'étang à des abondances de milliards de cellules par litre (30 mg/m³ en chl a). Ces concentrations extrêmes ont entraîné de fortes mortalités des coquillages et une diminution de la lumière affectant la flore benthique et en particulier les herbiers à zostère qui ont été fortement touchés.

Cependant la lagune de Salses-Leucate est considérée globalement comme pauvre en phytoplancton (Anonyme, 1984 a) avec une biomasse chlorophyllienne comprise entre 0,3 et 2,6 mg/m³ soit 5 fois moins que dans l'étang de Bages-Sigean. Les données du Réseaux de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines (REPHY, www.envlit.fr) recueillies entre 1995 et 2003 montrent que les teneurs en chlorophylle a sont les plus élevées en été (jusqu'à 9 mg/m³) et minimales en hiver (Figure II-9). Les cinq classes principales jouant un rôle important dans la production primaire sont : les Chlorophycées, les diatomées, les Cryptophycées, les Dinoflogellés et les Coccolithophoridés (Heinrich, 1988).

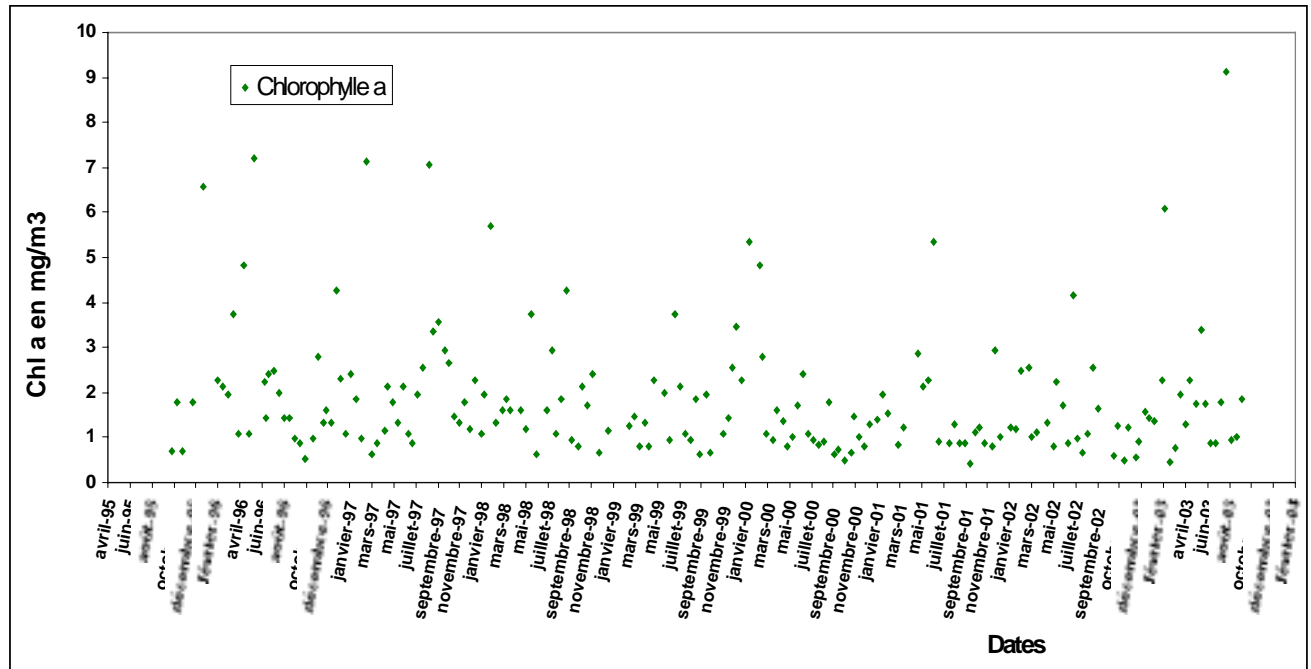


Figure II-9 : Concentration en chlorophylle (a) dans le bassin de Leucate entre 1995 et 2003 (Données REPHY, Ifremer)

► Macroflore

Dans le passé, trois principaux évènements influents sur la macroflore benthique sont à signaler :

- l'ouverture des graus dans les années 60 et la marinisation de l'étang,
- l'introduction et le transfert d'huître entraînant l'introduction d'espèces d'algues, (*Sargassum muticum*, *Colpomenia peregrina*, *Lomentaria badkottadentis*, *Codium fragile*,)
- la crise dystrophique entre 1979 et 1980. (prolifération de la microalgue brune *Nanochloris*)

Avant l'ouverture des graus, seul Feldmann (1953) a inventorié les algues et les phanérogames dans une partie du bassin sud. Ensuite, dans les années 80 plusieurs travaux ont permis de répertorier les espèces présentes (Clanzig, 1987 ; Anonyme, 1982) et de cartographier les phanérogames (Boutière *et al.*, 1982 ; Anonyme, 1980 ; Hervé, 1978). Plus récemment, les campagnes du PNEC (Programme National d'Environnement Côtier) ainsi que le diagnostic complet du Réseau de Suivi Lagunaire ont établi en 1999 et 2004 un inventaire spécifique et quantitatif des macrophytes de l'étang.

L'ouverture des graus et la marinisation de l'étang ont permis à des espèces marines de s'installer (*Laurencia caespitosa*) par contre d'autres ont disparu (*Lampe rothamniium papulosum*, *Chara aspersa*). Les phanérogames ont toujours recouvert une importante partie de l'étang mais en 1979-80 durant la crise dystrophique ils ont disparu des parties profondes du centre des bassins (Cépralmar, 2000 ; Boutière *et al.*, 1982).

Actuellement ce sont plus de 77 espèces qui ont été répertoriées (38 algues rouges, 11 brunes, 14 vertes, 3 phanérogames) dont près de 15% ont été introduites (Verlaque, 2000 b).

Les herbiers composent la majorité de la biomasse des macrophytes rencontrés dans l'étang et sont présents sur toute la partie ouest de l'étang à des profondeurs inférieures à 1,5m (Figure II-10). Les algues rouges se situent principalement dans le bassin sud avec des biomasses importantes (jusqu'à 300 g PS/m²)(Figure II-10). Les algues vertes opportunistes sont présentes près des stations d'épurations (Figure II-3). Enfin, dans la partie nord de l'étang (bassin de Leucate), *V. aegagropila* est l'espèce la plus abondamment observée.

Finalement, en 2004, la biomasse totale des macrophytes est la plus importante dans l'anse du Paurel (*Zostères+Valonia*), au sud-ouest de la lagune (zostères+algues rouges) et dans le bassin des Dindilles entre Port-Leucate et Barcarès (algues vertes opportunistes) (Figure II-10).

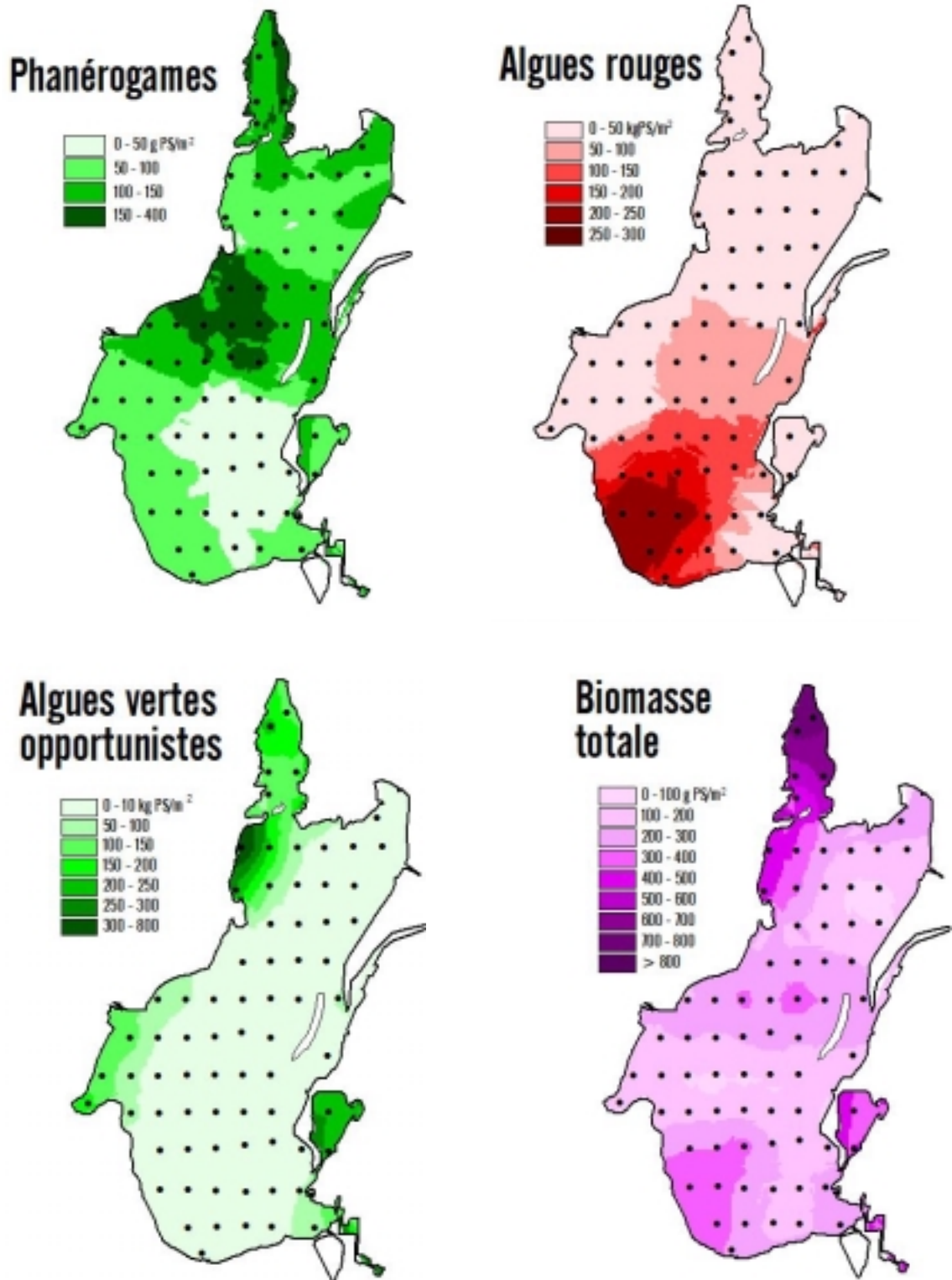


Figure II-10 :Répartition des macrophytes dans l'étang de Salses-Leucate en 2004

II.3. *Valonia aegagropila*

II.3.1. *Connaissances générales*

Classification : *Eukaryota, Chlorophyta, Chlorophyceae, Syphonocladales, Valionaceae, Valonia*

V. aegagropila est une espèce citée dans de nombreuses publications de recensements d'espèces, en Méditerranée (Hader *et al.*, 2000 ; Verlaque, 2000 a ; Ribera *et al.*, 1997 ; Gallardo *et al.*, 1993 ; Boudouresque, 1984). Cependant, l'espèce a rarement été étudiée sur le plan écologique ou physiologique. Il existe cependant quelques études sur son activité métabolique, sa biologie générale et sa niche écologique (Marzano *et al.*, 2003 ; Bottalico, 1999 ; Longo *et al.*, 1982 ; Giaccone, 1974). Des espèces voisines *Valonia utricularis*, *Valonia macrophysa* et *Valonia ventricosa* ont été plus étudiées sur le plan biochimique et électrophysiologique. Les recherches ont portées sur les capacités électriques des membranes, sur les transports d'ions chlorure et sodium au travers des membranes de l'algue ainsi que sur l'osmorégulation des macro-cellules et du thalle de l'algue (Heidecker *et al.*, 1999 ; Wang *et al.*, 1995 ; Kessler, 1980 ; Kirst, 1980 ; Thaurog, 1971 ; Villegas, 1967).

Valonia aegagropila est présente aux latitudes tropicales à sub-tropicales (Littler et Littler, 2000 ; Linda et Lee, 1996) (Figure II-11). On la trouve dans l'océan Indien (Eggert *et al.*, 2003 (b); Mtolera et Semesi, 1996), dans l'océan Atlantique (Golfe du Mexique, Brésil) (Littler et Littler, 2000) ainsi que dans l'océan Pacifique (Eggert *et al.*, 2003 a ; Olsen-Stojkovic, 1986). Cette algue est présente sur le pourtour méditerranéen où elle a été notamment localisée en Espagne, en Tunisie (Gallardo *et al.*, 1993), en Corse (Eggert *et al.*, 2003 (b)), en Sicile, au sud de l'Italie (Furnari *et al.*, 2003 ; Furnari *et al.*, 1999 ; Giaccone *et al.*, 1974), en mer Adriatique, dans la lagune de Lésine (Marzano *et al.*, 2003) et sur les côtes françaises des Pyrénées-Orientales (Boudouresque *et al.*, 1984). Dans les étangs du Languedoc-Roussillon, elle a été observée à ce jour dans la lagune de Salses-Leucate, ainsi que dans l'étang de l'Ayrolle (Ifremer, 2002). Elle a été signalée dans l'étang de Thau en 1979 (Verlaque com. Pers.) le long du lido. En mai 2004, quelques individus ont été trouvés sur le lido à Thau, sans pouvoir distinguer sur des critères morphologiques s'il s'agissait de *V. aegagropila* ou de *V. utricularis*.

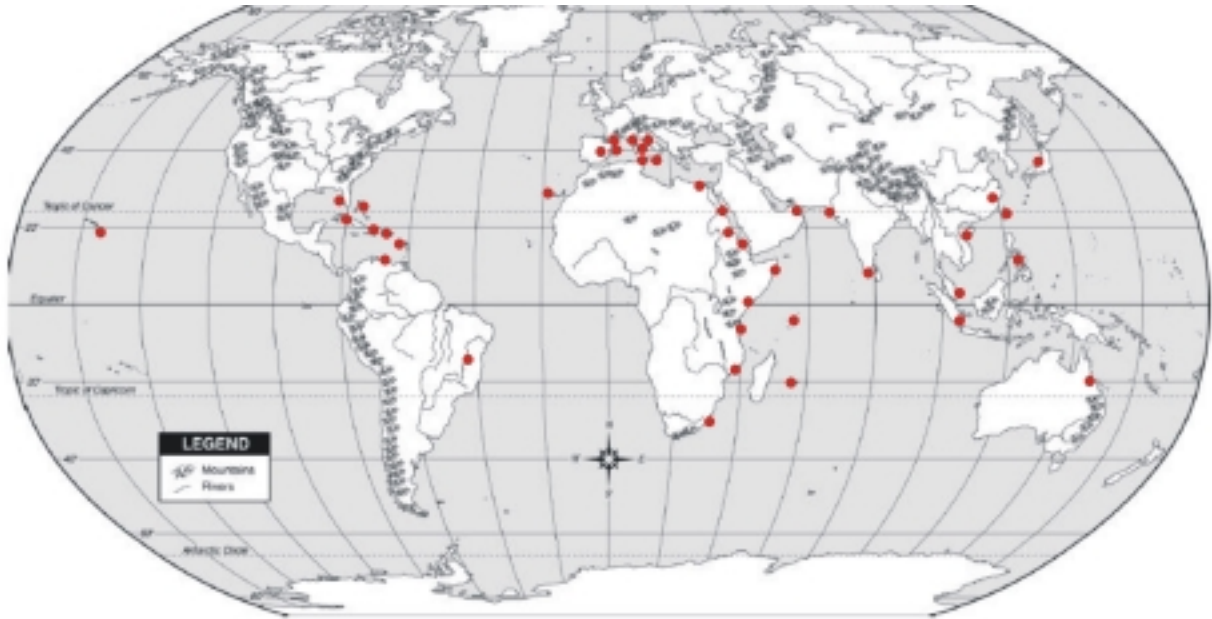


Figure II-11 : Biogéographie mondiale de *Valonia aegagropila* d'après les références reportées ci-dessous :

Europe: Iles Canaries (Gil-Rodríguez et Afonso-Carrillo, 1980). Iles Canaries (John *et al.*, 2004). Iles Canaries (Haroun *et al.*, 2002).

Amérique du Sud: Brésil (Taylor, 1960). Brésil (Taylor, 1930).

Bassin des Caraïbes: Caraïbes (Littler et Littler, 2000). Floride (Taylor, 1960). Belize (Taylor, 1960). Antilles (Taylor, 1960). Antilles (Taylor, 1969). Ile Virgin (Taylor, 1960). Puerto Rico (Taylor, 1960). Hispaniola (Taylor, 1960). Jamaïque (Taylor, 1960). Cuba (Taylor, 1960). Iles Caicos (Taylor, 1960). Bahamas (Taylor, 1960). Venezuela (Ganesan, 1990).

Méditerranée: Espagne (Gallardo *et al.*, 1993; Soto et Conde 1989 ; Gallardo *et al.*, 1985), Iles Baléares (Gallardo *et al.*, 1993). France (Mediterranean) (Verlaque, 2000(a)). Sardaigne (Gallardo *et al.*, 1993). Italie (Gallardo *et al.*, 1993). Italie (Rindi *et al.*, 2002). Sicile (Gallardo *et al.*, 1993). Adriatique Italie (Furnari *et al.*, 1999). Adriatique (Giaccone, 1978). Adriatique (Gallardo *et al.*, 1993). Egypte (Mediterranean) (Aleem, 1993). Tunisie (Ben Maiz *et al.*, 1987). Tunisie (Gallardo *et al.*, 1993).

Mer Rouge: Ethiopie (Papenfuss, 1968). Soudan (Papenfuss, 1968). Egypte (Red Sea) (Papenfuss, 1968).

Afrique de l'Est et Océan Indien: Indonésie: (Silva *et al.*, 1996). Indie (Silva *et al.*, 1996). Archipel Chagos (Silva *et al.*, 1996). Maldives ((Silva *et al.*, 1996)). Iles Laccadive (Silva *et al.*, 1996). Pakistan (Silva *et al.*, 1996). Oman (Silva *et al.*, 1996). Somalie (Silva *et al.*, 1996). (Silva *et al.*, 1996). Tanzanie (Silva *et al.*, 1996). Mozambique (Silva *et al.*, 1996). Afrique du Sud (Silva *et al.*, 1996). Seychelles (Silva *et al.*, 1996). Mauritius (Børgesen, 1940). Mauritius (Silva *et al.*, 1996). Réunion (Silva *et al.*, 1996). Iles Rodriguez (Silva *et al.*, 1996). Indie (Sahoo *et al.*, 2001), Philippines (Silva *et al.*, 1987).

Asie de l'Est: Japon (Yoshida *et al.*, 1990). Japon (Yoshida, 1998). Chine (Tseng, 1984). Taiwan (Huang, 2000).

Asie du Sud-Est: Vietnam (Pham-Hoàng, 1969). Malaisie (Silva *et al.*, 1996). Indonésie (Verheij et Prud'homme van Reine, 1993). Philippines (Silva *et al.*, 1996).

Pacifique: Iles Hawaïennes (Magruder et Hunt, 1979). Iles Hawaïennes (Abbott et Huisman, 2004). Fiji (N'Yeurt *et al.*, 1996). Fiji (South et Skelton, 2003). Polynésie française (Payri *et al.* 2000). Fiji (Littler et Litter, 2003). Samoa (Skelton *et al.*, 2004). Iles Solomon (Womersley et Bailey, 1970).

Australie et Nouvelle-Zélande: Queensland (Phillips, 1997). Queensland (Phillips, 2002).

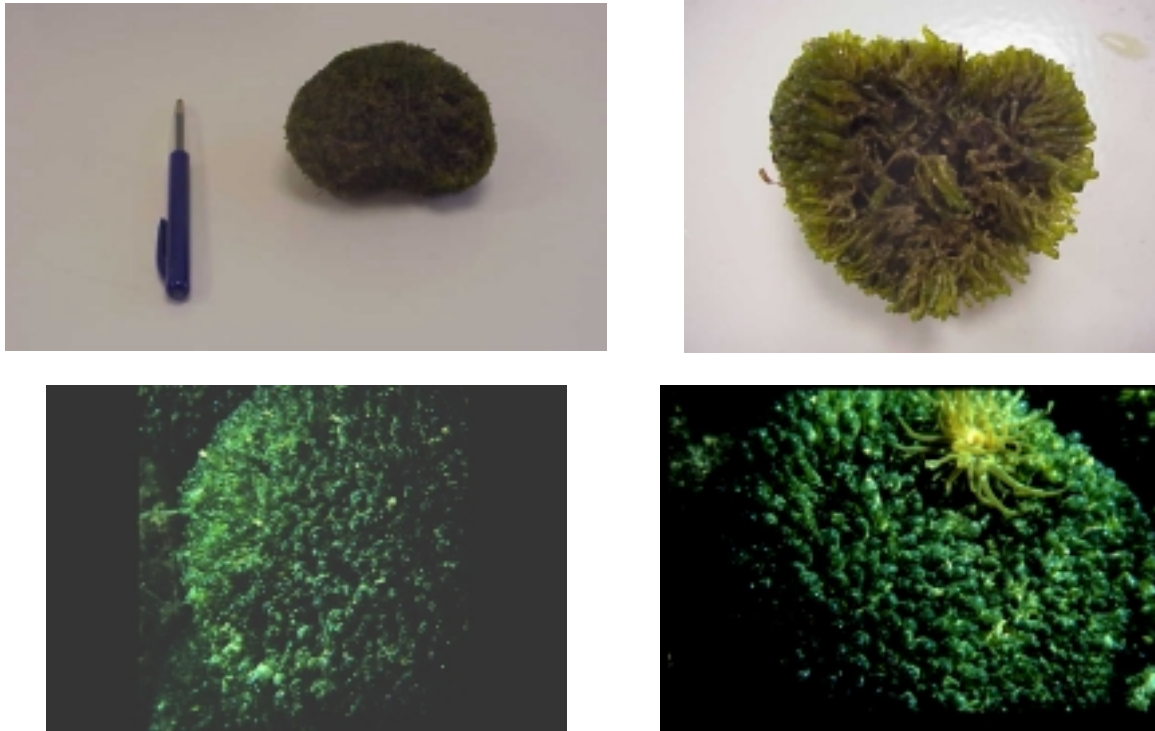


Photo II-1 : Individus de *Valonia aegagropila*

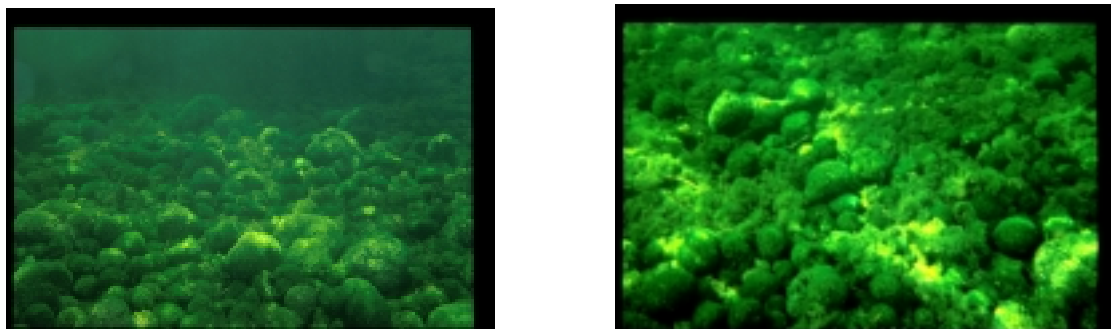


Photo II-2 : Colonies de *V. aegagropila* tapissant le fond (Photos J. Oheix, juin 2004)

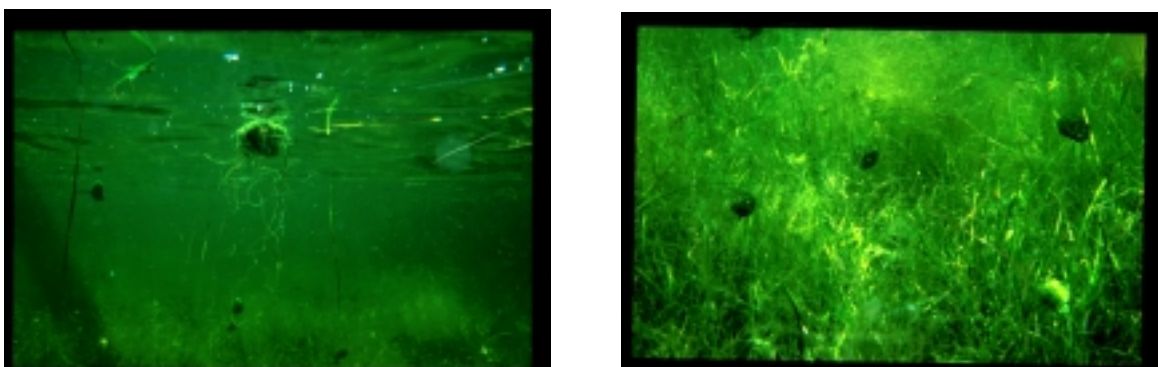


Photo II-3 : Individus de *V. aegagropila* ayant acquis une flottabilité positive se trouvant en surface ou bloqué dans les herbiers à zostère (Photos J. Oheix, juin 2004)

Cette algue se présente comme une sphère d'un diamètre de 2 à 8 cm (Photo II-1). Le thalle est composé de nombreuses vésicules sub-clavées longues de 4 à 6 cm et de 1 à 5 mm de diamètre. C'est une forme libre s'organisant en colonies compactes tapissant le fond (Photo II-2).

V. aegagropila se trouve généralement dans des zones oligotrophes (Giaccone, 1974), entre 1 et 7 mètres de profondeur (Littler et Littler, 2000), sous de faibles régimes hydrodynamiques. Les milieux lagunaires et les baies marines sont particulièrement accueillants pour leur mode de vie et leur expansion (Bottalico, 1999). Son taux de croissance observé lui permet de doubler de poids en deux mois en conditions favorables (Bottalico, 1999). Bottalico a également montré que *V. aegagropila* supporte mal les faibles salinités (au-dessous de 20), et que les fortes salinités affectent peu son développement. Sa morphologie (rapport surface-volume faible) et son mode de multiplication végétatif impliquent une stratégie d'évolution lente et pérenne, de type K selon la classification de Littler et Littler (1979).

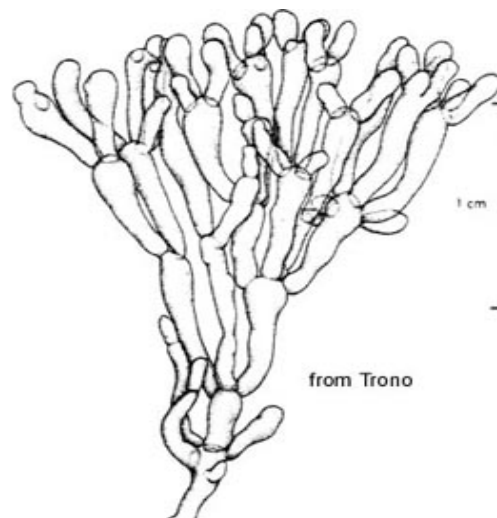


Figure II-12 : Schéma de la structure des vésicules de l'algue, mode de croissance.

Au niveau taxonomique, l'espèce la plus proche de *V. aegagropila* est *V. utricularis* qui vit fixée dans des zones moins abritées et plus profondes (Leliaert *et al.*, 2003 ; Bakker *et al.*, 1994 ; Olsen et West, 1988 ; Olsen *et al.*, 1986). Leur nombre de chromosomes est différent ($2n=32$ pour *V. utricularis*, $2n=36$ pour *V. aegagropila*) (Singh *et al.*, 1981). Peu d'études ayant été réalisées sur *V. aegagropila*, les analogies possibles avec sa congénère *V. utricularis* nous ont intéressé. Des études réalisées sur cette dernière (Eggert *et al.*, 2003 ; Hader *et al.*, 2000, Pakker et Breeman, 1996) montrent que *V. utricularis*, espèce tropicale, est capable de survivre à de basses températures assez prolongées (2°C pendant deux à trois semaines. Cela pourrait être également le cas pour *V. aegagropila* (observations personnelles) qui doit subir des températures basses dans l'étang de Leucate durant l'hiver (quelques semaines en dessous de 7°C). Eggert a également montré que les températures optimales de croissance sont de 25°C pour des individus de la population méditerranéenne et de 30°C pour des individus d'une population de l'océan Indien. Ces températures optimales signent le caractère tropical de cette espèce.

Outre les capacités physiologiques adaptées aux conditions lagunaires, une propriété intéressante de *V. aegagropila* est de retenir entre ses vésicules des bulles d'oxygène issues de la photosynthèse et ainsi acquérir une flottabilité positive et être transportée par les courants de surface (Photo II-3). Par contre l'agitation de l'eau (turbulence, vague) entraîne la perte de ces bulles et donc de la flottabilité. Cette capacité de mouvement vertical est sans doute une propriété intéressante et un avantage pour la colonisation du milieu ou bien l'accès à la ressource.

Une autre particularité de l'algue *V. aegagropila* est la forte capacité antimicrobienne de ses tissus (Mtolera et Semesi, 1996). L'activité antibactérienne de six extraits de tissus d'algue dont *V. aegagropila* et *V. utricularis* a été comparée à celle de la pénicilline (2,5 µg/puit). Les extraits de *V. aegagropila* ont le plus fort pouvoir antibactérien et sont plus efficaces que la pénicilline. Cette capacité antibactérienne n'a pas pu être mise en évidence avec les individus de Salses-Leucate avec une expérimentation réalisée au cours de l'année 2005 (voir annexes X.2, p 224).

Dans la famille des Valoniacées, la taille importante des cellules, (les plus grandes cellules végétales connues (Abbeyes *et al.*, 1978)) ont permis d'étudier les propriétés bio-électriques des membranes, la perméabilité du protoplasme et enfin les capacités de transport actif ou passif des ions. Ainsi, chez *Valonia macrophysa* et *Valonia ventricosa* les travaux de Torhaug (1971) ont montré que le potentiel des membranes était fortement dépendant de la température. Les conclusions de ces travaux ont été confirmées par la suite montrant que le transport actif d'ions est largement prononcé chez le genre *Valonia* (Sherpherd *et al.*, 2004 ; Heidecker *et al.*, 1999 ; Wang *et al.*, 1995 ; Davis, 1981 ; Kessler, 1980 ; Thaurog, 1971).

Le transport actif demande cependant un coût énergétique important. Les cellules géantes de *Valonia* ont la capacité de tamponner les variations de pressions osmotiques grâce au transport actif d'ions (Villegas, 1967). Les différences de pression osmotique entre le milieu extérieur et intérieur entraînent des mouvements d'eau opposés au gradient osmotique qui provoque ou non une turgescence des cellules. L'élasticité des cellules de *Valonia* (Villegas, 1967) et le transport actif d'ions leur donnent la possibilité de maintenir de forts gradients de pression osmotique entre le milieu extérieur et cellulaire. Il semble tout de même qu'à une salinité inférieure à 20, le gradient osmotique soit trop important pour l'hyper-régulation, mais que *V. aegagropila* a de bonnes capacités à hypo-réguler (Bottalico, 1999).

Du fait de son appartenance à l'ordre des Siphonocladales, les parois cellulaires sont construites à base de cellulose et possèdent plusieurs couches de ce polymère (Sugiyama *et al.*, 1987 ; Chanzy et Henrissard, 1985 ; Chanzy *et al.*, 1983 a ; Chanzy *et al.*, 1983 b ; Marx-Figini *et al.*, 1969 ; Abbeyes *et al.*, 1978 p 277). Des travaux de chimiste cherchant à valoriser la cellulose pour synthétiser des bioplastiques ont choisi l'algue *Valonia utricularis* car 95% de ses tissus sont composés de cellulose (Satge, 2002). Des microfibrilles en cellulose pure et cristalline assurent l'élasticité de la cellule.

Le protoplasme dans les cellules, peut se fragmenter en éléments sphériques accumulant des plastes et des noyaux à l'intérieur de ces éléments. Une sous membrane cellulosique est synthétisée afin de séparer cet élément à l'intérieur de la macro-cellule (observation personnelle, Photo II-4). Ces éléments sphériques

peuvent avoir plusieurs rôles. En cas de conditions favorables ils bourgeonnent et redonnent une nouvelle vésicule (Photo II-4, division ségrégative). Par contre en conditions défavorables ou de « stress », ces structures sphériques sont une forme de résistance permettant de gagner du temps et d'optimiser l'activité métabolique de la cellule. Ces éléments sphériques peuvent se déplacer à l'intérieur de la cellule (Abbeyes *et al.*, 1978). Des études ont tenté de comprendre comment ces macro-cellules pouvaient assurer un équilibre osmotique à l'intérieur du protoplasme (Shepherd *et al.*, 2004 ; Mimiétyz *et al.*, 2003). Dans un thalle de l'algue, la mosaïque entre les plastes et les vacuoles (petites cavités dans le protoplasme contenant le liquide intracellulaire) permet de tamponner les fluctuations osmotiques.

Au niveau de la reproduction, la majorité des siphonocladales ont un cycle digénétique isomorphe et diplohaplophasique (Reviérs, 2002). Un cycle digénétique comporte une première phase de fabrication de gamètes (n chromosomes) mâles et femelles qui vont se féconder en fusionnant. Le zygote ainsi produit va rapidement se transformer en sporophyte diploïde puis après la méiose, en zoospores. Ces zoospores sont munis de flagelles et produisent ensuite de nouveaux gamétophytes. Bottalico (1999) décrit le cycle de reproduction de *V. utricularis* comme une succession de phase d'élaboration de gamètes, de fécondation et formation d'un zygote puis de zoospores comprenant 4 flagelles. Chez *V. aegagropila* le cycle de reproduction n'a pu être observé dans cette étude. Dans l'étang de Leucate, la reproduction asexuée et le bourgeonnement semblent être la principale voie de reproduction, mais il est probable qu'il existe également dans certains cas une reproduction sexuée que nous n'avons pas pu observer.

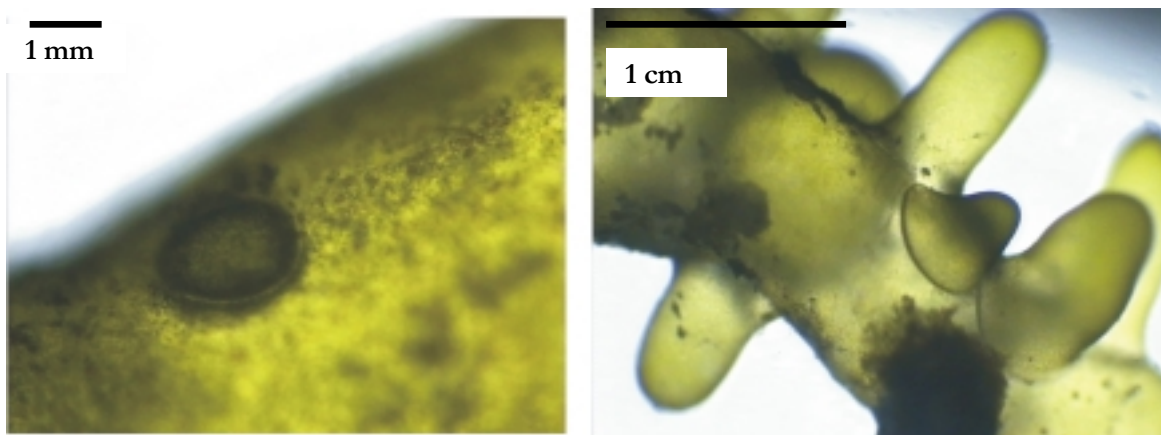


Photo II-4: *V. aegagropila*, amas de plastes et de noyaux regroupés en sphères avec fabrication d'une sous-membrane cellulosique (à gauche), bourgeonnement et fabrication de nouvelles vésicules (à droite), (Photos de L. Cesmat, année 2003)

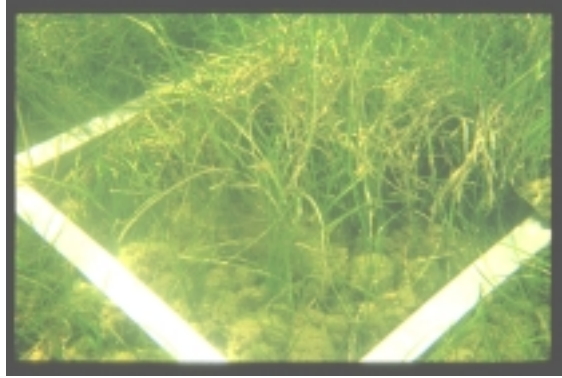


Photo II-5 : Zone à recouvrement mixte *Valonia acagropila* et *Zostères*

Terumitsu (1994) a décrit le cycle de reproduction de *V. acagropila*. Ce cycle est présenté Figure II-13 et comprend une phase haploïde (gametophyte) et diploïde (sporophyte). S'il existe une reproduction sexuée dans la lagune de Salses-Leucate, la population d'algue devrait être composée d'individu haploïde et diploïde.

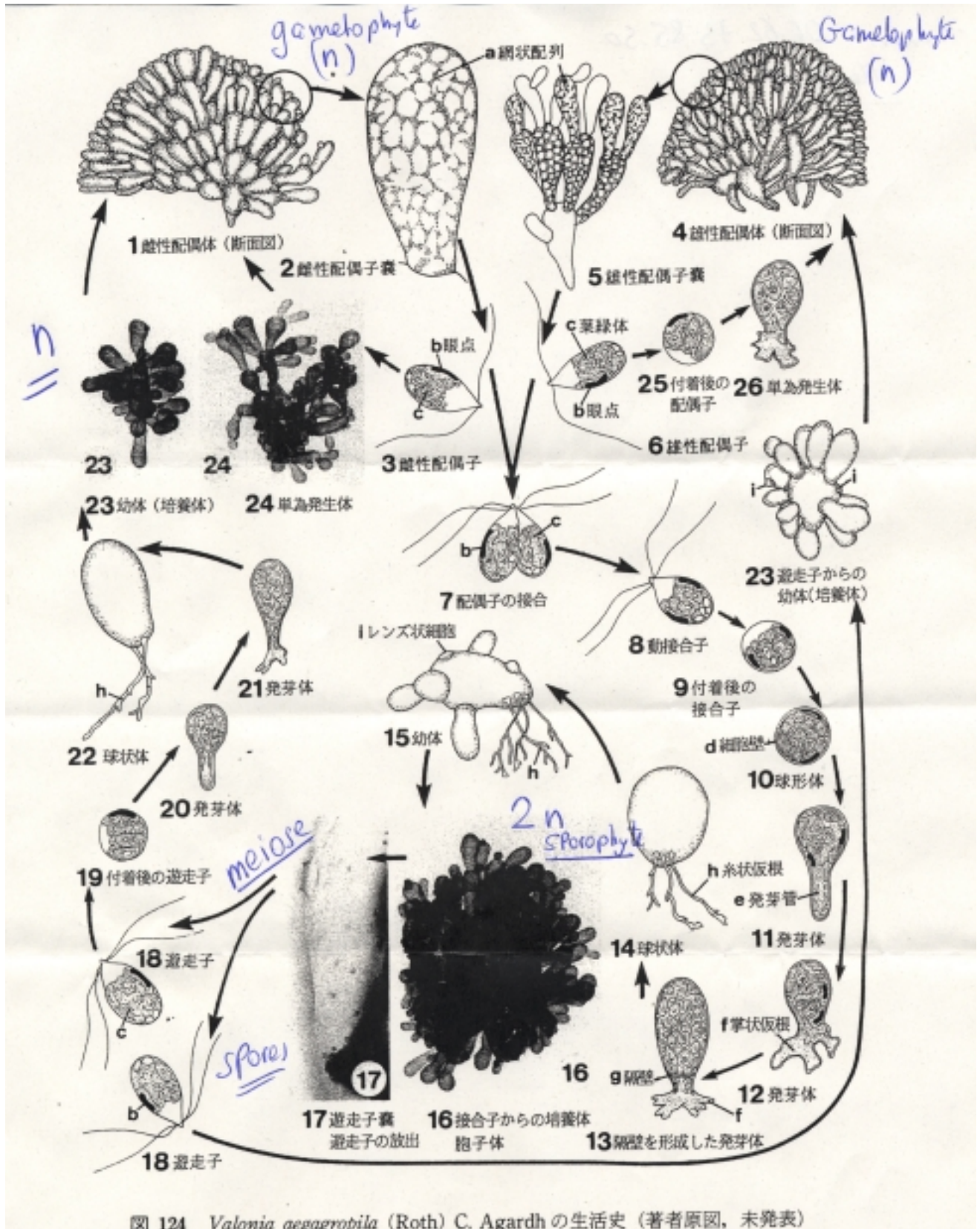


図 124 *Valonia aegagropila* (Roth) C. Agardh の生活史 (著者原図, 未発表)

Figure II-13 : Cycle de reproduction de *V. aegagropila* (Tiramitsu, 1994)

II.3.2. *V. aegagropila* à Leucate :

Selon les pêcheurs et en répertoriant les études faites sur les macrophytes de l'étang de Leucate, l'apparition de *V. aegagropila* peut être datée du début des années 80 (Gadel *et al.*, 1984 ; Anonyme, 1980 ; Hervé et Bruslé, 1980 ; Feldman, 1953). Clanzig situe l'apparition de l'algue en 1982 dans l'anse du Paurel. Dans sa thèse de doctorat, le nom qu'il attribue à l'algue est *V. utricularis*. Cette espèce vit fixée et souvent associée à une éponge (Clanzig, 1987). Lorsqu'elle est arrachée, elle évolue ensuite comme une forme libre dans l'étang. Il est possible que cette forme libre qu'il définit, soit *V. aegagropila* ou bien qu'elle soit un écotype de *V. utricularis*. Les deux espèces sont pourtant bien différentes (Olsen-Stojkovich *et al.*, 1986).

Des mesures de biomasse des macrophytes ont été réalisées en 1999, dans le cadre du Chantier Lagunes Méditerranéennes du PNEC, sur 52 points de la lagune de Salses-Leucate (Ifremer-Creocan-UM2, 2000). Ces données permettent d'établir une cartographie de la répartition de la biomasse de l'algue dans le domaine d'étude (Figure II-14). Une campagne identique a été menée en 2004 dans le cadre du Réseau de Suivi Lagunaire, avec l'ajout de 7 points de prélèvement dans l'Anse du Paurel.

De fortes densités de biomasse sont mesurées dans la partie Nord de la lagune et notamment dans l'anse du Paurel en 1999 et 2004 (Figure II-14). La présence de *V. aegagropila* dans la partie sud de l'étang reste faible pour ces deux années. La relative indépendance des circulations hydrodynamiques entre la partie sud et nord de l'étang limite les échanges entre les deux bassins (Cesmat, 2002). Les hauts fonds du centre de la lagune ainsi que l'hydrodynamisme qui en résulte limiteraient son transport vers le bassin sud. Les plus fortes profondeurs ainsi que la légère dessalure du bassin sud (Lagdanous et Le Bec, 1997) peuvent également expliquer la difficulté d'implantation de *V. aegagropila* dans cette zone. En revanche, il a déjà été observé des individus à l'extrême sud de l'étang durant le printemps 2003 (observations personnelles) mais également très tôt depuis l'apparition de l'algue en 1985 (Clanzig, 1987).

Entre la répartition spatiale en 1999 et 2004, il est possible d'imaginer une possible évolution en restant prudent dans l'interprétation (ces mesures représentent seulement une partie d'un état, à moment donné, d'un système dynamique agissant sur la répartition de l'algue). Les quantités d'algues observées en 2004 pour des endroits comme l'Anse du Paurel sont plus importantes que les observations faites en 1999. De plus, en 2004 dans le bassin nord à Fitou, deux points présentent de fortes quantités de *V. aegagropila* qui n'apparaissent pas sur la cartographie de 1999. Dans le bassin sud, il n'y a pas une réelle signification d'évolution, les algues ne sont présentes ni en 1999, ni en 2004.

La quantité totale observée est plus importante en 2004 qu'en 1999. Le stock de *V. aegagropila* peut être estimé à cette date à plus de 500 tonnes d'algues (poids sec) sur l'ensemble de la lagune.

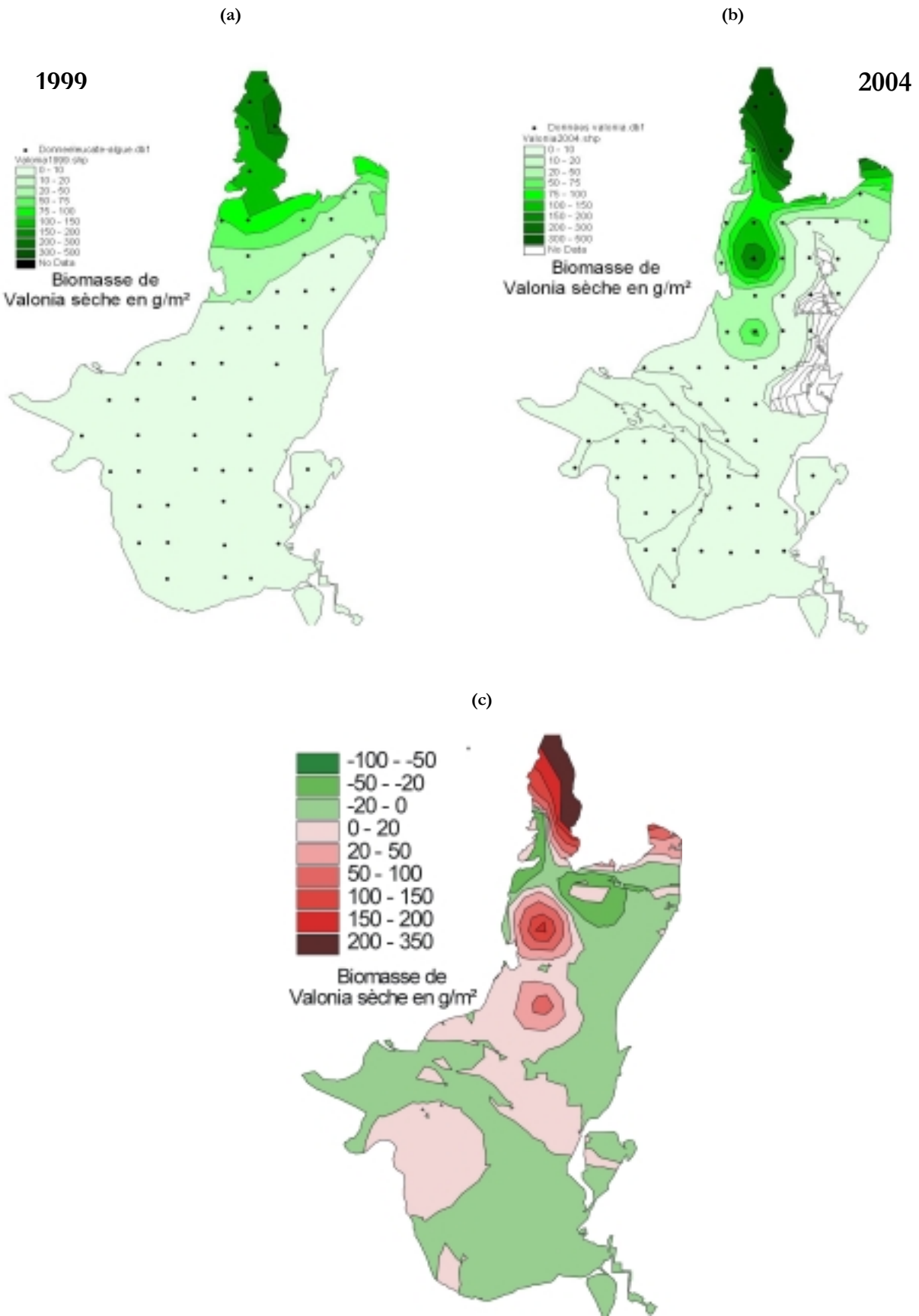


Figure II-14 : Répartition de la biomasse de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate (a) en 1999, (b) en 2004, et (c) évolution entre 1999 et 2004.

II.4. Modèle conceptuel de la dynamique de *V. aegagropila*

Plusieurs approches mathématiques sont possibles dès que l'on veut étudier et modéliser la dynamique d'une population. On peut distinguer l'approche stochastique (e.g méthodes de Monte-Carlo) de l'approche déterministe (équations différentielles et aux dérivées partielles). Deux méthodes sont également utilisées pour résoudre ces problèmes mathématiques sur un espace : soit on discrétise l'espace, soit on fait évoluer une entité physique (organisme) dans un espace continu.

La première approche est souvent utilisée dans les modèles à individus centrés (Individual Based Model) et semble mieux adaptée et plus facile à mettre en œuvre avec la multiplication des processus et des agents du système. C'est pourquoi cette méthode est très utilisée pour modéliser la dynamique d'écosystèmes complexes, où des lois comportementales sont importantes dans la dynamique des espèces. Les agents (individus d'une espèce) possèdent des attributs (taille, vitesse de nage, poids...) ainsi que des lois d'évolution intrinsèques qui leur sont propres (lois de croissance, lois de prédation...). Au cours d'une simulation, les agents explorent l'espace avec les lois (ou méthodes) qui leur sont intrinsèques et peuvent influencer ou être influencé par d'autres agents possédant leurs propres lois et attributs (Coquillard et Hill, 1997). Une faible variation des paramètres peut produire de fortes modifications dans l'évolution de l'automate : les processus relèvent des mécanismes du chaos. De plus, l'algorithme informatique d'enchaînement de résolution des méthodes des objets, influence complètement le système. Par exemple, dans le cas d'un système où des proies et des prédateurs sont répartis aléatoirement sur un domaine, l'agent prédateur possédant 2 méthodes (chasser ou nager), les résultats de la simulation sont différents selon l'algorithme choisi pour la résolution des méthodes à savoir chasser puis déplacer ou bien déplacer puis chasser. Finalement, la méthode de modélisation à individus centrés présente des avantages comme la flexibilité de modéliser un système en multipliant les agents et les lois de processus. Par contre les processus émergents qui n'ont aucun formalisme initial mais uniquement intrinsèque aux objets, rendent difficile la validation de ces approches, même si les tirages aléatoires permettent l'étude de la sensibilité des paramètres du modèle.

Pour les populations d'algues, Thibaut (2001) a utilisé cette méthode afin de modéliser la dynamique de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. En utilisant par exemple des lois de croissance, de probabilités de fragmentation selon l'hydrodynamisme, des lois probabilistes d'implantation selon la profondeur et le substrat, cette méthode a permis de dresser des cartes d'expansion possible de la population de l'algue. De même Aberg (1992 a et b) a utilisé une approche probabiliste et stochastique pour étudier la dynamique d'une algue *Ascophyllum nosodum*. La matrice de Leslie ou les chaînes de Markov peuvent également servir à modéliser de manière stochastique et probabiliste la dynamique de population d'algues (Ang et Wreede, 1992).

La deuxième approche en dynamique des populations est l'approche en équations différentielles (EDO) et/ou aux dérivées partielles (EDP). Une équation différentielle fait intervenir une fonction y inconnue,

ses dérivées jusqu'à un ordre n (totale ou partielles). La forme la plus générale que l'on peut donner est :

$$F(y, y', y'', \dots, y^n) = 0.$$

L'Équation 1 traduit les processus (physiologiques et physiques) s'exerçant sur la variable V (biomasse d'algue), dans le domaine (x,y) au cours du temps t, w étant la taille des algues.

$$\frac{\partial V_{(w,x,y,t)}}{\partial t} = \mu \frac{\partial V}{\partial w} - mV - pV + u \frac{\partial V}{\partial x} + v \frac{\partial V}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial x} \left(\gamma_x V \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(\gamma_y V \right)$$

Équation 1 : exemple d'une équation aux dérivées partielles

Dans cette équation, μ est le taux de croissance, m est le taux de mortalité, p le taux de prédation, u et v les composantes du courant, γ_x et γ_y les composantes de la diffusion horizontale respectivement suivant x et y.

Les termes sont fixés dans ce cas, mais peuvent être fonctionnels comme par exemple la croissance μ peut dépendre de la température ou d'autres facteurs. dV/dt est l'évolution de la variable V au cours du temps dans l'espace (w,x,y,t). Les processus ici pris en compte (2^{ième} partie de l'équation) sont la croissance, la mortalité, la prédation, le transport par les courants et les transports par diffusion (dérivée du deuxième ordre). La fonction $V_{(w,x,y,t)}$ de cette équation qui ne peut être résolue de manière analytique, l'est par des méthodes numériques de résolution. La méthode des différences finies est généralement utilisée pour estimer la solution de la fonction V sur le domaine au cours du temps. Sur des domaines de géométrie complexe la méthode des éléments finis est utilisée.

Pour modéliser la dynamique des ulves, de nombreux auteurs ont utilisé cette méthode (Salomensen *et al.*, 1999 ; Yoshimori *et al.*, 1998 ; Sfriso *et al.*, 2002 ; Coffaro et Sfriso, 1997 ; Solidoro *et al.*, 1997 ; Duarte et Ferreira, 1997 ; Solidoro *et al.*, 1995). De même pour suivre la dynamique des cycles de l'azote, du phosphore, du carbone et de l'oxygène ainsi que les premiers compartiments de la chaîne trophique en milieu marin (producteur primaire et plancton), l'approche par équations différentielles a été utilisée dans d'autres travaux (Cugier *et al.*, 2005 ; Drago *et al.*, 2001, Le Pape et Menesguen, 1997). Enfin cette approche a également été utilisée pour modéliser la dynamique de la phanérogame *Zostera marina* (Plus *et al.*, 2003 ; Plus, 2001 ; Coffaro et Bocci, 1997).

L'avantage de cette approche est sans aucun doute le formalisme purement déterministe des processus et de l'évolution des variables dans l'espace considéré. Cependant, lorsque le nombre de lois, de variables ou de paramètres augmentent, la résolution et la mise en œuvre de cette approche est beaucoup plus fastidieuse qu'une approche en individu centré.

Dans notre cas, l'approche par équations aux dérivées partielles a été retenue. D'un point de vue technique, elle semblait plus facile à mettre en œuvre pour pouvoir être couplée aux processus physiques qui eux-mêmes relèvent de ce type de modélisation.

Le modèle conceptuel couplant les processus physiques et biologiques retenus comme déterminant la dynamique de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate, est illustré à la Figure II-15. Le modèle de dynamique des populations de *V. aegagropila* propose de suivre la biomasse d'algue distribuée en taille.

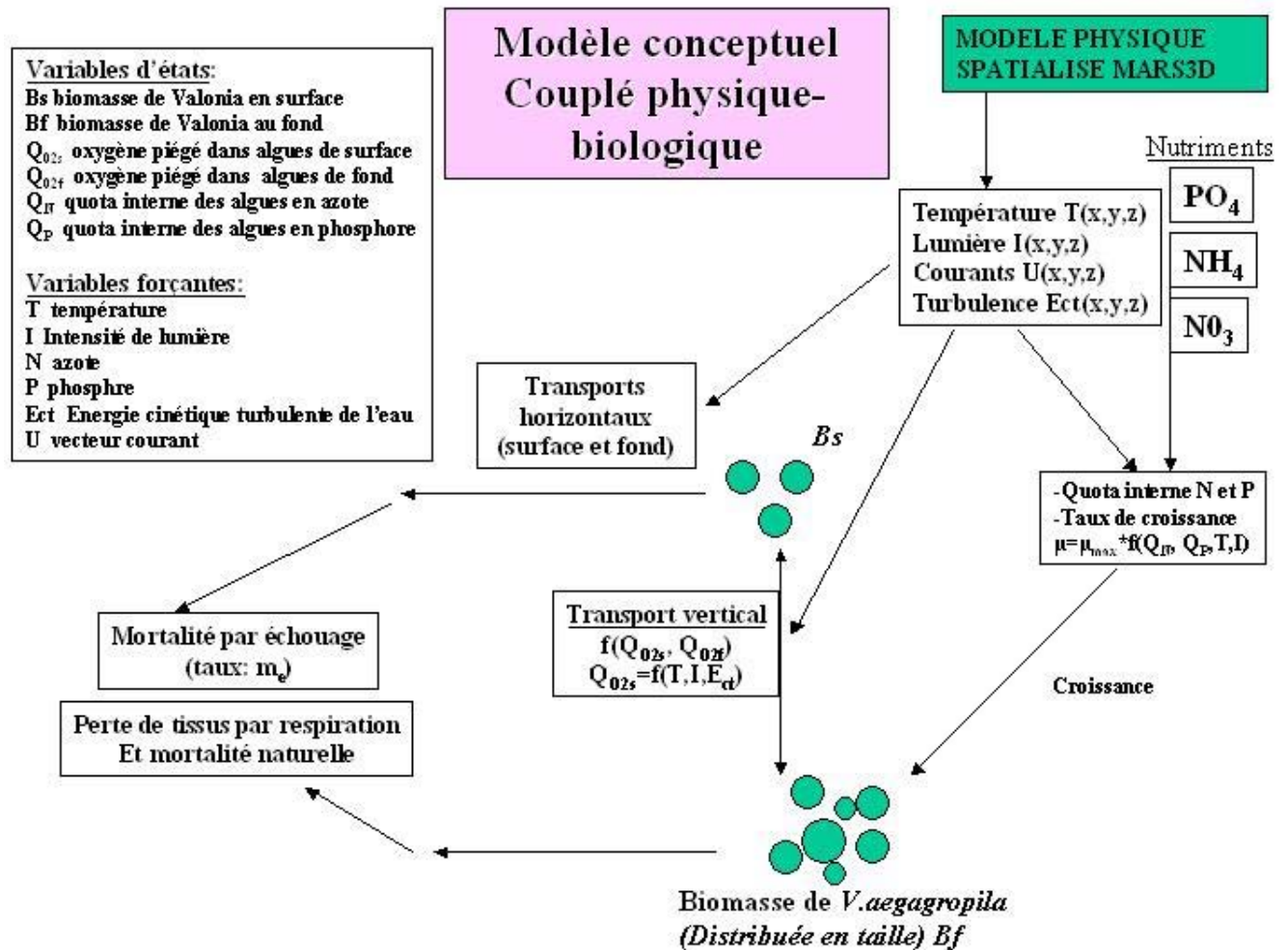
Les processus biologiques pris en compte sont : la croissance brute et la respiration. Le cycle de l'azote et du phosphore dans les lagunes est déterminant quant à la croissance des végétaux. Ainsi, un modèle à quota interne en azote et en phosphore (Droop, 1973) a été choisi afin d'appréhender la croissance de l'algue. Ce modèle est souvent utilisé pour les microalgues (Bernard *et al.*, 2001 ; Jang et Baglama, *in Press* ; Smith, 1997 ; Bernard et Gouze, 1995). Ces processus biologiques font l'objet du chapitre III.

Les processus physiques pris en compte sont : la flottabilité (transport vertical), les transports advectifs horizontaux, et les processus de mortalité (échouage, surdensité). Ils font l'objet du chapitre IV.

Le couplage des processus physiques et biologiques est abordé dans le chapitre V.



Photo II-6 : Individus de *V. aegagropila* échoués sur les berges nord est de la lagune de Salses-Leuacte en janvier 2003

Figure II-15 : Modèle conceptuel de la dynamique de *V. aegagropila*

Les forçages météorologiques sont utilisés par le modèle hydrodynamique MARS 3D (Lazure et Dumas, soumis) pour estimer les champs de courant, la salinité et la température dans le domaine (forçage physique). Le forçage par la lumière en surface est issu de données Météo-France. La disponibilité de la lumière dans la colonne d'eau est estimée à partir de ces données et du coefficient d'extinction de la lumière dépendant de la teneur en Chlorophylle a et de la turbidité (données REPHY). Les forçages en sels nutritifs sont issus de mesures couvrant un cycle annuel (Souchu, com. Pers.).

Ces forçages permettent d'estimer un taux de croissance dépendant de la température, de la lumière, et des réserves nutritives (quotas internes en azote et phosphore) dans les algues. Ses teneurs sont calculées à partir des forçages en sels nutritifs et des capacités de l'algue à pomper les nutriments dans l'eau, de les stocker et de les utiliser pour la croissance (Modèle de Droop (1973)). Ensuite, le processus de transport vertical est dirigé par les productions photosynthétiques d'oxygène de l'algue (fonction de la température et l'intensité lumineuse) et par l'agitation de l'eau (énergie cinétique turbulente : MARS 3D). Les transports horizontaux sont forcés par les champs de courant issus de MARS 3D. Les pertes de biomasses s'effectuent par l'activité métabolique (respiration), par échouage sous l'action des transports horizontaux et par surdensité (Photo II-6).

III. Etude des processus biologiques

Résumé

Une série d'expérimentations a été réalisée pour déterminer différents paramètres physiologiques de l'algue. Ainsi, trois principales expériences ont été menées : détermination des capacités photosynthétiques de l'algue à deux périodes de l'année, détermination des quotas internes minima et maxima de croissance puis détermination des capacités d'absorption des sels nutritifs (NO_3 , NH_4 , PO_4) par l'algue. Ces caractéristiques mettent à jour la capacité adaptative de l'algue aux conditions environnementales de Salses-Leucate. Enfin, tous ces paramètres sont utilisés pour construire et calibrer un modèle de croissance à quota de l'algue qui est comparé aux observations *in situ* de croissance des algues et de leurs teneurs en azote et en phosphore.

III. ETUDE DES PROCESSUS BIOLOGIQUES.....	45
III.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES	47
III.1.1. <i>Mesures des capacités photosynthétiques.....</i>	47
III.1.2. <i>Quotas internes (N,P) et limitation de croissance</i>	52
III.1.3. <i>Cinétiques d'absorption des sels nutritifs (NO_3 NH_4 PO_4).....</i>	54
III.1.4. <i>Observations in situ de la croissance et des teneurs C/N/P</i>	59
III.1.5. <i>Présentation et formulation du modèle de croissance à Quotas</i>	62
III.2. RÉSULTATS	65
III.2.1. <i>Capacités photosynthétiques.....</i>	65
III.2.2. <i>Quotas internes (N,P) de limitation de croissance</i>	70
III.2.3. <i>Cinétiques d'absorption des sels nutritifs (NO_3,NH_4,PO_4).....</i>	79
III.2.4. <i>Modèle de croissance à Quotas</i>	82
III.3. DISCUSSION.....	89

III.1. Matériels et méthodes

III.1.1. Mesures des capacités photosynthétiques

► Dispositif expérimental

Les individus de *V. aegagropila* utilisés pour les expérimentations ont été prélevés durant les mois d'avril et d'octobre 2003 dans l'Anse du Paurel. Une fois prélevés, les individus sont stockés au laboratoire dans une eau de salinité 32, une température de 20 °C et sous une lumière saturante de photopériode 14:10 provenant de néons blancs (Sylvania, 58W).

Avant chaque expérimentation, plusieurs individus sont fragmentés. Les fragments sont soigneusement nettoyés avec de l'eau de mer et sont ensuite placés durant 12 à 14 heures à l'obscurité et à la température qui sera appliquée lors des expériences de photosynthèse. Cette période de stabulation est nécessaire afin d'acclimater le métabolisme des fragments aux températures testées et d'éviter de mesurer les capacités photosynthétiques sous un effet de stress thermique.

► Mesure de l'oxygène produit par photosynthèse

L'Oxygen Monitoring System (Photo III-1) est un appareil permettant de mesurer l'oxygène dégagé par photosynthèse pour un fragment d'algue. La réaction se fait dans une chambre de 20 ml dont la température est contrôlée via un bain-marie et un cryostat. Un flux connu et contrôlé de photons éclaire la chambre, avec des longueurs d'onde dans le PAR (Photosynthetic Available Radiation). La sonde à oxygène (platine- argent) mesure les variations de concentration d'O₂ (précision de 0,1 µmol/ml), un petit agitateur placé au bas de la chambre homogénéise le milieu dans l'enceinte. La source lumineuse et la centrale d'acquisition sont pilotées à partir d'un ordinateur et du logiciel Hansatech.



Photo III-1: L'Oxygen Monitoring System

Ces mesures ont été réalisées en triplicats pour 7 températures différentes (9, 12, 16, 20, 22, 25 et 26°C) associées à 7 éclairagements différents (0, 10, 30, 50, 100, 200, 350, 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$).

Les faibles réponses photosynthétiques de *V. aegagropila* mesurées lors de premiers tests ont nécessité d'augmenter les durées d'expériences par rapport à des expérimentations réalisées sur d'autres espèces avec cet appareil (Plus *et al.*, 2005 ; Simon *et al.*, 1999). Ainsi une expérience dure 45 minutes à température constante. La chronologie des changements d'intensité lumineuse au cours de l'expérience est présentée dans le Tableau 1:

INTENSITE LUMINEUSE dans la Penceinte ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	TEMPS au cours de l'expérience (min)
0	0-10
10	10-15
30	15-20
50	20-25
100	25-30
200	30-35
350	35-40
500	40-45

Tableau 1 : Intensité lumineuse au cours de l'expérience

Les fragments utilisés pour les expériences ont une masse fraîche proche de 0,5 g avec une forme conique. Ces fragments sont placés dans la chambre de telle façon que la surface des apex des vésicules soit éclairée par la source lumineuse (les pigments se concentrent sur le sommet du thalle de l'algue) pour reproduire l'éclairage en milieu naturel. Lors de l'expérience, les fragments restent immobiles dans la chambre.

L'eau dans la chambre a une salinité de 32. Cette eau avait été préalablement filtrée sur filtre Whatman GF/F puis conservée deux semaines à l'obscurité. Elle a été ensuite enrichie en phosphates et en nitrates (en utilisant KH_2PO_4 et KNO_3), à des concentrations de 10 $\mu\text{mol}/\text{l}$ pour NO_3^- et 1 $\mu\text{mol}/\text{l}$ pour PO_4^{3-} .

La chambre de réaction est totalement isolée avec l'extérieur au cours de l'expérience. A la fin de l'expérimentation chaque fragment est séché (48h à l'étuve à 60°C) puis pesé.

► Post traitement et modèle

Pour chacun des réplicats, un enregistrement de l'évolution de la concentration de l'oxygène dans la chambre est obtenu avec des valeurs toutes les secondes pendant les 45 minutes de l'expérience. Ainsi une vitesse de production est estimée pour chaque éclairage en utilisant la pente des concentrations sur l'intervalle de temps correspondant à une intensité lumineuse donnée (Figure III-1).

Pour une expérience, nous obtenons donc 6 productions nettes et la respiration sombre (pour le premier intervalle de temps de 10 min à l'obscurité). Les productions brutes sont estimées en ajoutant la production nette et la respiration pour chaque intensité lumineuse et sont utilisées pour ajuster une courbe P/I (Production d'oxygène/Intensité lumineuse).

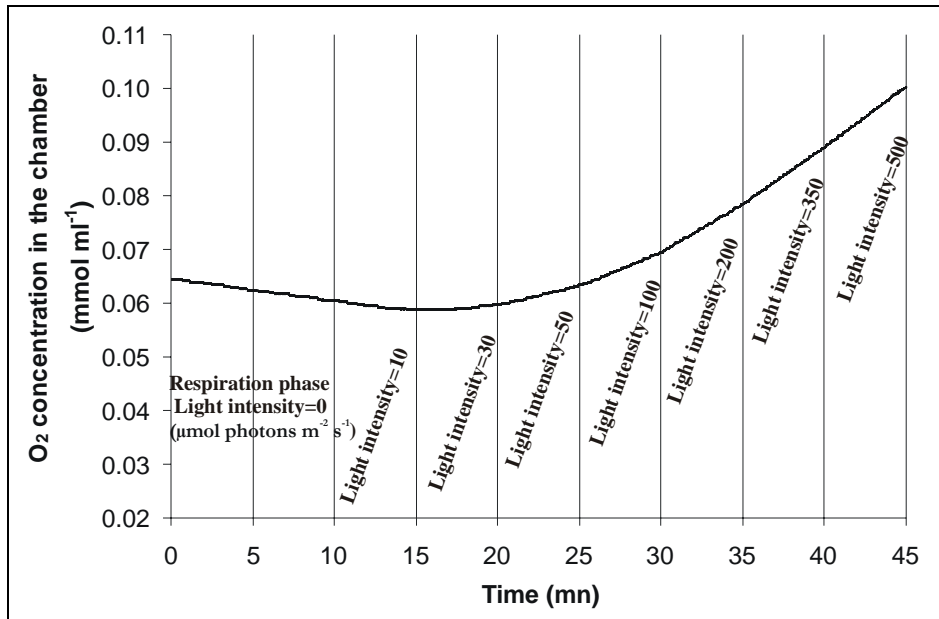


Figure III-1 : Exemple d'une courbe de mesures obtenues dans la chambre de réaction

Il existe plusieurs modèles (Tableau 2) traduisant le lien entre la production brute photosynthétique et l'intensité lumineuse (Jassby et Platt, 1976) et utilisés dans de nombreux travaux (Pilon et Santamria, 2001 ; Talarico et Maranza, 2000 ; Weykam *et al.*, 1996 ; Bendoricchio *et al.*, 1993). D'autres modèles prennent en compte les processus de photo-inhibition (Henley *et al.*, 1991 ; Eilers et Peeters, 1988). Les travaux de Cosby en 1984 ont montré sur 600 séries de données que 3 des 8 modèles utilisés pour ajuster des courbes P/I sont meilleurs que les autres (a,b,c, Tableau 2). Un modèle Michaelis-Menten est également utilisé pour les courbes P/I (d, Tableau 2).

Nom du modèle	Formulation
(a) Webb <i>et al.</i> , 1974	$P^B = P_{\max}^B \left(1 - e^{-\frac{\alpha I}{P_{\max}^B}}\right)$
(b) Modèle tangentiel (Jasby <i>et Platt</i> , 1976)	$P^B = P_{\max}^B \tanh\left(\frac{\alpha I}{P_{\max}^B}\right)$
(c) Modèle de Smith, 1936	$P^B = P_{\max}^B \frac{\alpha I}{\sqrt{(P_{\max}^B)^2 + (\alpha I)^2}}$
(d) Modèle de Michaelis-Menten	$P^B = P_{\max}^B \frac{I}{(I_k + I)}$
P ^B : Production brute d'oxygène P ^B _{max} : Production brute maximale d'oxygène I: Intensité lumineuse I _k : Intensité lumineuse de demi-saturation α: Pente à l'origine du modèle	

Tableau 2 : Modèles reliant l'intensité lumineuse à la production photosynthétique

Les quatre modèles P/I ont été ajustés à nos données. Les ajustements sont très bons ($R^2 > 0,76$). Les valeurs estimées des paramètres pour chacun des modèles sont proches ; les paramètres issus du modèle de Webb sont présentés en annexe (IX.1, p 209). Le modèle de Michaelis-Menten a été retenu car il présente l'avantage d'être intégrable. Le paramètre P_{\max}^B correspond à la production brute maximale d'oxygène sous saturation lumineuse. Le paramètre I_k est l'intensité de demi saturation, c'est à dire l'intensité où la production brute d'oxygène atteint $P_{\max}^B/2$. Plus ce paramètre est faible plus l'algue présente une bonne efficacité à utiliser les faibles intensités lumineuses.

Pour la relation entre la production photosynthétique et la température, des formulations empiriques ont été utilisées par les auteurs travaillant sur les ulves (Coffaro et Bocci, 1997 ; Coffaro et Sfriso, 1997 ; Solidoro *et al.*, 1997). Ces modèles sont complexes (exponentielle d'exponentielle) et les paramètres sont purement empiriques. C'est pourquoi d'autres formulations ont été testées sur nos mesures, et notamment des modèles utilisés pour les organismes unicellulaires (plancton, bactéries). Les formulations sont présentées dans le Tableau 3. Un modèle de synthèse enzymatique (Tableau 3,(d)) a été utilisé pour relier la production photosynthétique d'une macroalgue à la température (Santamaria et Van Viersen, 1997).

Les cinq modèles ont été testés en utilisant les données de P_{\max} obtenu en lumière saturante. C'est le modèle de Rosso *et al* (1993) qui s'ajuste le mieux à nos observations ($R^2=0,92$).

Pour une température connue et une intensité lumineuse donnée il sera possible à partir des mesures de productions photosynthétiques d'estimer une quantité d'oxygène produite.

Pour passer de la production d'oxygène produite à la croissance de l'algue nous utilisons la relation stœchiométrique suivante : (oxygène produit ($x \mu\text{mol}$) \rightarrow carbone fixé ($x \mu\text{mol} * \frac{1}{2}$) \rightarrow biomasse synthétisée ($\frac{1}{2} x * M_C / \%C$)).

X étant le nombre de μmole dégagée par photosynthèse, $\frac{1}{2}$ le rapport stœchiométrique entre le carbone et l'oxygène dans la réaction de photosynthèse, M_C la masse molaire du carbone, $\%C$ la teneur tissulaire en carbone de l'algue (gC.g^{-1}).

<p>(a) Modèle de Zwietering, (Zwietering et al., 1991)</p> $\mu = (b(T - T_{\min}))^2 * (1 - e^{c(T - T_{\max})})$ <p><i>T_{max} : température maximale de croissance</i> <i>T_{min} : température minimale de croissance</i></p>	
<p>(b) Modèle de Ratowsky, (Ratkowsky et al., 1983)</p> $\mu = (b(T - T_{\min})) * (1 - e^{c(T - T_{\max})})^2$ <p><i>T_{max} : température maximale de croissance</i> <i>T_{min} : température minimale de croissance</i></p>	
<p>(c) Modèle de Rosso (Rosso et al., 1993)</p> $\mu = \frac{\mu_{opt} (T - T_{max})(T - T_{min})^2}{\{(T_{opt} - T_{min})[(T_{opt} - T_{min})(T - T_{opt}) - (T_{opt} - T_{max})(T_{opt} + T_{min} - 2T)]\}}$ <p><i>T_{max} : température maximale de croissance</i> <i>T_{opt} : température optimale de croissance</i> <i>T_{min} : température minimale de croissance</i> <i>μ_{opt} : taux de croissance optimal</i></p>	
<p>(d) Modèle enzymatique (Johnson et al., 1974)</p> $P^B = A \frac{1}{1 + e^{-\frac{E_a - T\Delta S}{RT}}} e^{-\frac{E_a}{RT}}$ <p><i>ΔH: variation d'enthalpie</i> <i>E_a : énergie d'activation de l'enzyme</i> <i>ΔS : variation d'entropie</i> <i>A : constante d'intégration</i> <i>R : constante des gaz parfaits (8,13 J/ mole/°K)</i></p>	
<p>(a) Shift in optimal temperature T_{opt} (b) Change in activation energy E_a/R (c) Change in enthalpy $\Delta H/R$</p>	
<p>(e) Modèle de Hinshelwood (1946)</p> $\mu = A_1 e^{-\frac{B_1}{T}} - A_2 e^{-\frac{B_2}{T}}$ <p><i>A₁, A₂, B₁ et B₂ Paramètres empiriques et constantes d'intégrations</i></p>	

Tableau 3 : Modèles de relation entre la croissance ou la production photosynthétique et la température

III.1.2. *Quotas internes (N,P) et limitation de croissance*

Des expérimentations de limitation *in vitro* (N et/ou P) ont été menées afin de définir les teneurs tissulaires limitantes en azote et en phosphore (correspondant à l'arrêt de la croissance). Des individus de *V. aegagropila* ont été mis en culture dans 4 aquariums permettant de placer les algues dans des conditions de carence en nutriments ou non. Chaque semaine la variation de biomasse est mesurée dans chacun des bacs et des fragments de tissus d'algue sont prélevés pour analyser les teneurs tissulaires en carbone, en azote et en phosphore.

► **Site de prélèvement :**

Les algues ont été prélevées dans l'Anse du Paurel au mois d'avril 2004. Les individus morphologiquement intègres ont été ramassés et utilisés pour l'expérimentation.

► **Milieu de culture :**

Quatre aquariums de 10 litres contenant initialement 200 g de poids frais de *V. aegagropila* sont placés durant 5 mois sous une lumière produite par des néons blancs avec une photopériode 14 :10. L'intensité lumineuse dans chacun des aquariums est approximativement de 150 $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{s}$ de photons.

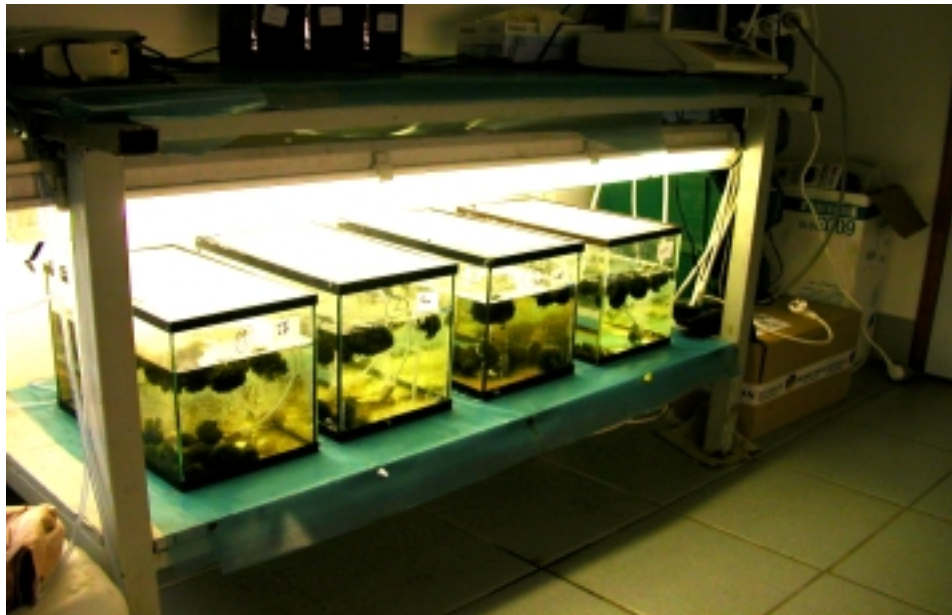


Photo III-2: Installation et milieu de culture

Les aquariums ont été remplis d'une eau de mer préalablement vieillie et pauvre en sels nutritifs. Cette eau a été filtrée à 0,2 microns. Les conditions nutritives sont les suivantes :

-*Aquarium 1* de référence, N et P sans limitation (+750 $\mu\text{mol NO}_3^-$ /jour ; +250 $\mu\text{mol NH}_4^+$ /jour ; +250 $\mu\text{mol PO}_4$ /jour)

-*Aquarium 2*, limitation par N et P (pas d'ajout)

-*Aquarium 3*, limitation par P, ajout de N (+750 $\mu\text{mol NO}_3^-$ /jour ; +250 $\mu\text{mol NH}_4^+$ /jour)

-*Aquarium 4*, limitation par N, ajout de P (+250 $\mu\text{mol PO}_4$ /jour)

L'eau a été changée une fois par mois, le pH est resté stable sur l'ensemble de l'expérimentation. Chaque semaine, le poids frais des algues a été mesuré et dans chacun des aquariums 15 grammes de poids frais de tissus provenant de plusieurs individus ont été prélevés. Ces échantillons ont été conservés au congélateur, puis lyophilisés. Ils ont été broyés en poudre fine à l'aide d'un broyeur mécanique puis conservés dans un dessiccateur à l'abri de l'humidité.

► **Analyses et traitements**

Les analyses des contenus des algues en carbone (organique et minéral) et en azote ont été réalisées à l'aide d'un LECO au laboratoire du CEFREM à Perpignan. Le protocole et la technique analytique sont présentés en annexe(VIII.2,p201).

Pour les analyses de contenu des algues en phosphore, deux techniques ont été utilisées et sont également présentées en annexe (VIII.2.2). Les analyses ont été effectuées au laboratoire LER-LR de l'Ifremer et au laboratoire des sols du CIRAD à Montpellier.

L'estimation du taux de croissance (%/j) entre deux mesures est calculée à partir de la formule suivante :

$$\mu = \frac{(\ln(M^{t+1}) - \ln(M^t))}{\Delta t} \text{ (en \% / jour)}$$

III.1.3. *Cinétiques d'absorption des sels nutritifs (NO_3 NH_4 PO_4)*

Deux méthodes sont généralement employées pour l'étude des cinétiques d'absorption des nutriments chez les algues. Tout d'abord la méthode isotopique qui consiste à enrichir le milieu en nutriments (ammonium ou nitrates) comprenant l'isotope N^{15} par exemple pour l'azote. Ensuite, différents prélèvements des tissus du végétal au cours de l'expérience sont analysés pour déterminer la quantité absorbée de l'isotope au cours du temps. Cette méthode pour étudier la physiologie de certaines macroalgues, a été utilisée par Cohen et Fong (2004), Naldi et Wheeler (2002) et McGlatery (1997). Les avantages de cette méthode sont exposés dans les travaux de Glibert et Capone (1993).

La deuxième méthode consiste à suivre la disparition des nutriments dans un milieu en s'assurant que seule l'algue les absorbe. Cette méthode a été utilisée pour les cinétiques des formes de l'azote (Torres *et al.*, 2004 ; Runcie *et al.*, 2003 ; Dy et Yap, 2001 ; Danilo et Helen, 2001 ; Campbell, 1999 ; Cohen et Neori, 1991 ; Littler et Littler, 1985 ; Wallentinus, 1984) mais également pour les cinétiques des phosphates (Gras *et al.*, 2003). Dans cette approche il existe deux techniques, celles d'un flux continu (en chémostat) ou bien la méthode des batchs (aquarium sans renouvellement de l'eau). Cette dernière technique a été choisie afin d'étudier les cinétiques d'absorption de l'ammonium, des nitrates et des phosphates par *V. aegagropila*.

Les paramètres physiologiques recherchés sont les paramètres du modèle Michaelis-Menten (Tableau 7 , p 58). Ce modèle permet de déterminer la vitesse d'absorption d'un nutriment par l'algue selon la concentration de ce nutriment dans le milieu. Les deux paramètres de ce modèle sont : la vitesse maximale d'absorption (ou de saturation) V_{max} , et la concentration de demi-saturation C_k . Le rapport des deux paramètres V_{max}/C_k souvent défini comme l'affinité, suggère une bonne compétitivité sur l'absorption de la ressource lorsqu'il prend des valeurs fortes (Healey, 1980).

► **Prélèvement et matériel végétal**

Les individus semblant en bon état physiologique ont été prélevés le 28 mars 2004 dans l'Anse du Paurel dans l'étang de Leucate. La température de l'eau était proche de 16°C. Une fois au laboratoire, les individus (environ 600) ont été rincés avec de l'eau de mer pour enlever un maximum de sédiment et de matière détritique piégés à l'intérieur de la structure des algues. Ils ont ensuite été placés dans un bac de stabulation de 500 L (Photo III-3), contenant une eau filtrée à 0.2 μm dépourvue de nitrates et de phosphates. Cette stabulation a duré deux semaines à une température de 22°C, une salinité de 37 et une photopériode de 14 :10.

► **Phase expérimentale**

L'expérience est faite à l'aide de seize aquariums. Pour chacun des éléments nutritifs (3 expériences), la méthode est la même :

Les seize aquariums contiennent 5 litres d'une eau de mer pauvre en sels nutritifs (même eau utilisée pour la stabulation). Le milieu est ensuite enrichi aux concentrations initiales choisies (Tableau 4), chaque concentration initiale étant réalisée en duplicat.

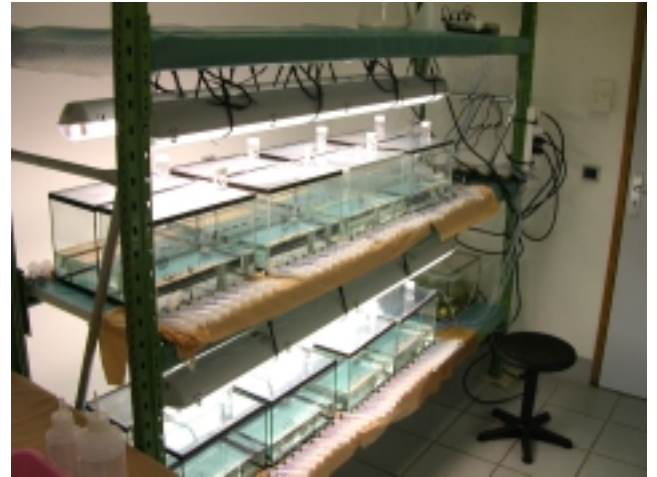
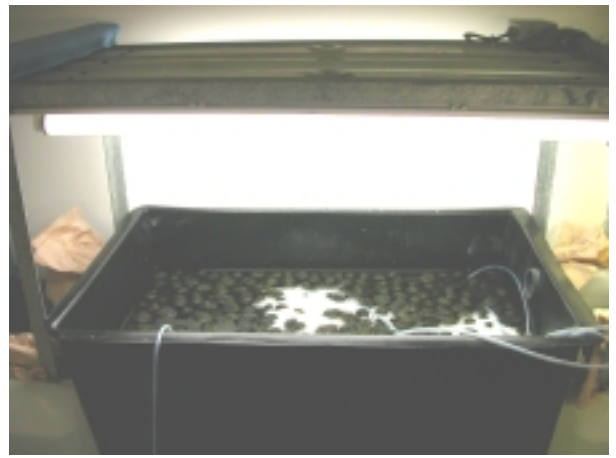


Photo III-3: Installation pour la stabulation des individus ainsi que pour les expérimentations

Concentration NO_3 ($\mu\text{mol/l}$)	Concentration NH_4 ($\mu\text{mol/l}$)	Concentration PO_4 ($\mu\text{mol/l}$)
50	50	20
10	10	10
5	5	5
2	2	2
1	1	1
0,5	0,5	0,5
Sans ajout	Sans ajout	Sans ajout
10 (témoin sans algue)	10 (témoin sans algue)	5 (témoin sans algue)

Tableau 4 : Concentrations initiales ajoutées à l'eau de référence pour les cinétiques de chacun des nutriments

Pour la cinétique des nitrates et de l'ammonium, les phosphates sont en saturation dans chacun des aquariums avec une concentration initiale de 10 $\mu\text{mol/l}$. De même pour la cinétique des phosphates, la concentration initiale en nitrates est de 20 $\mu\text{mol/l}$ dans chacun des aquariums et 5 $\mu\text{mol/l}$ en ammonium. La biomasse utilisée par aquarium est d'environ 125 g de poids frais de *V. aegagropila*. Cela correspond à une densité d'algue de 25 g de poids frais par litre. Les fréquences des prélèvements d'eau dans les aquariums sont présentées dans les tableaux suivants :

[NO ₃] et [NH ₄] $\mu\text{mol/l}$	[PO ₄] $\mu\text{mol/l}$	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
50	20	0	15	30	45	60	90	120	180	240
10	10	0	15	30	45	60	90	120	180	240
5	5	0	15	30	45	60	90	120	180	240
2	2	0	5	10	15	30	45	60	90	120
1	1	0	5	10	15	30	45	60	90	120
0,5	0,5	0	5	10	15	30	45	60	90	120
Sans ajout	Sans ajout	0	5	10	15	30	45	60	90	120
Témoin	Témoin	0	15	30	45	60	90	120	180	240

Tableau 5 : Temps (en minutes) des prélèvements au cours de l'expérience de consommation des nitrates de l'ammonium et des phosphates.

Après plusieurs tests préliminaires pour l'élaboration du protocole d'étude sur la cinétique et de la première expérience sur la cinétique des nitrates, des relargages importants de nitrates dans l'eau ont été observés.

Ces relargages de nitrates ont pu ils provenir de différents stress sur les algues provoqué par les manipulations ou/et d'un problème du protocole expérimental ?

Plusieurs hypothèses ont pu être envisagées et sont formulées:

- 1) L'émersion des algues (30 à 60 secondes) avant les cinétiques et le début d'expérience (stress sur le potentiel électrique des membranes des thalles)
- 2) Stress mécanique lié à l'essorage des algues avant l'expérience
- 3) Problème de stockage et de stabulation (dysfonctionnement de l'enzyme nitrate-réductase venant d'un possible manque de lumière durant la stabulation, l'algue n'est pas en phase claire de la photosynthèse au début de l'expérimentation)

Pour tester chaque cas possible de problèmes expérimentaux, trois expériences ont été menées dont les protocoles sont brièvement décrits ci dessous :

- 1) Des algues sont soumises à plusieurs traitements (secouage, émersion 30 mn, aucun stress) et placés en réplicats dans des aquariums (4 prélèvements d'eau recouvrent deux heures d'expérience).

- 2) Des algues ont été placées 24 h avant l'expérience de cinétique dans les aquariums contenant l'eau de manipulation dépourvue de nutriments. Les nutriments sont ajoutés en début d'expérience, la phase claire de photosynthèse étant déjà en place depuis 6 heures avant le début d'expérience.
- 3) Des algues fraîchement récoltées à Leucate et conservées une nuit dans l'eau de l'étang sont placées dans les aquariums sous une lumière saturante (phase claire). L'ajout des nutriments est fait en début d'expérience et plusieurs prélèvements d'eau sont réalisés.

Les résultats de ces tests montrent que le relargage des nitrates a eu lieu dans tous les cas testés, ce qui écarte une erreur du protocole d'étude ou un effet de stress mais révèle plutôt un processus physiologique difficilement explicable. L'absorption des nitrates par l'algue semble compenser les relargages au bout de 90 minutes d'expérience. C'est pourquoi, une deuxième stratégie d'échantillonnage d'eau a été mise en oeuvre pour la cinétique des nitrates en translatant de 90 minutes les premiers prélèvements dans le milieu (Tableau 6), ce qui permet d'acquérir des observations de vitesses d'absorption pour les nitrates.

La cinétique des nitrates a donc été l'objet d'une deuxième expérience avec des temps de prélèvement d'eau décalés de 90 minutes pour observer la phase d'absorption.

[NO ₃] μmol/l	T0	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
50	0	90	105	120	135	150	180	210	240
20	0	90	105	120	135	150	180	210	240
10	0	90	105	120	135	150	180	210	240
7,5	0	90	105	120	135	150	180	210	240
5	0	90	105	120	135	150	180	210	240
2	0	90	105	120	135	150	180	210	240
1	0	90	105	120	135	150	180	210	240
Témoin	0	90	105	120	135	150	180	210	240

Tableau 6 : Temps des prélèvements au cours de l'expérience de consommation des nitrates (expérience 2) en minutes

► Méthodes analytiques:

Pour les nitrates et les phosphates, les prélèvements d'eau se font à l'aide de seringues de 30 ml. Cette eau est ensuite filtrée sur un filtre Whatman GF/C de 2 μm. Les échantillons ont été congelés en attendant les analyses. Celles-ci sont faites à l'aide d'un auto-analyseur (Technicon). La technique analytique est présentée en annexe (VIII.1).

Pour l'ammonium, les prélèvements d'eau sont de 60 ml, mais nécessitent d'être fixés rapidement avec les réactifs. Pour chaque échantillon, un volume de 50 ml est placé dans un flacon en pyrex contenant les réactifs pour la réaction colorimétrique (VIII.1.3). Les lectures au spectrophotomètre sont faites le lendemain de l'expérience.

A la fin de l'expérience, les biomasses fraîches de chaque aquarium sont séchées dans une étuve pendant 48 heures à 60°C, puis pesées.

► **Traitement des valeurs et ajustements du modèle Michaelien**

A partir de l'évolution de la concentration des nutriments dans chacun des aquariums durant l'expérimentation, il est possible d'estimer une vitesse d'assimilation de manière linéaire entre chaque couple de points de mesures.

Le modèle Michaelien décrit la capacité de vitesse d'absorption des sels nutritifs du végétal en fonction de leurs concentrations dans le milieu :

$$V_X = \frac{V^{\max} * C_X}{C_k + C}$$

V_X : vitesse d'absorption du substrat X

V^{\max} : vitesse d'absorption maximale du substrat

C_X : concentration du substrat dans le milieu

C_k : concentration de demi-saturation

Tableau 7 : Modèle de Michaelis-Menten, vitesse d'absorption d'un substrat X selon la concentration de ce substrat dans le milieu

Pour ajuster le modèle Michaelien aux données, une régression non linéaire a été réalisée à l'aide de l'algorithme du SIMPLEX du logiciel STATISTICA. Il est également possible de linéariser le modèle de Michaelis-Menten pour ajuster les données, cette méthode est efficace lorsqu'on travaille sur un seul aquarium explorant toute la gamme de concentration (Concentration initiale forte jusqu'à la disparition des nutriments).

III.1.4. *Observations in situ de la croissance et des teneurs C/N/P*

► *Croissance in situ*

Des casiers ont été conçus puis fabriqués pour suivre l'évolution de 12 individus de *V. aegagropila* (Photo III-4). Deux casiers ont été placés dans le bassin de Leucate, un dans l'Anse du Paurel et le second à Grau Leucate. Deux fois par mois durant les périodes estivales et une fois par mois ensuite, des mesures individuelles de croissance ont été réalisées. Ces mesures de croissance couvrent la période du 15 avril au 13 novembre 2003. Pour cette période, le taux de croissance moyen par casier pour les 12 individus a été calculé avec la formule suivante :

$$\mu = \frac{(\ln(M^{t+1}) - \ln(M^t))}{\Delta t} \text{ (en \% j}^{-1}\text{)}$$

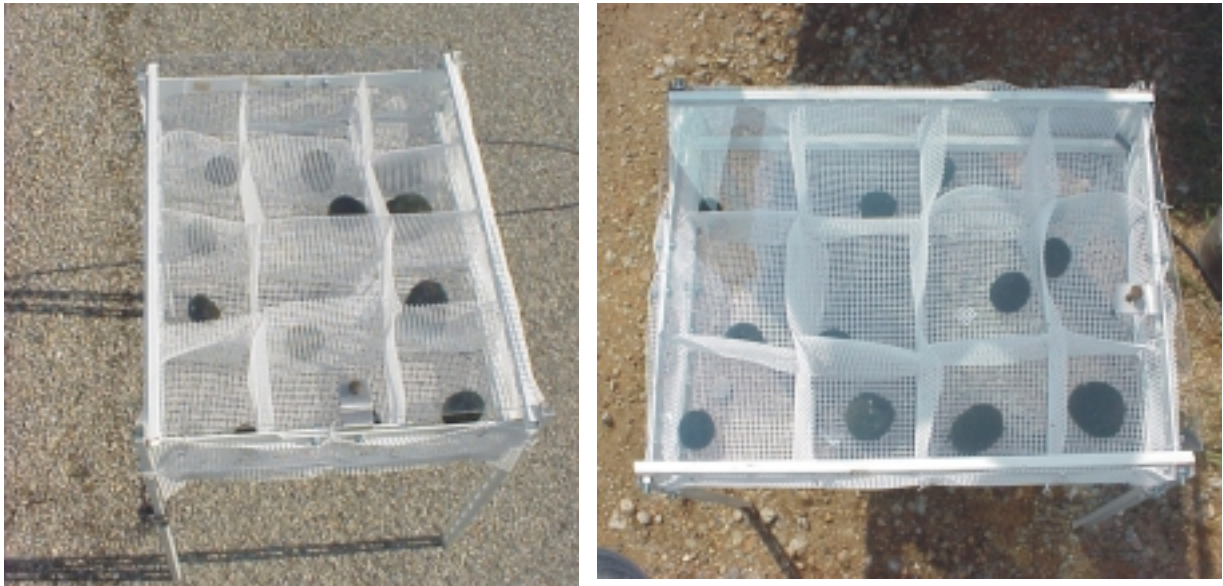


Photo III-4 : Individus de *V. aegagropila* dans les casiers conçus

Les données d'intensité lumineuse ont été acquises auprès de Météo-France pour la station de Port la Nouvelle (Figure III-2), la température et la salinité à partir des données REPHY de l'Ifremer (Figure III-3). La température et l'intensité lumineuse ont été utilisées pour simuler les variations temporelles du taux de croissance (estimés à partir des productions photosynthétiques et transformés en taux de croissance comme décrit p 43).

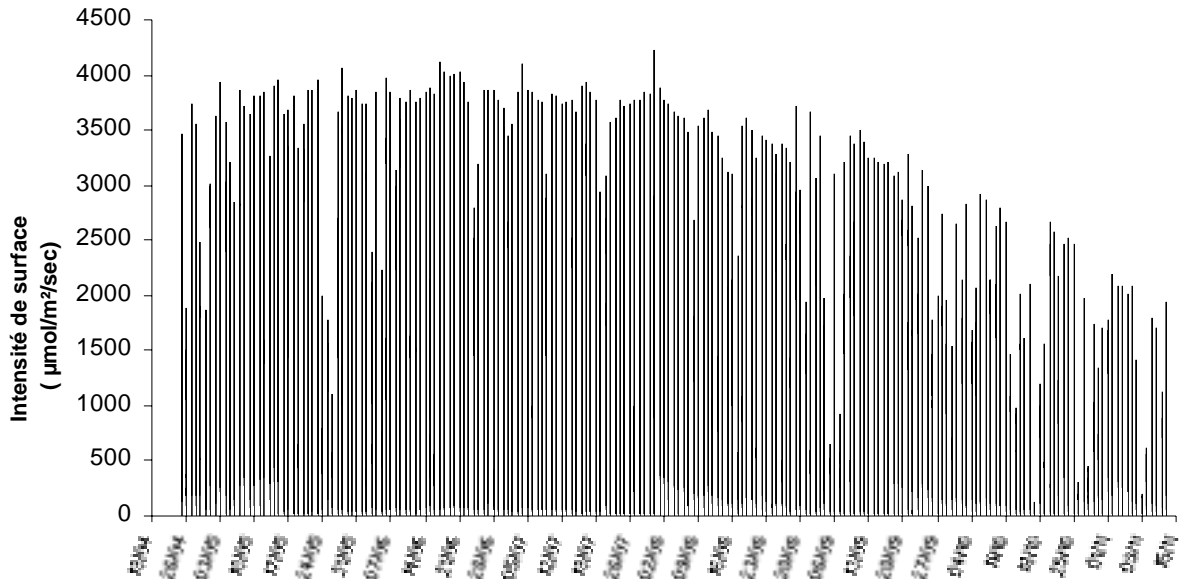


Figure III-2 : Rayonnement global entre le 25 avril et le 13 novembre 2003 en micro-moles de photons par seconde et par m^2 .

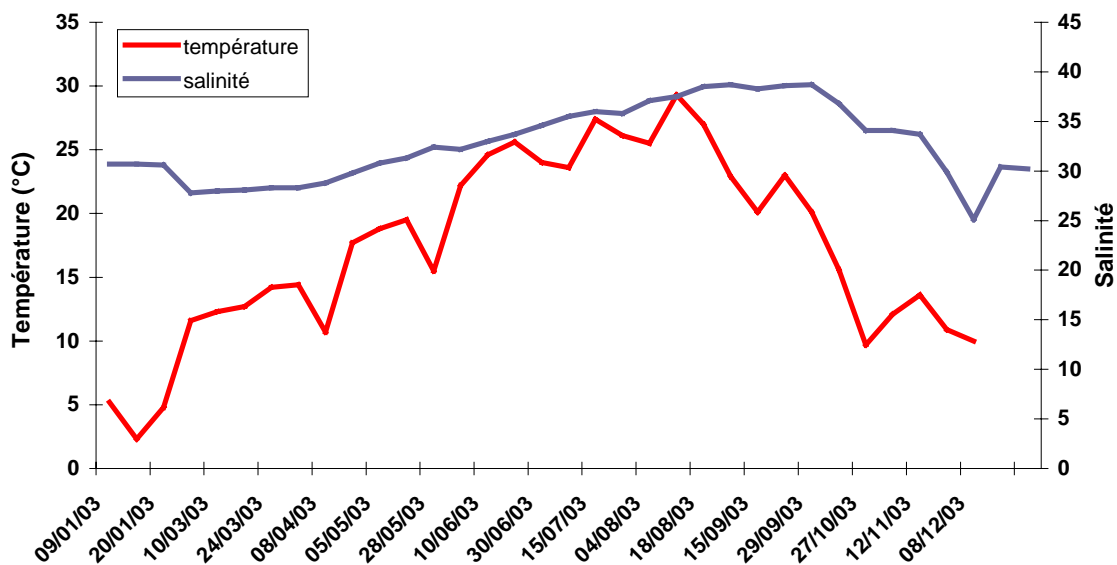


Figure III-3: Evolution de la température et de la salinité durant l'année 2003 dans l'étang de Salses-Leucate (données REPHY).

► Teneurs C/N/P *in situ*

Une banque d'échantillons de la population naturelle a été constituée au cours d'une année. Le site de prélèvement se situe sur le bord ouest de l'anse du Paurel. La fréquence de prélèvement au cours de l'année a varié entre deux semaines et un mois. Une fois prélevés, plusieurs individus sont fragmentés et nettoyés avec de l'eau de mer. Plusieurs algues sont donc utilisées pour obtenir un échantillon moyen. Les

échantillons sont ensuite conservés au congélateur. La banque d'échantillons couvre la période entre avril 2003 et octobre 2004.

Les échantillons congelés sont ensuite lyophilisés, broyés en poudre fine et conservés à l'abri de l'humidité. Les protocoles et méthodes d'analyses C/N/P sont identiques à ceux de l'expérience des quotas et sont présentés en annexe (VIII.2.1, p201 ; VIII.2.2, p 201).

III.1.5. *Présentation et formulation du modèle de croissance à Quotas*

► **Formulation du modèle de croissance à Quotas internes N et P**

Ayant déterminé les paramètres physiologiques de croissance de l'algue selon la température et la lumière, les paramètres physiologiques de quotas minimums de croissance de l'algue en azote et en phosphore, et les capacités de pompage des nutriments, il est maintenant possible de simuler la croissance de l'algue et l'évolution de ses teneurs internes en azote et phosphore.

Le modèle de Droop est un système d'équations différentielles formulant l'évolution des quotas internes en azote et en phosphore ainsi que la biomasse (Droop, 1973). Les équations différentielles traduisant l'évolution des teneurs en azote et en phosphore ont un terme de gain (absorption des sels nutritifs dans l'eau selon leur capacité et la concentration dans le milieu), et un terme de perte lié à l'accroissement de biomasse.

En se basant les travaux de Cerco *et al.* (2004), de Jang et Baglama (2004), de Bernard *et al.* (2001), de Bernard *et al.* (1995) et de Droop (1973), il est possible d'écrire spécifiquement ce système d'équations différentielles à notre cas d'étude pour *V. aegagropila*:

$$(a) : \frac{dQ_N(t)}{dt} = \left(V_{NO_3}^{\max} \frac{C_{NO_3}(t)}{K_{NO_3} + C_{NO_3}(t)} + a_{NH_4} C_{NH_4}(t) \right) \frac{M_N}{10^6} - \left(\mu_{\max} f_1(I(t)) f_2(T(t)) \min \left\{ 1 - \frac{Q_N^{\min}}{Q_N(t)} ; 1 - \frac{Q_P^{\min}}{Q_P(t)} \right\} - 1.26T(t) - 8.53 \right) \frac{2M_C}{Q_C 10^6} Q_N(t)$$

$$(b) : \frac{dQ_P(t)}{dt} = \left(V_{PO_4}^{\max} \frac{C_{PO_4}(t)}{K_{PO_4} + C_{PO_4}(t)} \right) \frac{M_P}{10^6} - \left(\mu_{\max} f_1(I(t)) f_2(T(t)) \min \left\{ 1 - \frac{Q_N^{\min}}{Q_N(t)} ; 1 - \frac{Q_P^{\min}}{Q_P(t)} \right\} - 1.26T(t) - 8.53 \right) \frac{2M_C}{Q_C 10^6} Q_P(t)$$

$$(c) : \frac{dB(t)}{dt} = \left(\mu_{\max} f_1(I(t)) f_2(T(t)) \min \left\{ 1 - \frac{Q_N^{\min}}{Q_N(t)} ; 1 - \frac{Q_P^{\min}}{Q_P(t)} \right\} - 1.26T(t) - 8.53 \right) \frac{2M_C}{Q_C 10^6} B(t)$$

Équation 2 : a) Evolution du Quota en azote dans les algues au cours du temps ; b) Evolution du Quota en phosphore dans les algues au cours du temps ; c) Evolution de la biomasse au cours du temps

Liste des variables

Q_N : Quota interne d'azote (sans unité)

Q_P : Quota interne en phosphore (sans unité)

B : Biomasse de l'algue (g)

Liste des paramètres :

$V_{NO_3}^{\max}$: Vitesse maximale d'absorption des nitrates ($\mu\text{mol}/\text{h}/\text{gPS}$)

K_{NO_3} : Constante de demi-saturation pour l'absorption des nitrates ($\mu\text{mol}/\text{l}$)

a_{NH_4} : Vitesse d'absorption de l'ammonium ($\mu\text{mol}/\text{h}/\text{gPS}/(\mu\text{mol}/\text{l})$)

Q_N^{\min} : Quota minimum en azote pour l'algue (sans unité)

$V_{PO_4}^{\max}$: Vitesse maximale d'absorption des phosphates ($\mu\text{mol}/\text{h}/\text{gPS}$)

K_{PO_4} : Constante de demi-saturation pour l'absorption des phosphates ($\mu\text{mol}/\text{l}$)

Q_P^{\min} : Quota minimum en phosphore pour l'algue (sans unité)

M_P : Masse molaire du phosphore ($\text{g}\cdot\text{mol}^{-1}$)

M_N : Masse molaire de l'azote ($\text{g}\cdot\text{mol}^{-1}$)

M_C : Masse molaire du carbone ($\text{g}\cdot\text{mol}^{-1}$)

Q_C : Quota interne moyen de carbone dans les algues (sans unité)

Liste des forçages

$T(t)$: Forçage de température au cours du temps ($^{\circ}\text{C}$)

$I(t)$: Forçage de lumière au cours du temps ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$)

$C_{NO_3}(t)$: Concentration des nitrates au cours du temps (Figure III-4,c)

$C_{NH_4}(t)$: Concentration de l'ammonium au cours du temps (Figure III-4,c)

$C_{PO_4}(t)$: Concentration des phosphates au cours du temps (Figure III-4,c)

f_1 : Modèle de limitation de la croissance par la température (Figure III-4,a)

f_2 : Modèle de limitation de la croissance par la lumière (Figure III-4,b)

μ_{\max} : Taux de croissance maximal ($\%/h$)

Tableau 8 : Listes des paramètres, des variables et des forçages appliqués au modèle de croissance à quota

► Forçages

Les forçages appliqués au modèle de Droop pour l'année 2003-2004 sont présentés ci dessous :

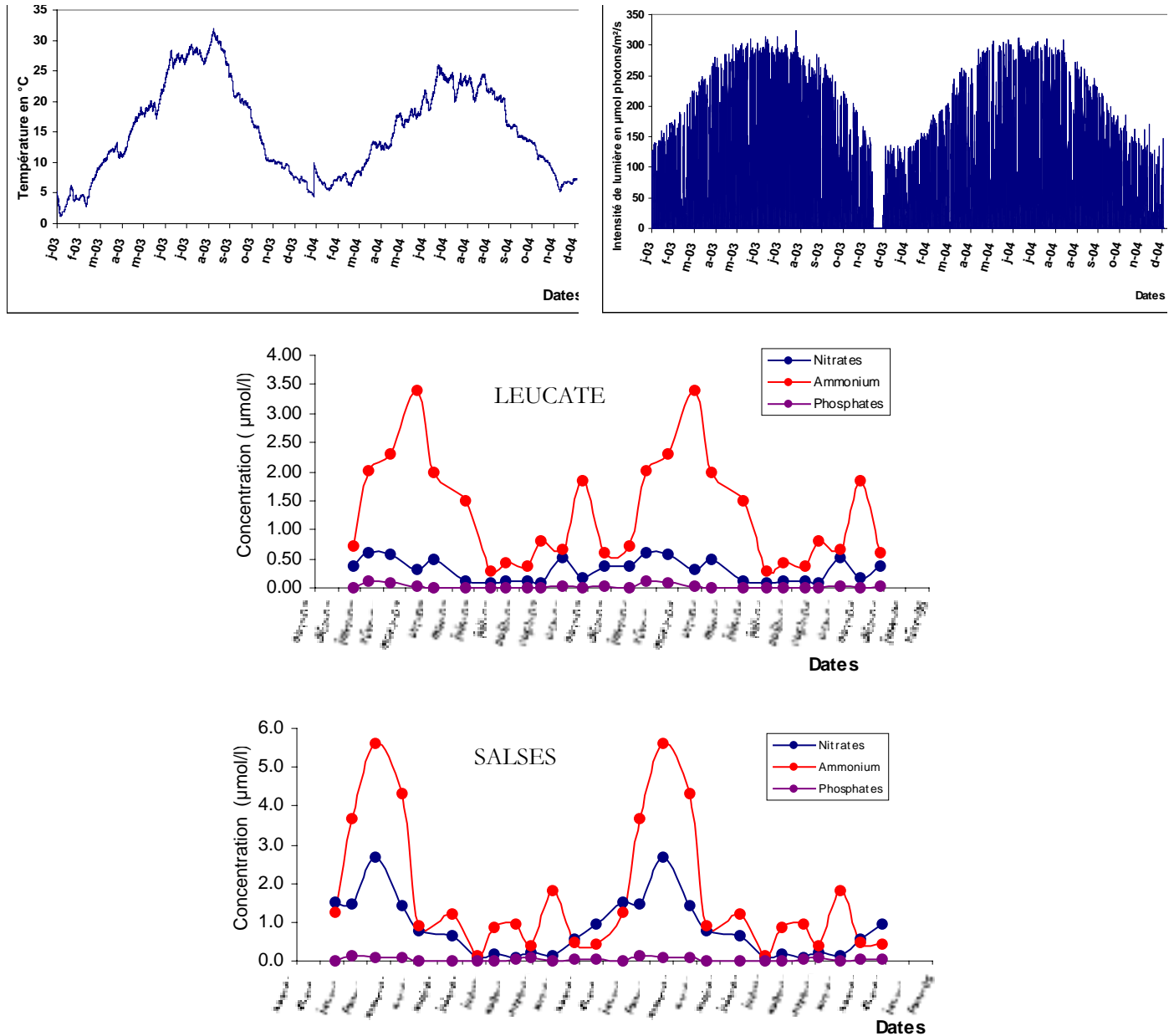


Figure III-4 : Forçages appliqués pour l'année 2002-2003: (a) en température. (b) en lumière (1m de fond, coefficient d'absorption=0,5 m⁻¹). (c) forçage en nutriments dans l'étang de Leucate (nord de l'étang). (d) forçage en nutriments dans l'étang de Salses (sud de l'étang).

Les forçages en température sont issus des données du REPHY, en lumière des données Météo-France, et en sels nutritifs des concentrations d'un cycle annuel de 1998 (Ifremer, Creocan, UM II, 2000).

III.2.Résultats

III.2.1. Capacités photosynthétiques

Le Tableau 9 expose les paramètres du modèle Michaelien ajusté aux courbes P/I issues des expériences réalisées aux mois d'avril et d'octobre.

T (°C)	Taux de Respiration ($\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{ ps h}^{-1}$)		P_{max} ($\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{ ps h}^{-1}$)		I_k ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		R-squared (%)	
	Avril	Octobre	Avril	Octobre	Avril	Octobre	Avril	Octobre
	9°C	0.7 1.2	6.4 6.5 3.6	13.3 ± 0.5 12.4 ± 0.6	13.0 ± 0.6 22.9 ± 0.9 14.2 ± 1.9	73.9 ± 9 193.9 ± 21.8	30.7 ± 0.8 47.6 ± 7.7 22.4 ± 14.9	99.2 99.6
12°C	0.9 2.4 1.5	8 6.2 4.6	24.1 ± 0.3 22.7 ± 2.3 20.4 ± 1.4	18.6 ± 0.3 18.0 ± 2.8 20.3 ± 1.4	91.8 ± 2.5 43.6 ± 30.8 87.4 ± 13.8	56.6 ± 3.5 63.4 ± 33.7 23.6 ± 8.0	98.9 99.8 94.6	99.8 84.4 93.1
16°C	1.1 5.1 13.6	9.9 7.8 11.7	28.1 ± 0.9 39.1 ± 1.2 33.2 ± 1.7	49.4 ± 2.2 24.7 ± 1.3 35.8 ± 1.2	91.8 ± 8.6 126.9 ± 5.3 35.6 ± 12.5	27.3 ± 5.6 41.5 ± 9 71.0 ± 8.2	98.9 99.8 98.5	97.6 97.2 99.3
20°C	5.2 5 4.4	12.6 16 12.8	41.3 ± 2.8 36.0 ± 1.5 42.3 ± 1.2	59.1 ± 2.0 62.0 ± 2.1 56.3 ± 2.2	98.3 ± 22.5 96.2 ± 9.6 82.2 ± 7.5	78.2 ± 8.7 31.8 ± 4.6 35.1 ± 5.6	99.3 97.3 99.3	99.3 98.7 98.5
22°C	8 8	18.9 14.8 17.4	52.2 ± 0.7 37.2 ± 0.8	85.9 ± 1.6 86.6 ± 3.1 84.1 ± 2.8	116.3 ± 4.5 70.1 ± 4.6	75.8 ± 4.8 51.4 ± 6.7 66.0 ± 7.6	99.8 99.8	99.8 99.0 99.3
25°C	7.1 5.5 7.5	21.1 31.9 30.5	45.5 ± 0.8 43.3 ± 0.7 44.0 ± 0.5	129.9 ± 6.6 113.9 ± 4.8 135.6 ± 11.6	78.4 ± 6 $103. \pm 14.7$ 89.3 ± 9	78.7 ± 12.9 36.5 ± 6.3 90.1 ± 23.8	99.8 99.8 99.9	98.6 98.1 96.8
26°C		23.2 28.7 21.2		117.6 ± 5.2 101.7 ± 3.3 124.3 ± 7		57.6 ± 9 64.1 ± 7.2 51.8 ± 10.6		98.7 99.3 97.7

Tableau 9 : Taux de respiration et paramètres du modèle Michaelien pour les réplicats de toutes les températures testées de

Les taux de respiration montrent pour les deux périodes un accroissement relativement linéaire avec la température (Figure III-6et Tableau 9). Ces taux sont largement plus importants pour les individus du mois d'octobre (6 à 30 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$ de 9°C à 25°C) que ceux d'avril (1 à 10 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$ de 9°C à 25°C). En octobre, à une même température, le taux de respiration est proche pour chacun des réplicats. En avril la variabilité semble plus importante notamment à 16°C et à 22°C, où une différence importante existe entre les réplicats.

Pour chacune des deux périodes testées, les plus forts P_{max} ont été observés à la température de 22°C pour en avril (52,2 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$), et de 25°C en octobre (135,6 $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$). Pour

la période d'avril, les valeurs de I_k varient de 35 à 193 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, et de 22 à 90 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour la période d'octobre. Pour toutes les expérimentations, les ajustements du modèle Michaelis-Menten pour les deux périodes sont bons avec des R^2 toujours supérieurs à 76% (Tableau 9).

Pour les deux périodes d'études, les productions brutes maximales augmentent avec la température (Tableau 9 et Figure III-5). Cette augmentation est plus marquée en octobre qu'en avril, à partir des températures de 16°C. La variabilité inter-réplicats est faible, seul le réplicat à 16°C d'octobre présente des caractéristiques différentes marquées. Sinon pour les individus d'avril et ceux d'octobre, les productions photosynthétiques sont de même ordre de grandeur pour les faibles températures (9, 12 et 16°C). Par contre à partir des températures proche de 20°C, les productions photosynthétiques des individus d'octobre augmentent fortement et sont bien plus importantes que les productions photosynthétiques brutes des échantillons d'avril. Les P_{max} sont significativement différents pour les deux périodes (test Wilcoxon, $N=16$ $p<0,05$).

Concernant les paramètres I_k , d'une manière générale ils sont d'autant plus élevés que la température augmente pour la période d'octobre tandis qu'il est difficile de distinguer une tendance pour les mesures d'avril où ils présentent une forte variabilité. Sur les deux périodes d'études, les échantillons présentent une nouvelle fois des différences significatives (test de Wilcoxon, $N=16$ $p<0,01$).

Le rapport P_{max}/I_k est plus important pour les mesures effectuées sur des individus récoltés en octobre que pour ceux récoltés en avril, ce qui suggère une meilleure efficacité photosynthétique des algues en octobre (Figure III-6). De plus, ce rapport augmente avec la température, ce qui signifie que les rendements photosynthétiques pour les faibles intensités lumineuses sont plus importants aux températures plus élevées.

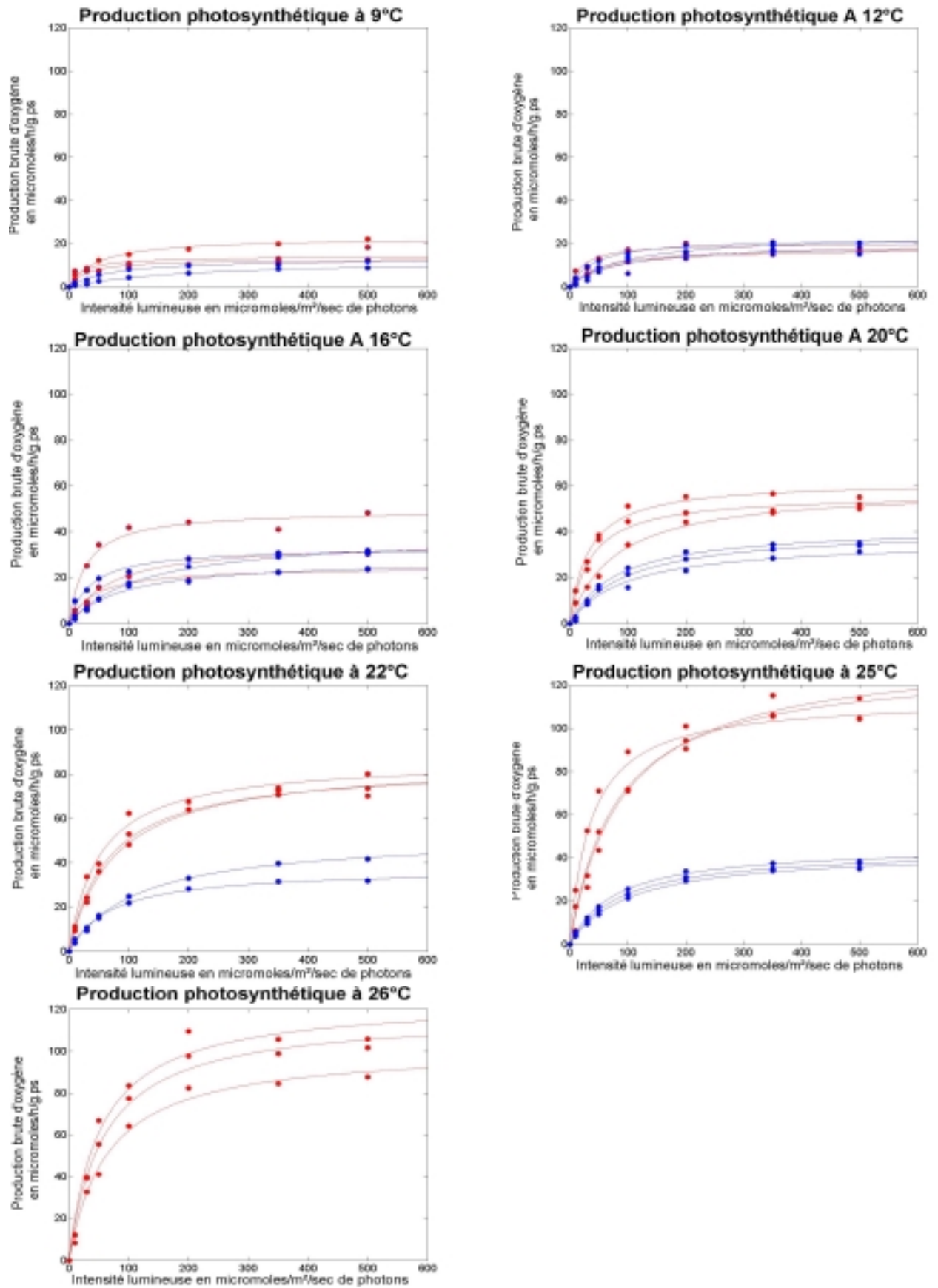


Figure III-5 : Courbes P/I obtenues en avril (en rouge) et en octobre (en bleu) à différentes températures

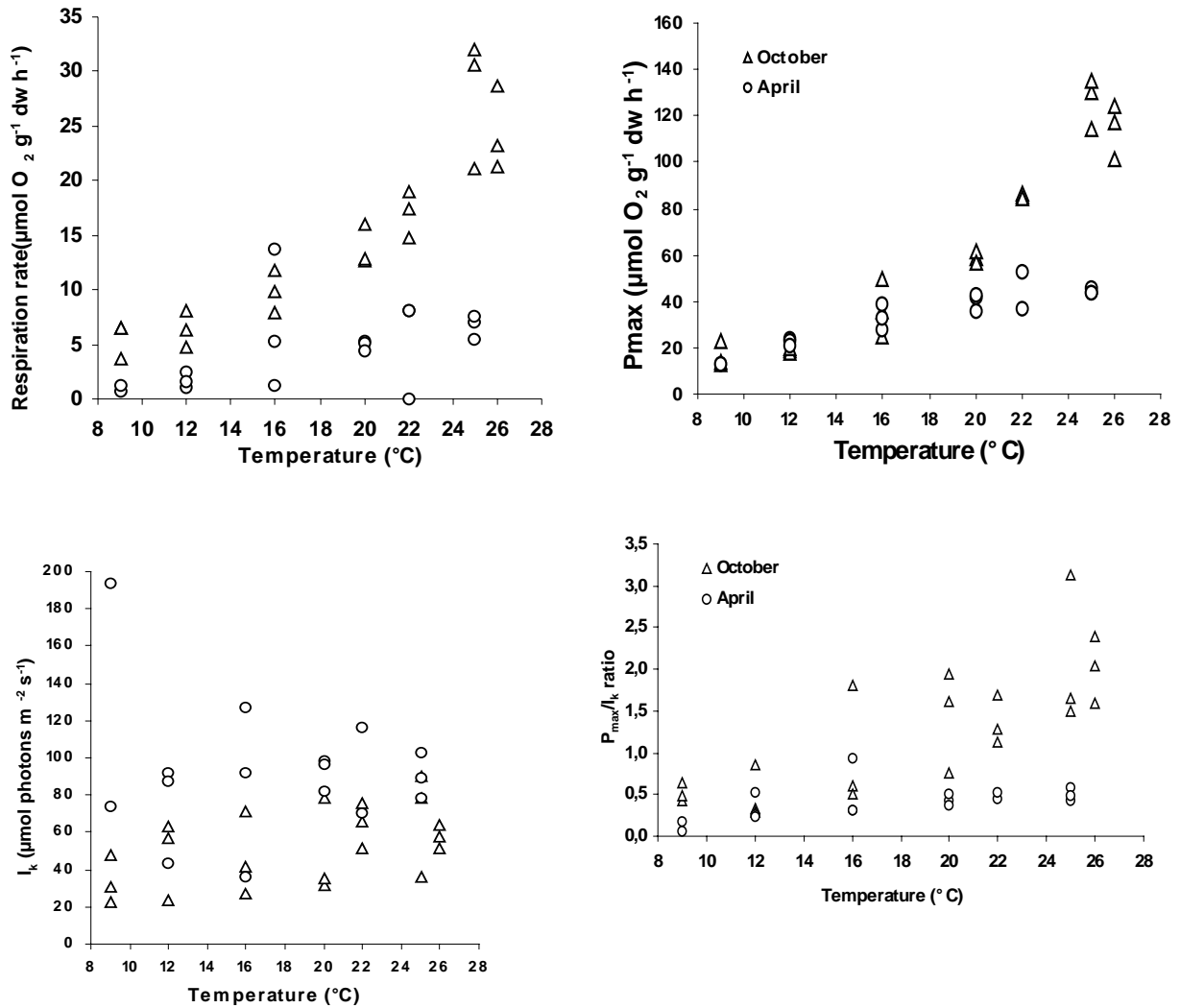
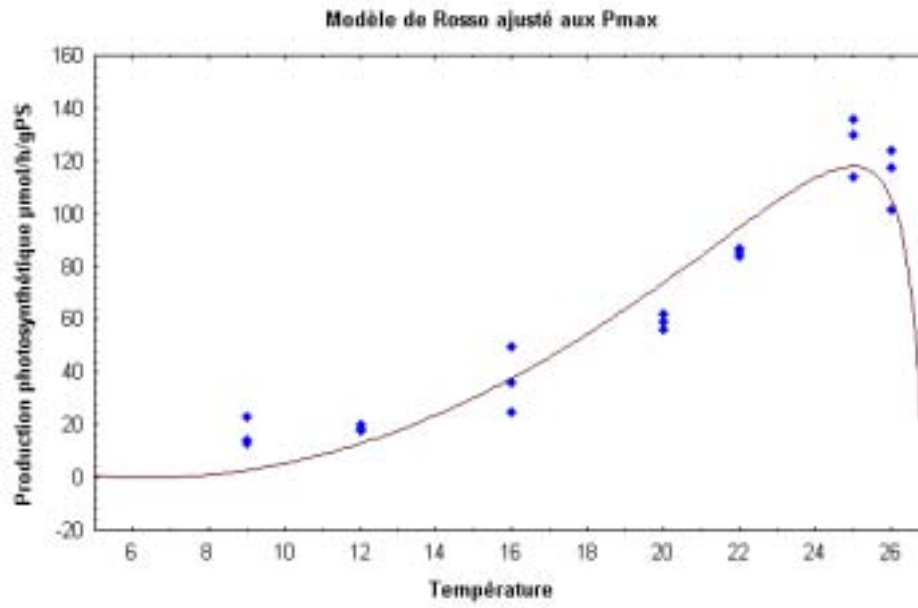


Figure III-6 : Evolution des paramètres estimés selon la température (P_{max} , I_k , rapport P_{max}/I_k , respiration)

Les P_{max} ont été utilisés pour ajuster les modèles de température. Celui qui a le meilleur ajustement ($R^2=92\%$) est le modèle de Rosso dont les paramètres sont présentés Figure III-7. La température optimale est de 25°C , la température minimale est estimée à $6,4^\circ\text{C}$ et maximale à $26,8^\circ\text{C}$. Si ce modèle a un bon ajustement il faut être prudent quant à l'interprétation de la brusque chute de production au-dessus de 25°C . Les données ne permettent pas de vérifier ou de justifier ces productions au-delà de 26°C .



Tmin (°C)	Tmax (°C)	Popt (µmol O ₂ /h/gPS)	Variance expliquée
6.39	26.85	118	92%

Figure III-7 : Modèle de Rosso ajusté aux paramètres Pmax en fonction de la température

III.2.2. Quotas internes (N,P) de limitation de croissance

► Taux de croissance au cours de l'expérience

Au début de l'expérience le taux de croissance observé était d'environ 6%/j pour chacune des conditions nutritives. Au bout d'un mois, ce taux de croissance a baissé à 2% par jour (Figure III-8). Même sans limitation par l'azote ou le phosphore, on observe une diminution de croissance suggérant une limitation par un autre facteur que les sels nutritifs. Lors du changement du milieu de culture au bout d'un mois, on observe ensuite un regain de croissance pour tous les aquariums. La diminution des taux de croissance, même en situation de non limitation en azote et en phosphore, laisse supposer que d'autres facteurs sont devenus limitant (certains oligo-éléments ou vitamines).

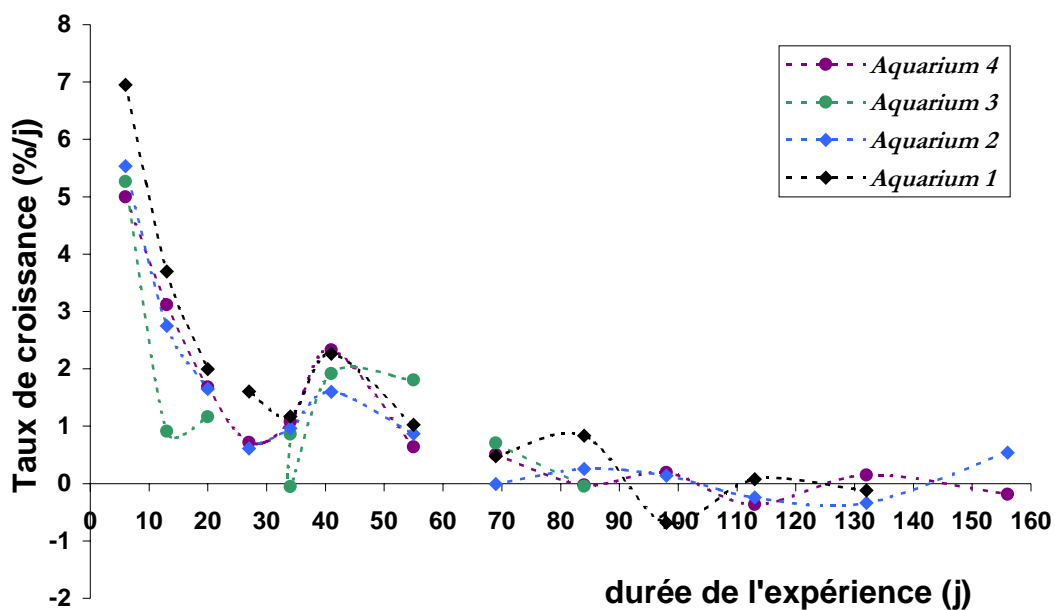


Figure III-8 : Taux de croissance (%/j) au cours de l'expérience dans les 4 aquariums

Malgré les problèmes rencontrés (diminution de croissance), il est tout de même intéressant d'étudier les évolutions des teneurs tissulaires (C/N/P) dans les algues issues des différentes conditions nutritives. L'estimation d'un quota minimal de croissance est acceptable dans la mesure où nous le surestimerons légèrement puisque sans limitation, les algues auraient pu croître et abaisser leurs teneurs d'avantage.

► **Evolution des Quotas internes (C/N/P) et détermination des quotas minima de croissance**

Pour le phosphore

Dans les aquariums avec des apports de phosphore (n°1 et n°4), les algues ont pu stocker jusqu'à 1,2% de leur masse sèche en phosphore dans leurs tissus, soit près de 10 fois la teneur moyenne naturelle mesurée. Dans l'aquarium 2, le taux de croissance devient nul au bout de 69 jours d'expérience et la teneur en phosphore se stabilise à 0,03%, valeur que nous attribuons au quota minimal de croissance. L'algue peut finalement stocker de manière très importante le phosphore dans ses tissus (1,2%) et d'autre part croître jusqu'à des teneurs faibles (0,03%). Le rapport entre le quota maximal et minimal est très élevé (proche de 40).

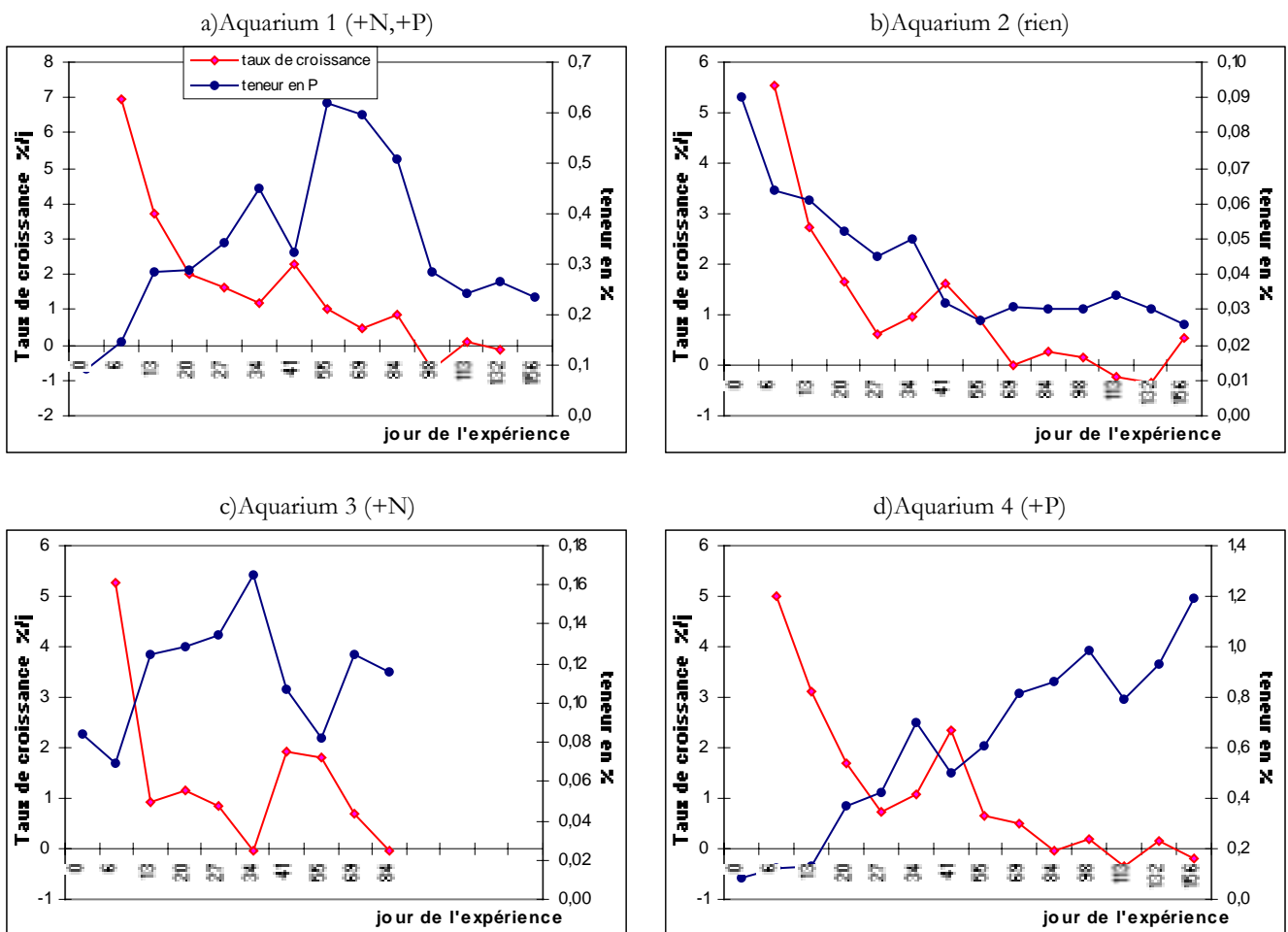


Figure III-9 : Evolution des teneurs internes massique en phosphore (% de poids sec) et du taux de croissance dans les aquariums

Pour l'azote

Dans les aquariums avec enrichissement en azote (n°1 et n°3), les algues maintiennent leurs teneurs en azote à près de 2%. Le quota minimal de croissance pour l'azote est proche de 0,55% (aquarium 2, arrêt de croissance au 69^{ème} jour). Pour l'aquarium 4, l'arrêt de croissance a eu lieu au bout de 84 jours et la teneur en azote s'est stabilisée à 0,5%. Le rapport entre le quota maximal observé en azote et le quota minimal est de 4, largement plus faible que pour le phosphore.

Le rapport atomique des deux quotas minima de croissance Azote/Phosphore pour *V. aegagropila* est de 37,9 tandis que le rapport atomique des quotas maxima est de 4,1.

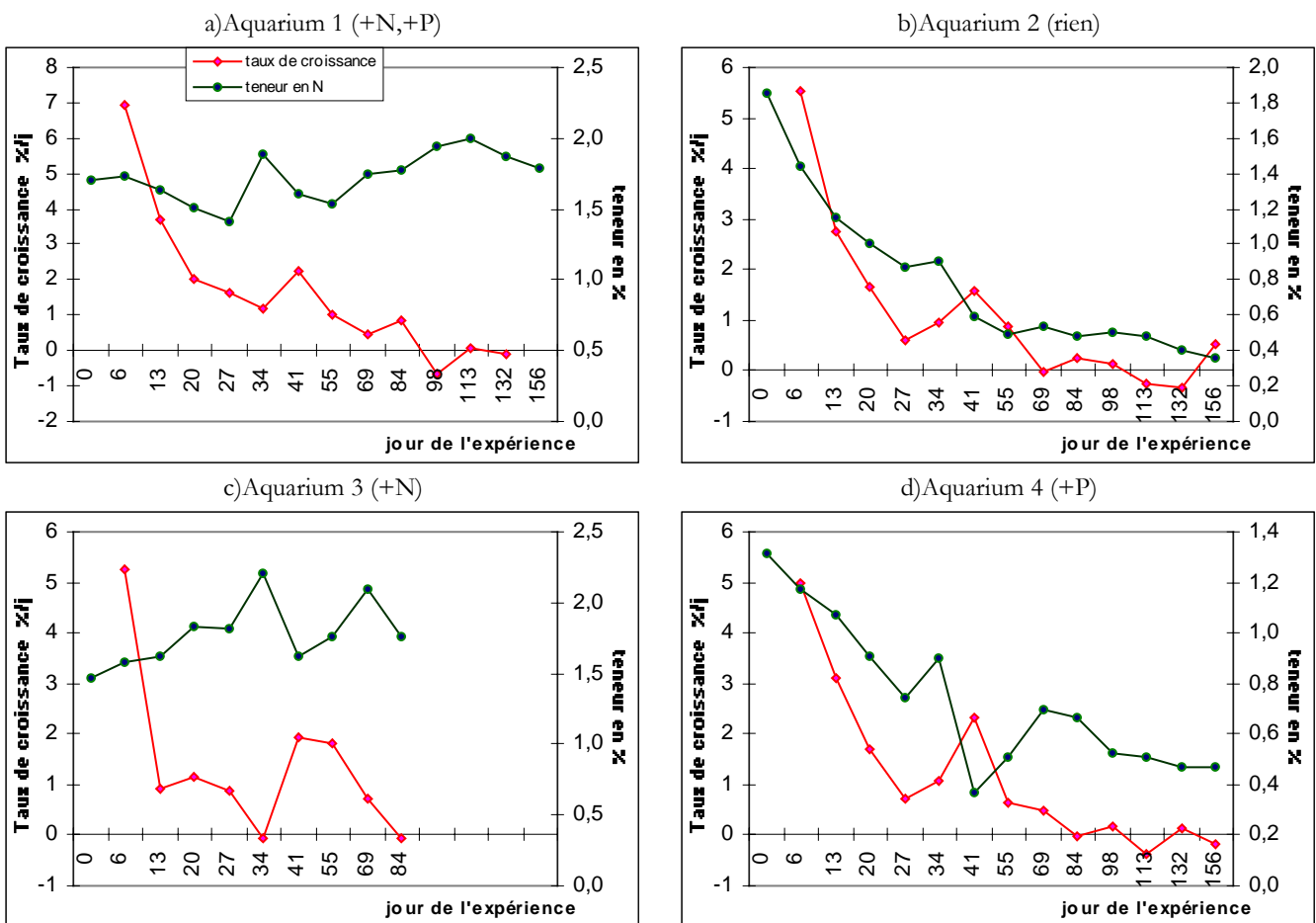


Figure III-10 : Evolution des teneurs massique en azote des algues (% de poids sec) et du taux de croissance dans les aquariums

Pour le carbone

Pour toutes les conditions nutritives, les teneurs en carbone augmentent. Si initialement dans chaque aquarium les algues avaient des teneurs en C à environ 12%, les teneurs en fin d'expérience atteignent 17 à 18% pour les algues limitées en azote (Aq 2 et Aq 4) et proche de 13% pour les algues non limitées en azote (Aq 1 et Aq 3).

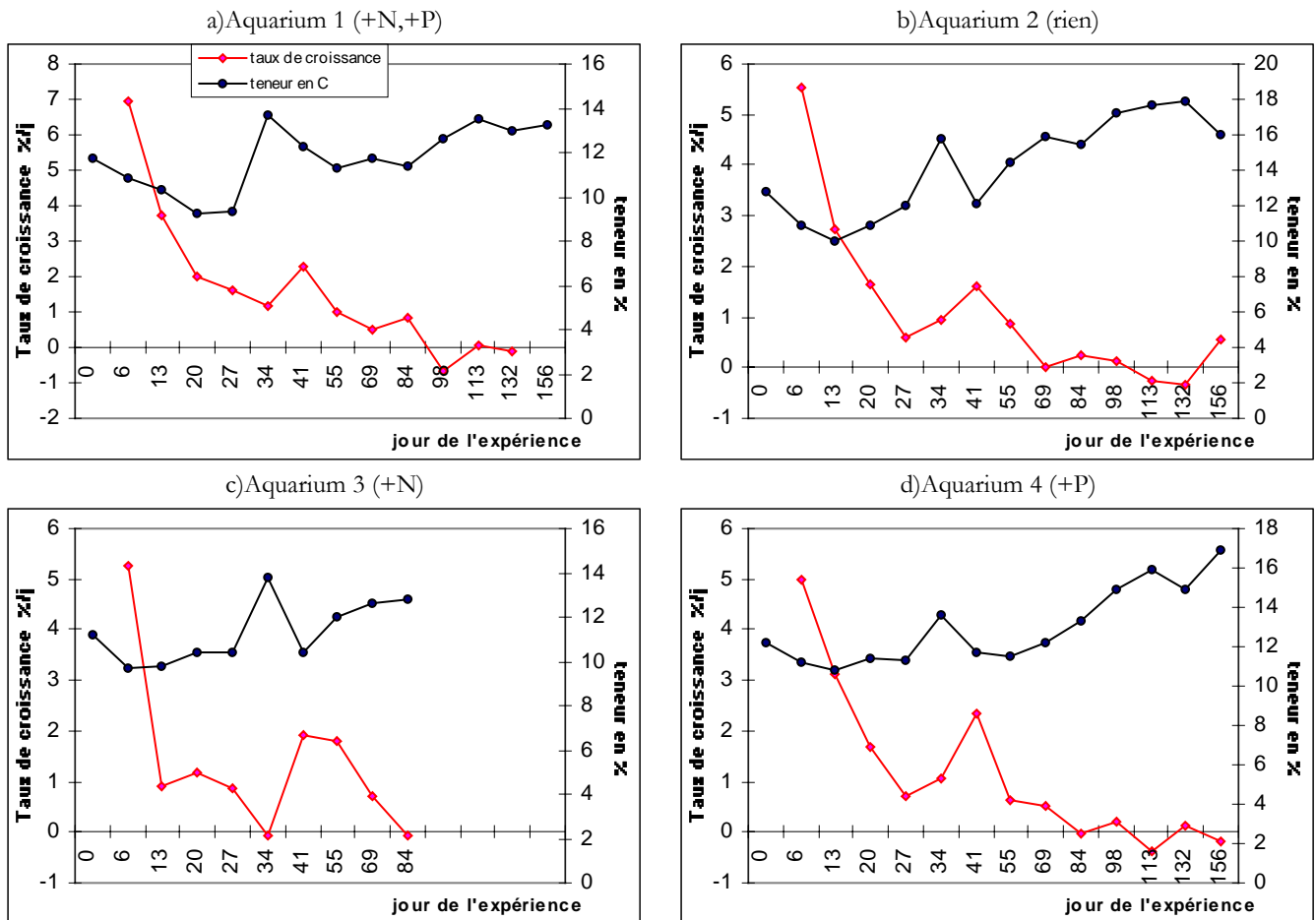


Figure III-11 : Evolution des teneurs massique en Carbone des algues (% de poids sec) et du taux de croissance dans les Aquariums

Rapports atomiques N/P et C/N

Pour l'aquarium 1 enrichi en azote et phosphore, le rapport atomique C/N se stabilise à des valeurs entre 8 et 9. Le rapport N/P élevé initialement, diminue fortement et se stabilise à des valeurs proches de 15 en fin d'expérience. L'algue stocke plus rapidement du phosphore que de l'azote.

Pour l'aquarium 2 sans apport nutritif, le rapport C/N augmente régulièrement au cours de l'expérience d'une valeur initiale de 9 à une valeur finale de 55. Pour le rapport N/P, il diminue régulièrement de 48 à 32. Sans éléments nutritifs le rapport N/P devrait rester constant. Or il diminue ce qui révèle que soit il existait une légère contamination en phosphore dans l'aquarium, soit que l'algue excrète de l'azote dans son métabolisme.

Pour l'aquarium 3 limité en phosphore, le rapport C/N reste entre 7 et 10 au cours de l'expérience. Le rapport N/P garde des valeurs élevées entre 30 et 45.

Pour l'aquarium 4 limité en azote, le rapport C/N augmente régulièrement de 15 au début à 45 à la fin de l'expérience. Le rapport N/P diminue en 27 jours de 37 à 7, puis jusqu'à 2,5 en fin d'expérience.

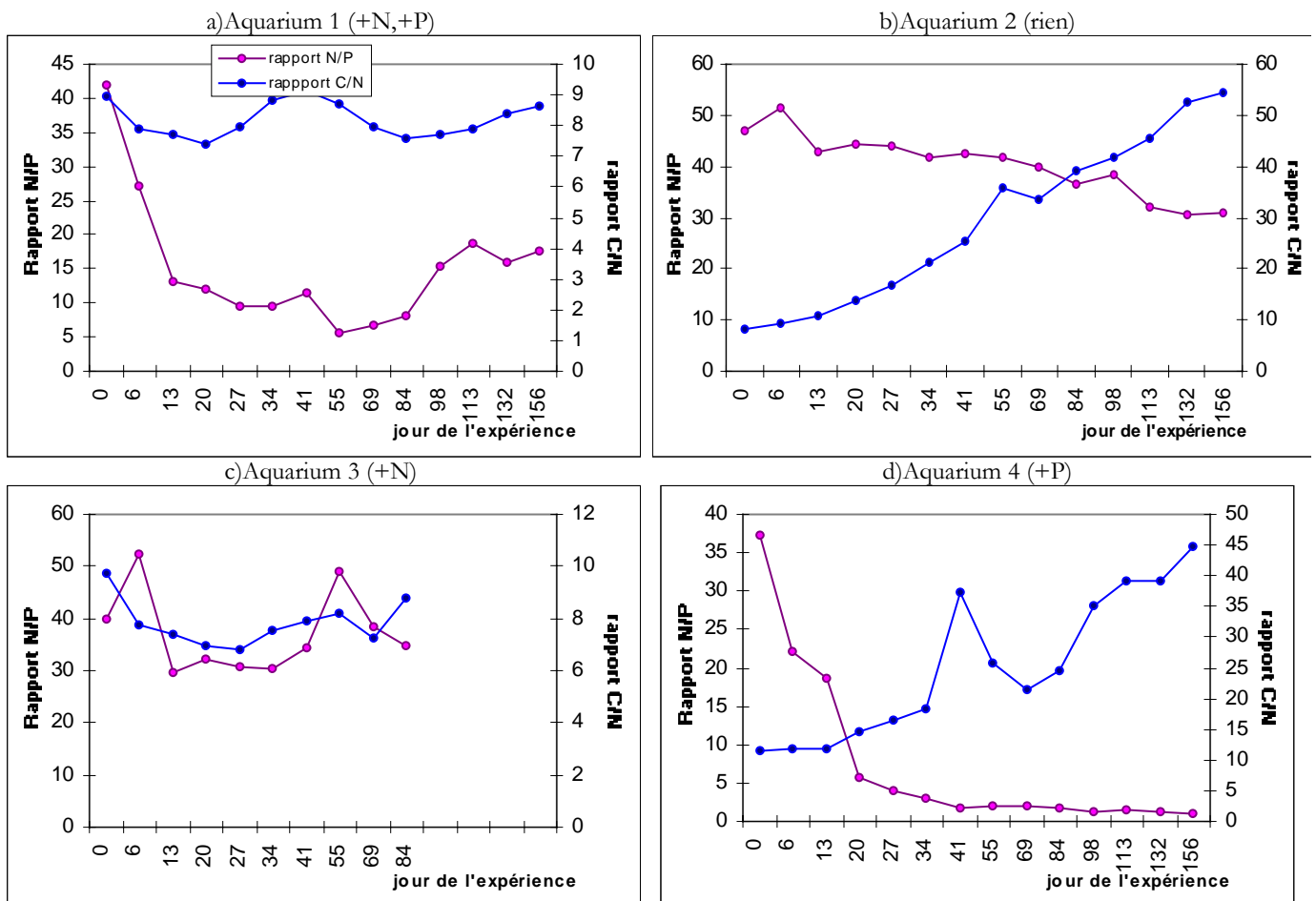


Figure III-12 : Evolution des rapports N/P et C/N dans les tissus des algues des différentes expériences

Avec des apports nutritifs, les rapports C/N/P sont de 380/43/1 en début d'expérience et sont de 155/18/1 en fin. Sans apports nutritifs, les rapports passent de 380/43/1 à 1700/30/1 en fin d'expérience.

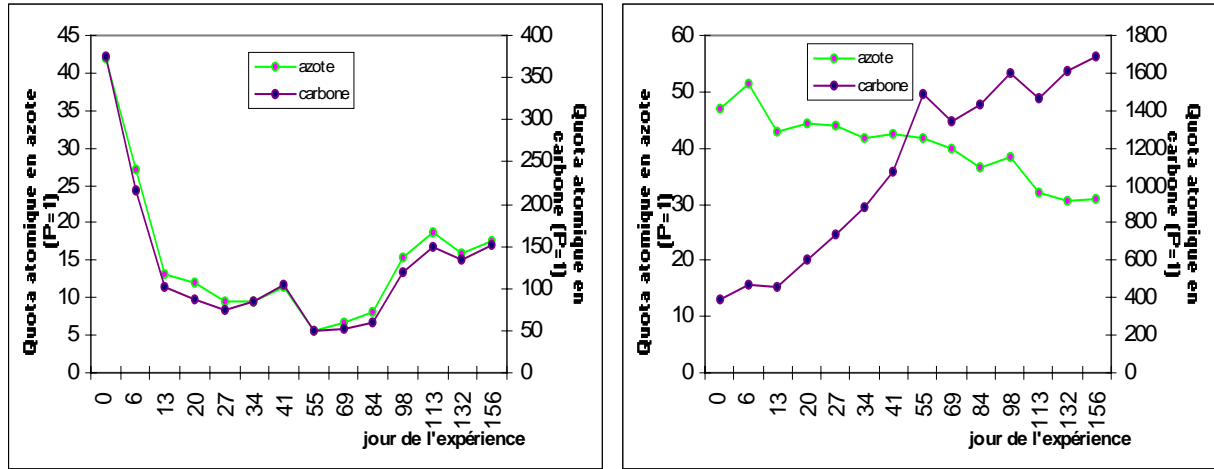


Figure III-13 :Evolution des rapports C/N/P (P=1 unité) pour les aquariums avec apports

► Teneur en oligo-éléments

On peut distinguer deux classes d'éléments présents dans les tissus des algues : les macroéléments (N, P, C, H, O, K, Ca, Mg, S mesurés en %) et les oligo-éléments (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Al, Ni, Co, Mo, I, Br, F mesurés en ppm) (Heller *et al.*, 1998). Leur variation dans les tissus dépend de la chimie de l'eau de mer du milieu, tandis que les besoins en ces oligo-éléments peuvent être variables d'une espèce d'algue à une autre.

-**L'azote** est un constituant des protéines, des pigments et des acides nucléiques.

-**Le phosphore** intervient dans les échanges d'énergie et réactions métaboliques. Il intervient dans les réactions d'oxydo-réduction et d'échanges d'électrons. Il se retrouve également dans les phospho-lipides.

-**Le magnésium** est un constituant de la chlorophylle et aussi un activateur d'enzymes comme l'ATPase (hydrolyse l'ATP), les kinases (phosphorylation des sucres).

-**Le potassium** est présent sous forme ionique K^+ dans le liquide intracellulaire au niveau des vacuoles. C'est le cation le plus important pour la pression osmotique (pompe K^+) et donc la turgescence des vacuoles. Il active pas moins de 60 enzymes et intervient directement ou indirectement dans la photosynthèse, la synthèse de polysaccharides et la synthèse de protéines.

-Le **sodium** a un rôle équivalent au potassium.

-Le **soufre** intervient dans la réduction des nitrates. Sa carence peut diminuer les teneurs en chlorophylle.

-**Le fer** se retrouve dans les cellules dans de nombreux catalyseurs biochimiques d'oxydoréduction. Par exemple il est un des composants de la nitrite réductase. Il intervient également dans des protéines au niveau du transfert d'électrons de la photosynthèse ou respiration. Le pH peut provoquer des carences en fer, ainsi qu'un blocage au niveau du métabolisme de la chlorophylle.

-**Le cuivre** a le même niveau de valence que le fer et intervient dans des réactions à oxydoréduction. A forte dose il peut devenir toxique du fait d'une affinité avec le N des peptides ce qui peut entraîner l'inactivation d'enzymes contaminées.

-**Le molybdène** est nécessaire à des quantités infimes mais indispensable à la réduction des nitrates.

-**Le manganèse** joue un rôle dans diverses réactions d'oxydoréduction de la photosynthèse, dans l'hydrolyse de peptides ainsi que dans certaines décarboxylations.

-**Le zinc** est un composant de certaines enzymes (phosphatase alcaline, carboxypeptidase).

Nous avons vu qu'il existait durant l'expérience une limitation de croissance autre que par l'azote et le phosphore dans le milieu de culture. Cinq éléments ont été analysés (zinc, fer, cuivre, magnésium, manganèse) dans des échantillons d'algues provenant de chacun des aquariums de l'expérience menés sur les quotas internes ainsi que sur 5 échantillons d'algues de la population naturelle. Les résultats des analyses sont présentés dans la Figure III-14.

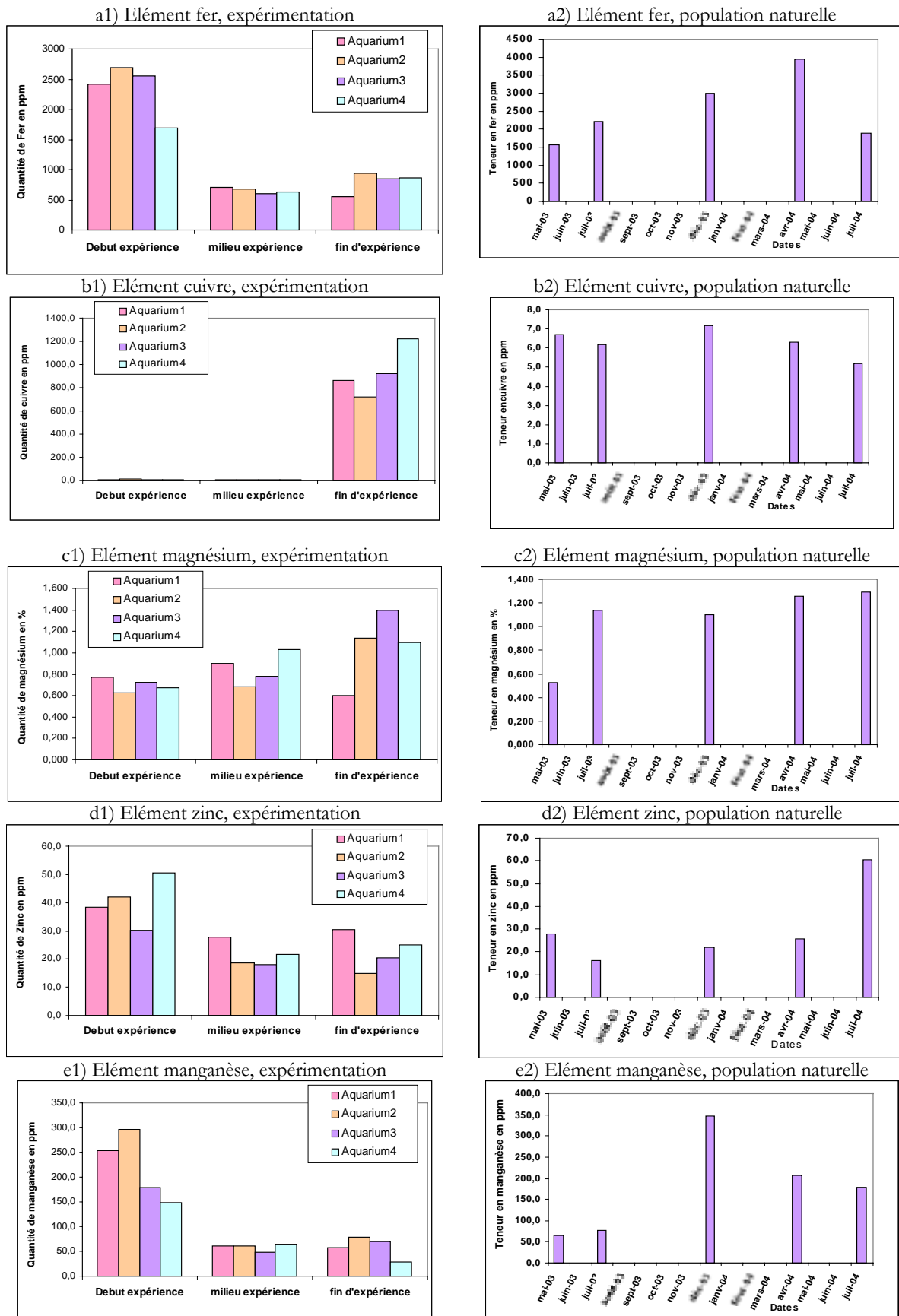


Figure III-14 : Teneur en éléments métalliques dans les algues durant l'expérience des Quotas et dans la population naturelle

Pour les cinq éléments suivis, il ne semble pas exister de différence majeure entre les aquariums. Par contre les teneurs finales en fer et en manganèse diminuent considérablement au cours de l'expérience. Ces teneurs sont environ 2 fois plus faibles que celles observées sur les échantillons de la population naturelle. Pour le magnésium et le zinc, les teneurs sont stables et de même ordre de grandeur que celles mesurées dans la population naturelle. Enfin pour le cuivre, si les teneurs sont faibles dans les algues à Leucate (6-7 ppm), elles sont très importantes dans les algues en fin d'expérience soulignant une contamination de l'eau d'expérience.

Au cours de l'expérience des quotas internes, la croissance des algues semble finalement avoir été limité principalement par le fer puis par le magnésium et de manganèse. Il est également possible que des vitamines ou d'autres oligo-éléments ont également limité la croissance des algues.

III.2.3. Cinétiques d'absorption des sels nutritifs (NO_3 , NH_4 , PO_4)

Les relargages systématiques de nitrates dans le milieu (expérimentation 1) sont présentés Figure III-15. La concentration en nitrates augmente fortement en début d'expérience pour se stabiliser au bout d'environ 90 minutes. Après 90 minutes, la concentration diminue doucement, les algues semblent absorber les nitrates. Les tests réalisés suite à cette expérience écartent l'éventualité de problèmes expérimentaux et vérifient plutôt l'existence d'un processus physiologique de perte de nitrates par l'algue.

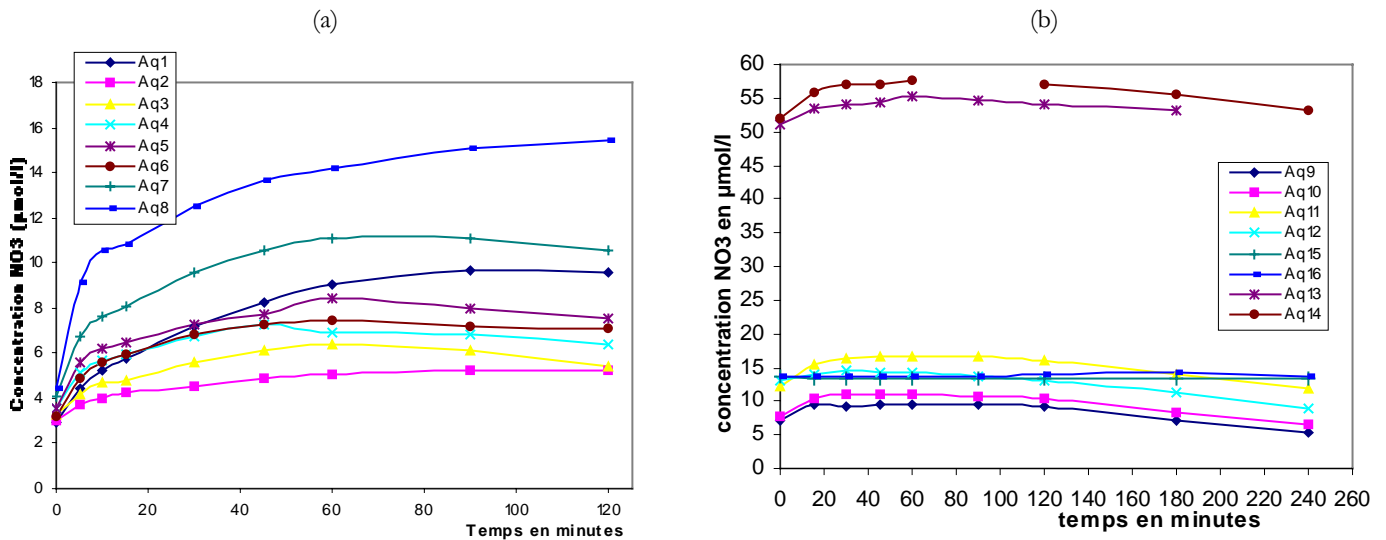
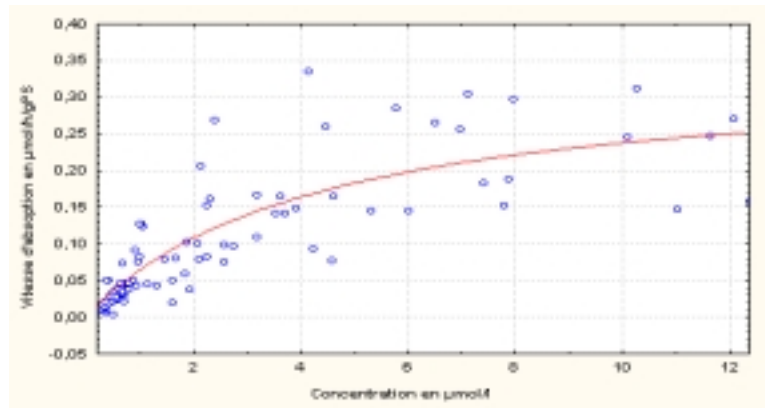


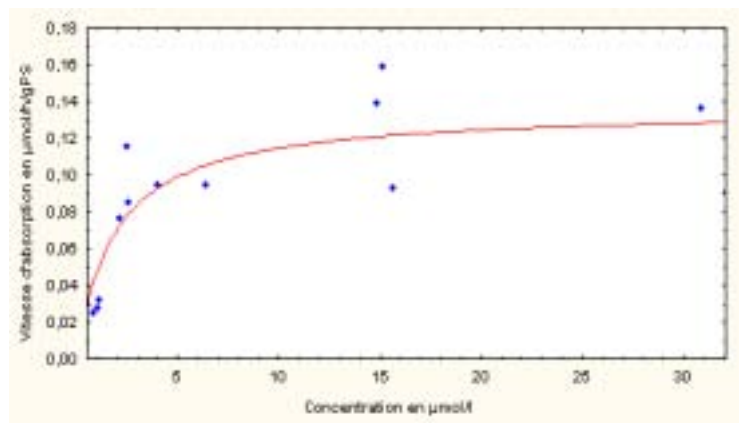
Figure III-15 : Concentration en nitrates dans le milieu au cours de l'expérimentation 1 sur la cinétique d'absorption des nitrates par *V. aegagropila* : (a) Aquarium 1 à 8 ; (b) Aquarium 9 à 16

Les absorptions maximales observées sont de $0,135 \mu\text{mol/h/g PS}$ pour les nitrates et de $0,338 \mu\text{mol/h/g PS}$ pour les phosphates (Tableau 10, Figure III-16). Pour l'ammonium, l'algue possède de meilleures capacités maximales avec des absorptions proche de $2,5 \mu\text{mol/h/g PS}$ à de fortes concentrations dans le milieu ($>30 \mu\text{mol/l}$). Les concentrations de demi-saturation sont élevées pour les phosphates ($4,24 \mu\text{mol/l}$) et plus faible pour les nitrates ($1,85 \mu\text{mol/l}$).

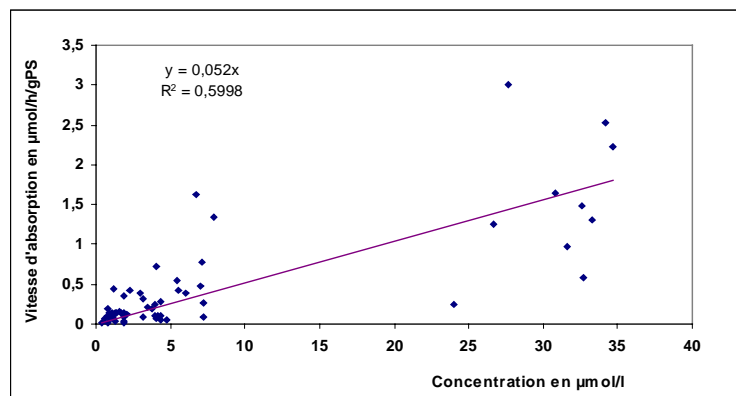
(a) *Vitesse d'absorption et cinétique des phosphates (ajustées à toutes les observations d'absorption)*



(b) *Vitesse d'absorption et cinétique des nitrates (ajustées aux observations de vitesse moyenne d'absorption par aquarium)*



(c) *Vitesse d'absorption et cinétique de l'ammonium (tous points)*



(d) *Vitesse d'absorption et cinétique de l'ammonium (points faibles concentrations seulement)*

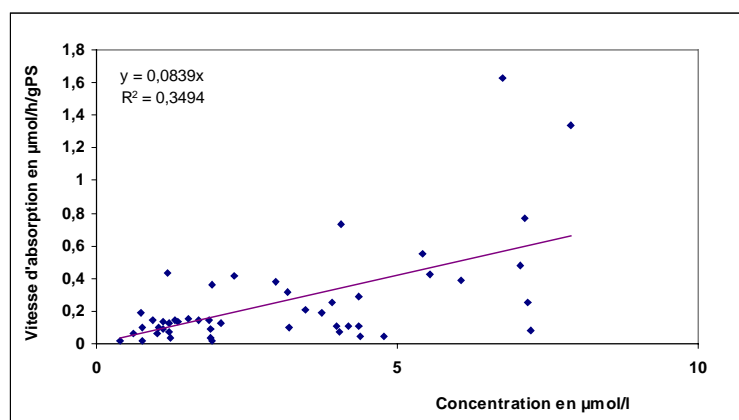


Figure III-16 : (a) Cinétique d'absorption des phosphates ; (b) des nitrates ; (c) de l'ammonium (toutes les observations) (d) de l'ammonium (faibles concentrations seulement).

	Modèle utilisé	Valeur des paramètres	V_{\max}/C_k	Variance expliquée	Méthode d'ajustement utilisée
Phosphates	Modèle Michaelien	$V_{\max}=0,338 \mu\text{mol/h/gPS}$ $C_k=4,24 \mu\text{mol/l}$	0,0797	$R^2=0,7$	Méthode du SIMPLEX et quasi-Newton (Statistica)
Nitrates	Modèle Michaelien	$V_{\max}=0,135 \mu\text{mol/h/gPS}$ $C_k=1,85 \mu\text{mol/l}$	0,0729	$R^2=0,73$	Méthode du SIMPLEX et quasi-Newton (Statistica)
Ammonium	Modèle linéaire ($y=ax$)	$a=0,052$ (c) $a=0,0839$ (d)		$R^2=0,6$ $R^2=0,34$	Régression linéaire

Tableau 10 : Valeur des paramètres des modèles ajustés aux vitesses d'absorption. V_{\max} : vitesse maximale d'absorption ; C_k : concentration de demi-saturation

III.2.4. *Modèle de croissance à Quotas*

► Taux de croissance *in situ*

Le taux de croissance simulé est estimé à partir de la température et de la lumière. Puis l'utilisation des quotas internes permet une meilleure estimation par la suite (cf. III.2.4). Le taux de croissance simulé est assez proche avec les taux observés (Figure III-17). Le modèle reproduit correctement les tendances. Durant le premier mois et demi, les simulations sous-estiment les valeurs observées. Après cette date, les casiers *in situ* étaient recouverts d'un important fouling qui a vraisemblablement fortement limité la lumière disponible dans les casiers. Les taux de croissance mesurés par la suite sont pourtant du même ordre de grandeur que le taux de croissance simulé.

Une autre tentative a été menée afin de suivre les taux de croissance *in situ* pour *V. aegagropila*. Il s'agissait de suivre la masse d'individus placés dans des pochons suspendus aux tables conchylicoles. Deux pochons étaient utilisés et placés à deux profondeurs (sub-surface et 1 mètre sous la surface). Malheureusement cette tentative n'a pas fonctionné puisque sous l'effet de la tramontane les vagues importantes au niveau des tables conchylicoles provoquaient la fragmentation systématique des individus. Finalement, il n'a pas été possible d'estimer correctement et de façon continue la croissance *in situ* de l'algue pour plusieurs raisons. L'algue est une forme libre et donc doit être conservée dans des structures fermées. Les structures utilisées dans notre cas, limitaient la disponibilité en lumière ou alors facilitaient la fragmentation des algues. Aucune solution n'a été trouvée face à ces problèmes.

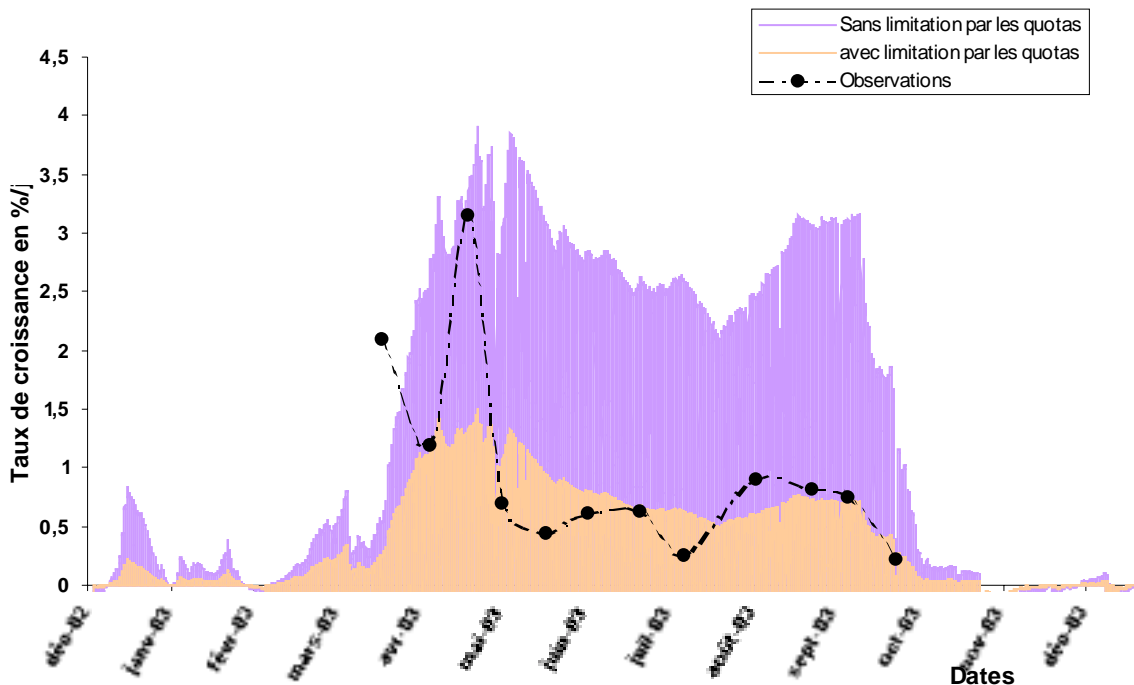


Figure III-17 : Comparaison des taux de croissance simulés et observés

► Evolution des teneurs C/N/P *in situ*

En hiver du mois de novembre 2003 à mars 2004 (5 mois), les teneurs tissulaires en azote augmentent fortement de 0,6% à 1,9% (Figure III-18). Pendant les périodes de croissance (avril à octobre), l'azote diminue dans les tissus de l'algue. Pour les deux hivers échantillonnés (2003 et 2004), les algues ont stocké plus d'azote dans leurs tissus durant l'hiver 2004. Les apports et la disponibilité en azote étaient sûrement différents et supérieurs pendant l'hiver 2004 (fortes pluies et inondations durant décembre 2003).

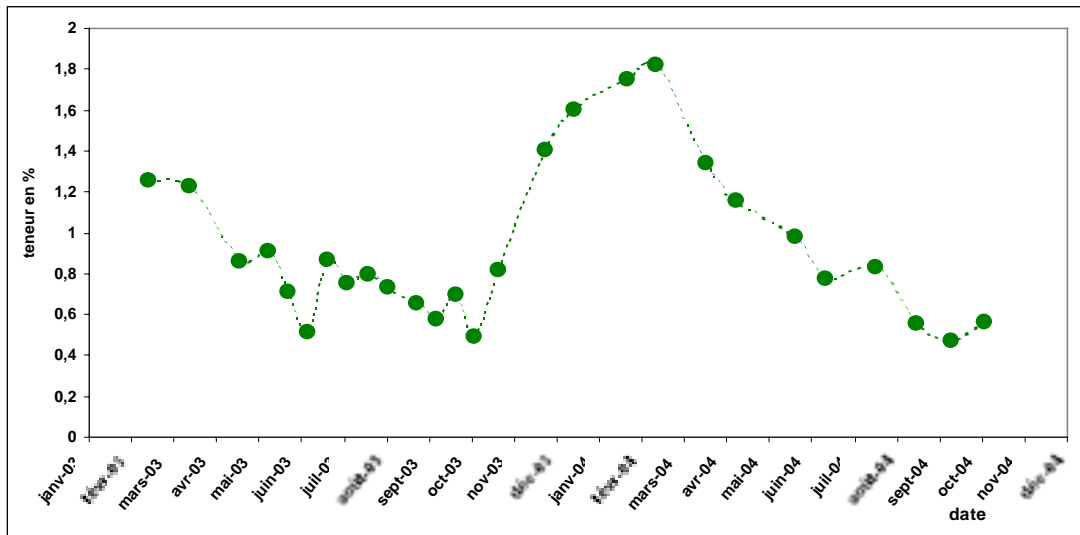


Figure III-18 : Evolution des teneurs en azote

De même que pour les teneurs en azote, les teneurs en carbone chez *V. aegagropila* semblent suivre un cycle saisonnier bien marqué (Figure III-14). C'est encore en hiver que les teneurs en carbone augmentent et sont les plus fortes. Durant les périodes de croissance, les teneurs en carbone diminuent malgré une activité photosynthétique et une fixation plus importante du carbone pour ces périodes.

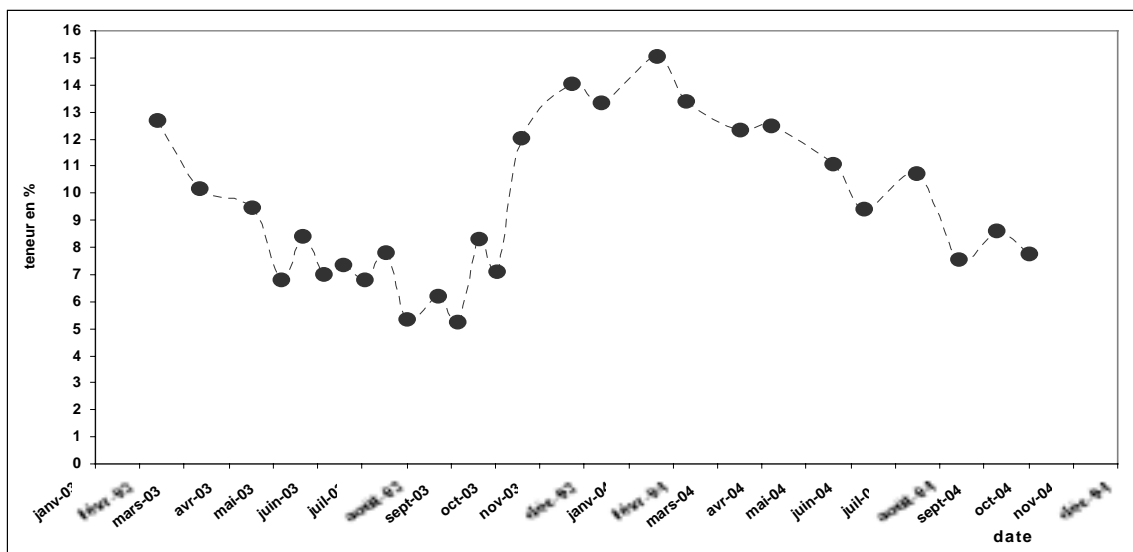


Figure III-19 : Evolution des teneurs en carbone

Pour le phosphore, il est difficile d'identifier un cycle (Figure III-20). Au cours de l'hiver 2004, il semble y avoir une reconstitution des stocks en phosphore dans les algues. Sur le reste de la période, les teneurs se

situent toujours entre 0,02% et 0,05%, soit 1 à 2,5 fois le quota minimum de croissance. Trois valeurs sont assez fortes en été 2003 et peuvent paraître tronquées mais ont été analysées plusieurs fois. Il est possible que même si ces algues ont été prélevées dans l'Anse du Paurel, elles proviennent d'une autre partie de l'étang dans laquelle il existait des sources de phosphore (proche des stations d'épuration). Ces fortes teneurs de l'été 2003 pourraient également s'expliquer par la disponibilité en phosphates avec la canicule de l'été 2003 et les eaux de la lagune proche de 30°C qui auraient entraîné des relargages de phosphore des sédiments. Enfin, il est possible que la variabilité spatiale des teneurs des algues en phosphore soit plus importante que la variabilité temporelle puisqu'il ne semble pas exister de cycle bien marqué.

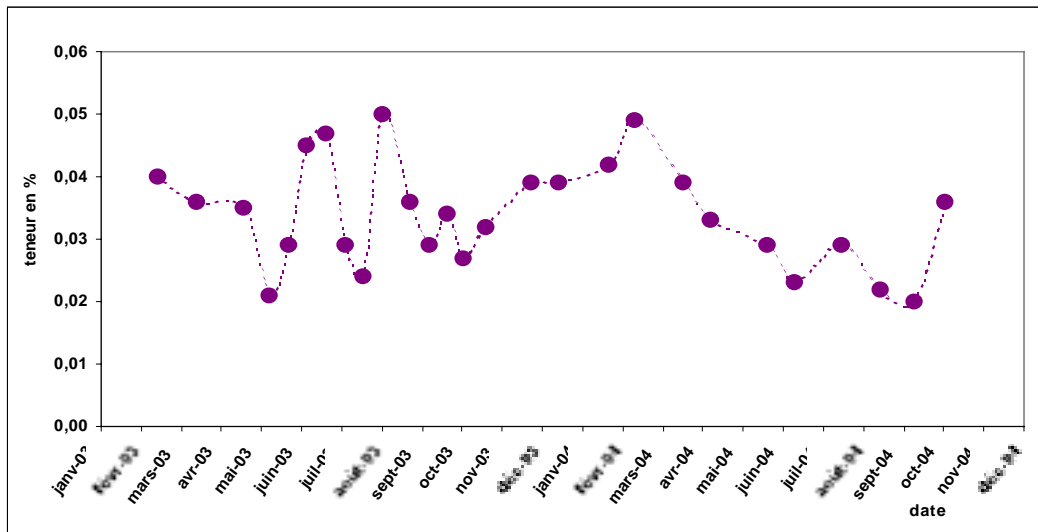


Figure III-20 : Evolution des teneurs en phosphore

Nous avons vu durant les expériences *in vitro* sur les quotas que le rapport C/N augmentait dès que le milieu était carencé en azote, sinon le rapport se stabilise ou diminue. Sur la Figure III-20 est présenté le cycle du rapport C/N de la population naturelle. Du mois de décembre au mois de mars, le rapport passe de 15 à 7. Puis au cours de l'année 2004, il augmente régulièrement.

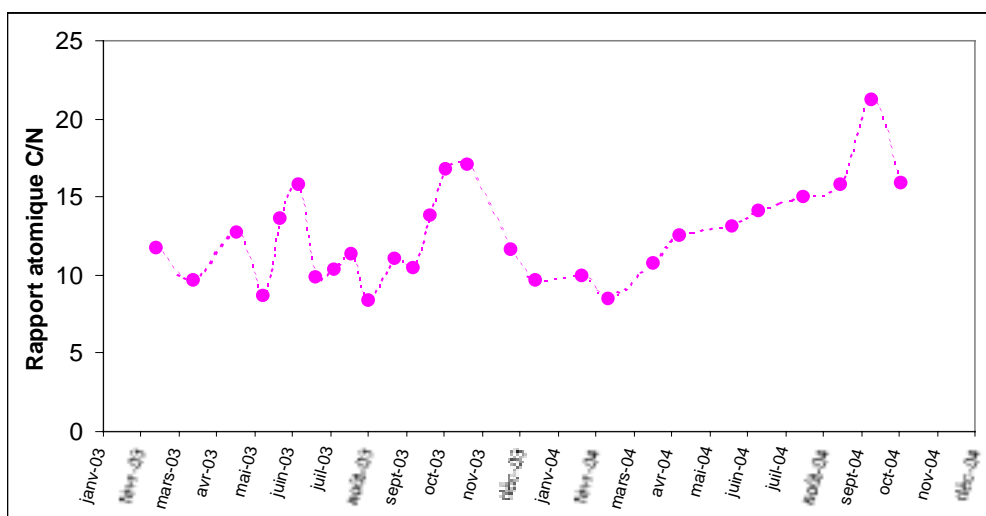


Figure III-21 : Evolution du rapport C/N

Le rapport N/P est élevé pour la population naturelle sur la période d'étude (12-44). Pour les expériences sur les quotas minima, ces rapports étaient situés entre 2-20 et proche de 6 lorsque l'azote et le phosphore étaient à disposition. Dans l'étang, ce rapport est élevé durant les périodes hivernales et plus faible (mais encore élevé) pour les périodes de croissance.

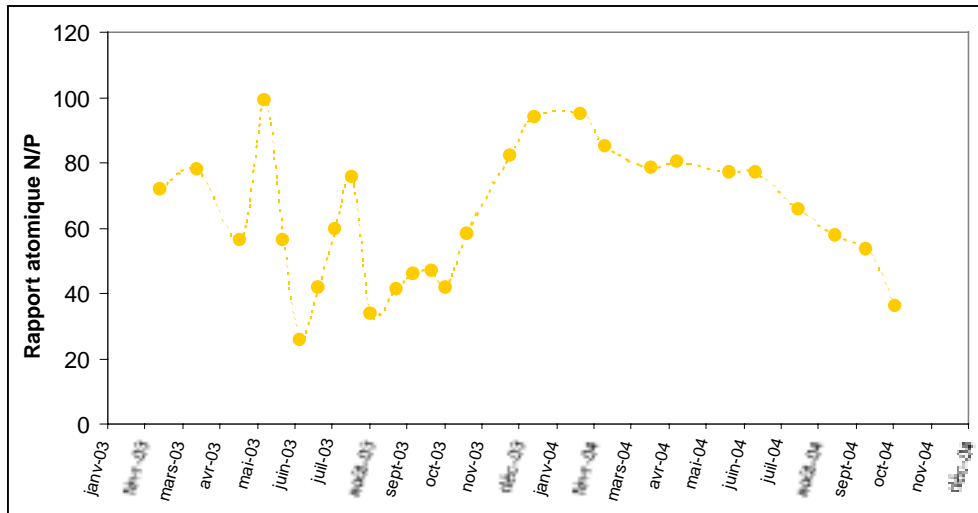


Figure III-22 : Evolution du rapport N/P

► **Comparaison des observations et des simulations obtenues avec le modèle de croissance à quota**

En tenant compte de la limitation de la croissance par l'azote et le phosphore selon le modèle de Droop, le taux de croissance de *V. aegagropila* est beaucoup plus faible au cours de l'année 2003-2004. Jusqu'en avril, la température limite la croissance et le taux de croissance des deux modèles (avec et sans prise en compte des teneurs en N et P) est similaire (Figure III-23 a). La différence se manifeste à partir du mois de juin où la croissance de l'algue est fortement limitée par ses teneurs en azote et en phosphore. Durant la période juin à décembre, c'est le phosphore qui est le plus limitant pour la croissance (Figure III-23,a,e).

Les quotas simulés s'ajustent assez mal aux observations des teneurs des algues en phosphore et en azote observées au cours de l'année 2003-2004 (Figure III-23, c et d). Si le cycle annuel est reproduit, il est décalé et le modèle sous estime l'absorption et la mise en réserve de l'azote durant l'hiver et surestime celle du phosphore. L'écart entre le modèle et les observations provient des incertitudes sur les paramètres de cinétiques, sur le modèle de croissance de température, ainsi que sur le cycle des nutriments disponibles dans l'eau (mesures mensuelles).

Dans les conditions nutritives du bassin de Salses les taux de croissance sont plus importants que pour le nord de l'étang étant donné la plus forte disponibilité en nutriments au cours de l'année. Les teneurs en azote et phosphore dans les algues sont ainsi supérieures à celle des algues soumis au cycle nutritif du bassin de Leucate. Pour les conditions de Salses, le phosphore est moins souvent limitant que l'azote pour *V. aegagropila*.

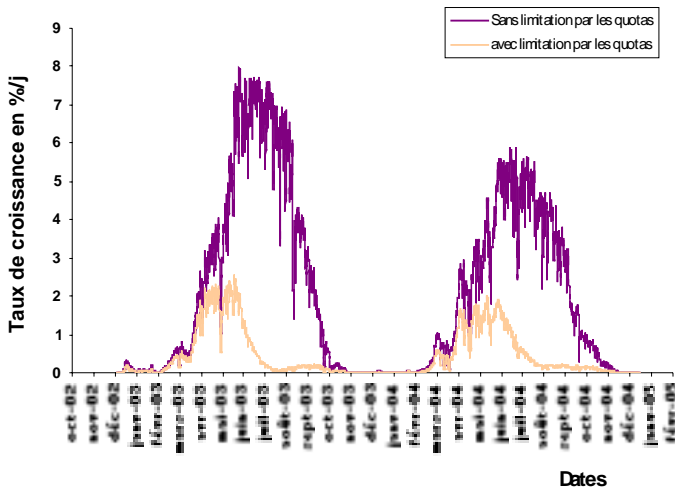
Avec les paramètres physiologiques de l'algue, les conditions environnementales en température et en lumière ainsi que les mesures des concentrations des nutriments dans l'étang, le modèle de Droop a permis d'estimer le taux de croissance de *V. aegagropila* dans l'étang ainsi que les facteurs limitant au cours des saisons. La lumière est peu limitante au cours de l'année dans cette simulation où nous nous sommes placés à 1 m de profondeur. La température est le facteur le plus limitant du mois de novembre au mois d'avril. Enfin, nous avons vu qu'une fois la température n'étant plus limitante, ce sont les teneurs en phosphore qui limitent la croissance de l'algue. Finalement ces premières simulations non spatialisées montrent que les quotas internes en phosphore durant l'été peuvent abattre 70% la croissance maximale de *V. aegagropila*. **Il est donc important de prendre en compte l'évolution des teneurs en azote et en phosphore dans les algues pour spatialiser le modèle de croissance de l'algue.**

Le Tableau 11 récapitule les valeurs des paramètres utilisées, des forçages et des conditions de simulation pour les équations du modèle de Droop antérieurement exposé (III.1.5, p 62).

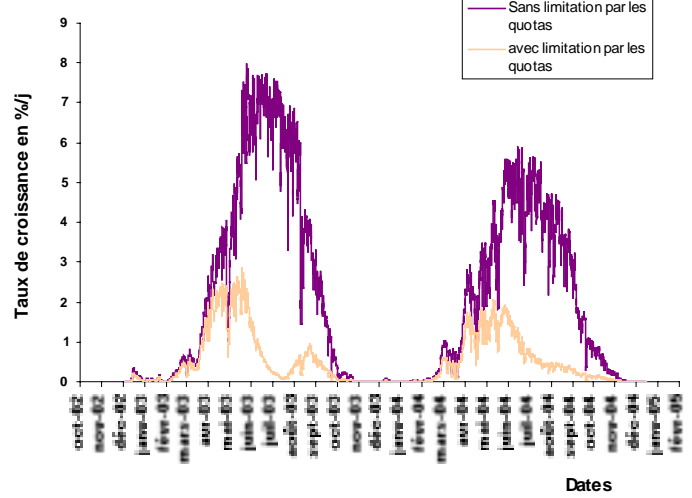
<p><u>Informations générales sur la simulation :</u></p> <p>Date : 1^{er} janvier 2003 au 1^{er} janvier 2005</p> <p>Algues considérées en sub-surface</p>
<p><u>Liste des paramètres :</u></p> <p>$V_{NO_3}^{max} = 0,135 \mu mol / h / gPS$ (Tableau 10, p 81)</p> <p>$C_K^{NO_3} = 1,85 \mu mol / l$ (Tableau 10, p 81)</p> <p>$a_{NH_4} = 0,0839 \mu mol / h / gPS \cdot \mu mol^{-1}$ (Tableau 10, p 81)</p> <p>$V_{PO_4}^{max} = 0,338 \mu mol / h / gPS$ (Tableau 10, p 81)</p> <p>$C_K^{PO_4} = 4,24 \mu mol / l$ (Tableau 10, p 81)</p> <p>$Q_N^{min} = 0,004$ (Figure III-10, p 72)</p> <p>$Q_P^{min} = 0,00025$ (Figure III-9, p 71)</p> <p>$\mu_{max} = 13,5 \% / j$ (avec les rapports stœchiométriques correspond à une production de $125 \mu mol$ d'O_2 / h / gPS)</p> <p>M_P : Masse molaire du phosphore (= $31 g \cdot mol^{-1}$)</p> <p>M_N : Masse molaire de l'azote (= $14 g \cdot mol^{-1}$)</p> <p>M_C : Masse molaire du carbone (= $12 g \cdot mol^{-1}$)</p> <p>Q_C : Quota interne moyen de carbone dans les algues (0,08)</p>
<p><u>Liste des forçages</u></p> <p>$T(t)$: (Figure III-4,a) $I(t)$: (Figure III-4,b)</p> <p>$C_{NO_3}(t)$: Forçage par les nitrates au cours du temps (Figure III-4,c)</p> <p>$C_{NH_4}(t)$: Forçage par l'ammonium au cours du temps (Figure III-4,c)</p> <p>$C_{PO_4}(t)$: Forçage par les phosphates au cours du temps (Figure III-4,c)</p> <p>f_1 : Modèle de limitation de la croissance par la température (Figure III-4,a)</p> <p>f_2 : Modèle de limitation de la croissance par la lumière (Figure III-4,b)</p>

Tableau 11 : Valeurs des paramètres et des forçages utilisés pour la simulation du modèle de Droop

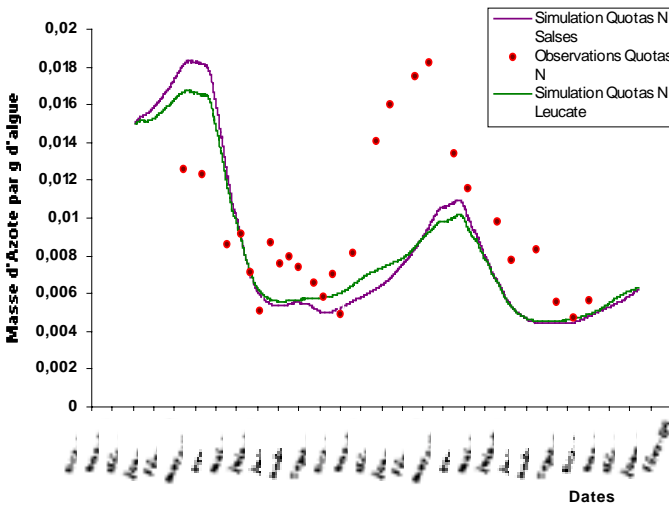
(a) Taux de croissance avec et sans limitation par les nutriments, Leucate



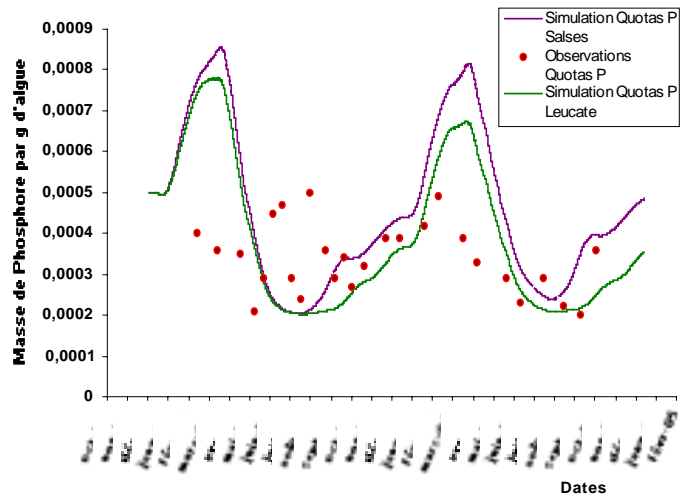
(b) Taux de croissance avec et sans limitation par les nutriments, Salses



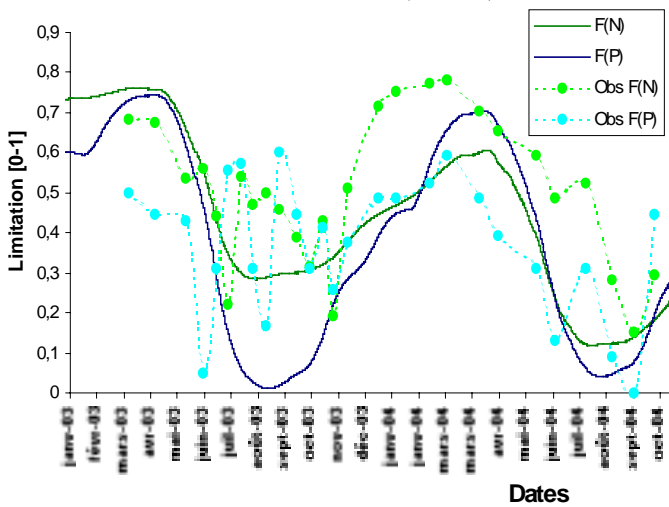
(c) Evolution des teneurs en azote 2003-2004



(d) Evolution des teneurs en phosphore 2003-2004



(e) Fonction de limitation par l'azote et par le phosphore au cours de l'année 2003-2004 (Leucate)



(f) Fonction de limitation par l'azote et par le phosphore au cours de l'année 2003-2004 (Salses)

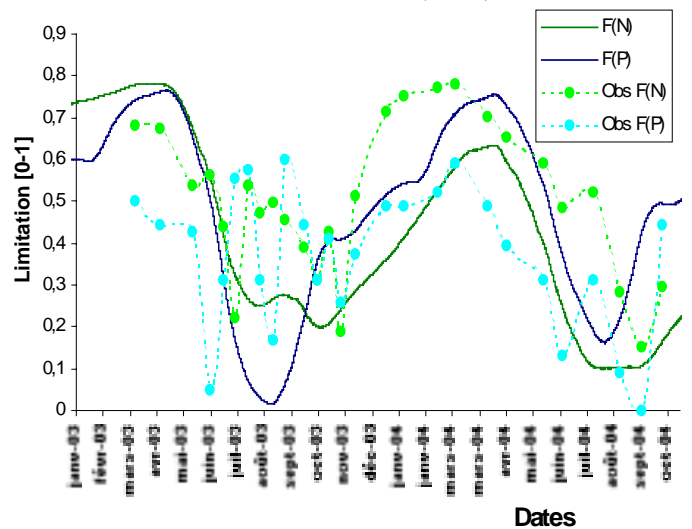


Figure III-23 : Résultats de la simulation du modèle de Droop

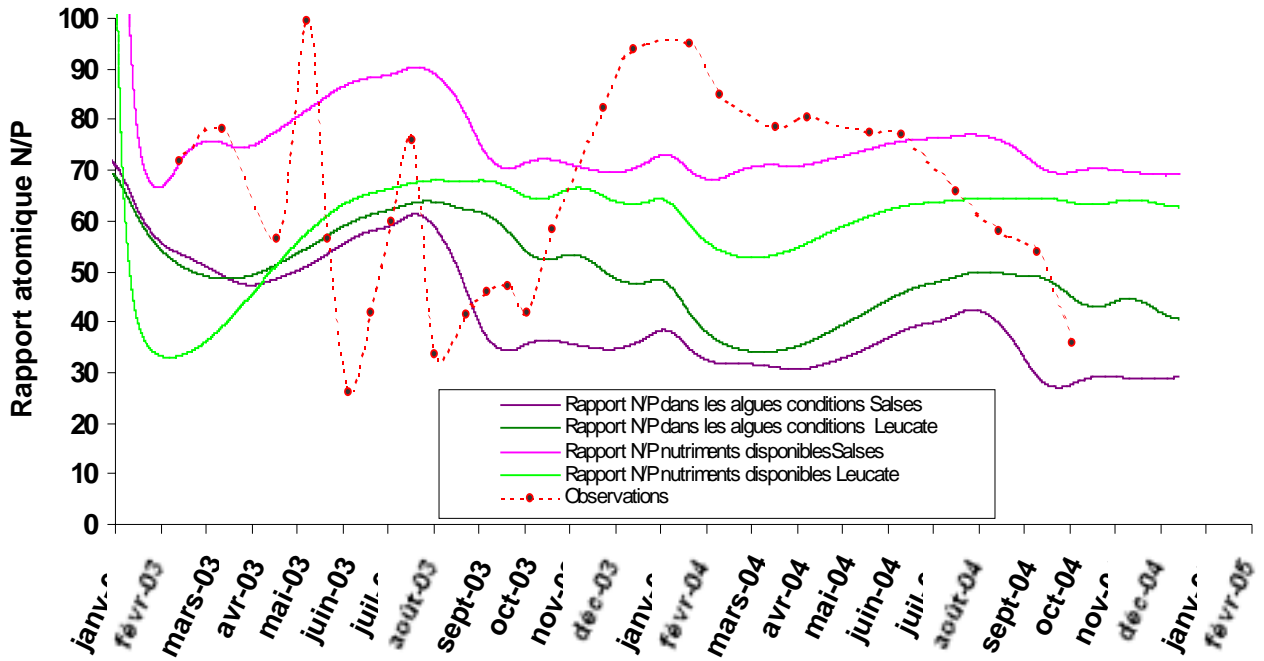


Figure III-24 : Evolution du rapport atomique N/P dans conditions nutritives (Leucate et Salses), dans les tissus des algues (simulation Leucate et simulation Salses) et observée.

Pour les observations *in situ*, sur la période d'étude le phosphore est plus souvent limitant que l'azote (Figure III-23 e et f) pour la croissance de l'algue particulièrement pour toute l'année 2004. Néanmoins, sur les périodes de croissance, l'azote peut être momentanément l'élément le plus limitant. Finalement, les teneurs en phosphore et en azote peuvent limiter de 90% le potentiel de croissance de l'algue.

III.3. Discussion

Les résultats présentés permettent de mieux comprendre les différentes capacités physiologiques de l'algue, d'appréhender son adaptation à son environnement, et d'évaluer sa compétitivité physiologique pour l'accès à la ressource face à ses concurrentes (Carpenter, 1990). Ils permettent aussi de paramétrer un modèle de croissance à quotas dépendant de la température, de l'intensité de lumière et des teneurs en azote et en phosphore des algues. Ce modèle sera par la suite spatialisé à l'ensemble du domaine d'étude.

Lorsqu'on intègre tous les paramètres physiologiques déterminés expérimentalement (photosynthèse, quotas internes et cinétiques d'absorption des sels nutritifs) dans un modèle de croissance à quota (III.1.5, p 62) il apparaît que l'algue est fortement limitée par le cycle du phosphore et de l'azote.

Si du mois d'octobre au mois de mars les températures limitent la croissance, ce sont les quotas en azote et phosphore qui constituent les facteurs les plus limitants durant la période estivale. L'hiver, l'algue reconstitue ses réserves en azote : le modèle reproduit correctement cette phase avec un mois de retard. Pour le phosphore en revanche, les observations ne permettent pas d'identifier un cycle que pourtant le modèle représente. Les différences entre observations et simulations des teneurs tissulaires en azote et en phosphore peuvent s'expliquer d'une part par des incertitudes sur les paramètres mesurés (photosynthèse, quotas internes, vitesses d'absorption) et d'autre part par le cycle nutritif forçant le modèle (Souchu, com pers) basé sur les seules données disponibles de concentration de sels nutritifs dans l'eau mesurées en 1998. Le modèle de croissance à quota est donc essentiel pour bien représenter les gains de biomasse de la population de *V. aegagropila*, mais le cycle de l'azote et du phosphore n'étant pas simulé dans le modèle, nous travaillerons avec un cycle supposé représentatif de chaque année.

La technique employée pour la mesure de la photosynthèse permet de tester une large gamme de température et de lumière mais est insuffisante pour mettre à jour les effets des fortes températures (>26°C) et des effets de photo-inhibition ($I > 800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Henley, 1992 ; Henley *et al*, 1991). Ces mesures ont été réalisées avec des algues ramassées en avril et en octobre et ont montrées des capacités photosynthétiques saisonnières significativement différentes. Pour une même saison, la variabilité de réplicats soumis à la même expérience peut s'expliquer par la taille des fragments choisis et leur concentration en chlorophylle (a) (voir annexes VIII.3, p 203). En effet, avec la structure de *V. aegagropila*, les thalles d'un même individu peuvent présenter des teneurs en chlorophylle (a) très variables.

Nom algue	Production maximale ($\mu\text{mol/h/gPS}$)	Intensité de 1/2 saturation ou de compensation ($\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)	localisation	Références
<i>Chladophora vagabonda</i>	270	Ic=30 à 60	USA	(Peckol, 1996 et 1994)
<i>Gracilaria tickvabiae</i>	315	Ic=50	USA	(Peckol, 1996)
<i>Ruppia cirrhosa</i>	650	Ic=36	Espagne (lagune)	(Calado, 2000)
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	1044	Ik=130	Lagune de Thau	(Auby, coms pers ; Plus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Gracilaria compressa</i>	307	Ik=173	Lagune de Thau	(Auby, coms pers ; Plus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Chaetomorpha linum</i>	261	Ik=64	Lagune de Thau	(Auby, coms pers ; Plus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Grateloupia asiatica</i>	160		Lagune de Thau	(Auby, coms pers ; Plus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Sargassum muticum</i>	244		Lagune de Thau	(Auby, coms pers ; Plus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Ulva rigida</i>	533	Ik=47	Lagune de Thau	(Auby, coms pers ; Plus <i>et al.</i> , 2005)
<i>Cladophora</i> (estuaire australien)	950		Australie	(Gordon <i>et al.</i> , 1980 ; Gordon et McComb, 1989)
<i>Valonia aegagropila</i>	125	Ik=22 à 90	Lagune de Salses-Leucate	Cette étude

Tableau 12 : Comparaison des capacités photosynthétiques d'autres macrophytes avec *V. aegagropila*

De nombreux auteurs se sont intéressés aux capacités photosynthétiques des algues (Tableau 12) (Plus *et al.*, 2005 ; Calado and Duarte 2000 ; Menendez and Sanchez, 1998 ; Moline *et al.*, 1998 ; Bendorrichio *et al.*, 1993 ; Henley, 1992 ; Henley *et al.*, 1991 ; Gordon et McComb, 1989 ; Gordon *et al.*, 1980). Dans la lagune de Thau (France), des mesures de photosynthèse sur différentes espèces de macrophytes ont été réalisées (Plus *et al.*, 2005 ; Plus, 2001). Les productions photosynthétiques maximales (P_{\max}) de *V. aegagropila* sont nettement inférieures à celles d'algues vertes testées du genre *Ulva*, *Cladophora*, *Chaetomorpha* et du même ordre de grandeur que celles d'algues brunes *Sargassum muticum* ou rouges *Gracilaria compressa*, *Grateloupia asiatica*. Seulement quelques espèces d'algues rouges ou brunes (*Chorda filum*, *Grateloupia longissima*) montraient des P_{\max} inférieurs à ceux de *V. aegagropila*. Cependant, les capacités de *V. aegagropila* sont légèrement plus importantes que celles exposées dans les travaux de Bottalico (1999) qui avait travaillé à une seule température (20°C), en lumière saturante et sur des individus entiers. De même, nos résultats sont semblables aux capacités photosynthétiques de l'espèce voisine *V. utricularis*, tant par ses productions maximales, proches de 100 $\mu\text{mol/h/gPS}$ (Eggert *et al.* (a), 2003 ; Eggert *et al.* (b), 2003), que par sa température minimale de croissance (5°C) et optimale de croissance (25°C). Cette température optimale de production montre d'ailleurs le caractère tropical de *V. aegagropila*. L'étang de Salses-Leucate se trouve d'ailleurs à la limite Nord de la répartition de l'espèce. Le modèle de température (modèle de Rosso) que nous avons ajusté sur les P_{\max} de chaque température testée, est fiable sur les gammes de 5°C à 26°C. Par contre pour les températures plus élevées (>26°C), les productions sont nulles et limitent totalement la croissance de l'algue. De nouvelles mesures à des températures plus élevées seraient nécessaires pour

connaître la capacité de production photosynthétique aux fortes températures et ainsi permettre améliorer l'ajustement du modèle de Rosso.

En octobre, après la saison estivale (expérience d'octobre), les algues ont de meilleures capacités photosynthétiques au-dessus de 16°C, qu'au mois d'avril. L'intensité de demi-saturation est plus faible pour les individus d'octobre montrant une meilleure adaptation à utiliser de faibles intensités de lumière ainsi qu'une meilleure réactivité à des changements d'intensité lumineuse. Les algues utilisées au cours du mois d'avril sortaient de l'hiver avec des stocks reconstitués en azote mais présentaient de plus faibles productions photosynthétiques. Il est probable que les températures hivernales ne leur aient pas encore permis de synthétiser tout l'appareillage enzymatique nécessaire à de hauts rendements photosynthétiques. Les algues d'octobre ont quant à elles une activité métabolique plus importante qui se traduit par de meilleurs rendements photosynthétiques. En outre, il serait intéressant de valider le modèle de photosynthèse issu des données en milieu contrôlé (OMS) avec des mesures de photosynthèse sur les algues de l'étang avec des cloches benthiques (Plus, 2001). L'étang de Leucate est particulièrement turbide et l'intensité lumineuse s'atténue rapidement avec la profondeur. **En outre, avec les conditions environnementales de l'étang, les paramètres de photosynthèse de *V. aegagropila* montrent que l'algue est adaptée pour vivre préférentiellement entre 0 et 2m et a donc un caractère plutôt photophile malgré ses faibles capacités photosynthétiques au sein des algues vertes.**

Les mesures de photosynthèse ont été rapportées à la masse sèche des fragments utilisés. D'une manière plus générale on peut expliquer les faibles capacités photosynthétiques de *V. aegagropila* par son faible ratio surface/volume. Cependant, la forme des vésicules est comparable à une lentille faisant converger la lumière au centre des vésicules où la densité en chloroplastes est plus forte. Cette forme pourrait être très appropriée et avoir un haut rendement pour l'utilisation efficace des antennes pigmentaires chlorophylliennes du thalle. En d'autres termes, il est possible qu'en rapportant les productions photosynthétiques de l'algue à la chlorophylle (a) plutôt qu'à une unité de biomasse (en g), *V. aegagropila* puisse montrer de meilleures capacités de photosynthèse. Il est également possible que la forme sphérique de *V. aegagropila* et de ses vésicules, induise de plus faibles densités de chlorophylle que d'autres formes algales plates et filamenteuses.

Au niveau des quotas internes en carbone, en azote et en phosphore (C/N/P), la moyenne des échantillons de la population naturelle de *V. aegagropila* sur une série de 2 ans est de 640/32/1. Pour le carbone, l'intervalle des valeurs sur les deux années est compris entre [270-1030] et [16-48] pour l'azote. Les travaux d'Atkinson et Smith (1983) ont montrés que le rapport de Redfield (1963) (C/N/P =106/16/1) ne s'applique pas pour les macroalgues. Plus récemment, Duarte (1992) a évalué sur un plus grand nombre de macroalgues le rapport à 700/35/1. Les différences qui peuvent être observées dans la composition C/N/P de l'algue, dépendent de la physiologie de l'algue ainsi que des apports environnementaux. Ces différences de composition ont d'ailleurs été observées au sein d'une même espèce (Villarès et Carballeira, 2003). Chez les ulves et les entéromorphes, le rapport N/P est proche de 65, tandis que le rapport moyen C/N est généralement compris entre 16 et 20 (Villarès et Carballeira,

2003). Les teneurs en C sont de 40%, celles de l'azote de 3% et celle du phosphore proche de 0,08%. Il existe donc des différences importantes de la composition en fonction du site de vie de l'algue.

Au cours de l'expérience *in vitro*, il est intéressant d'analyser ces rapports pour différentes conditions nutritives testées. Lorsque l'algue est dépourvue d'apports nutritifs, ses ratios [C/N/P] au cours de l'expérience débutent à [340/23/1] pour finir à [600-15-1]. Lorsque l'algue est en présence d'apports nutritifs les ratios se stabilisent à [137/9/1] en fin d'expérience. Les ratios C/N/P de *V. aegagropila* s'étendent sur une gamme très large et dépendent entièrement des apports nutritifs passés. Lorsque l'azote est disponible dans le milieu, le rapport C/N se stabilise autour de 18, sinon il augmente jusqu'à près de 47. Dès que le phosphore est disponible dans le milieu, le rapport N/P diminue de 41 à 13 en 15 jours d'expérience avec présence d'azote, et de 41 à 4,5 en un mois sans azote dans le milieu. Les quotas maxima et minima en azote et phosphore ont pu ainsi être déterminés. Le rapport Q_{\max}/Q_{\min} est de 5,5 pour l'azote et de 48 pour le phosphore chez *V. aegagropila*. Cela signifie que l'algue est capable de stocker 5,5 fois en azote et 48 fois en phosphore, la valeur de son quota minimum nécessaire à sa survie. Où et sous quelles formes l'algue peut-elle stocker de telles quantités de phosphore ? L'ATP est une molécule intervenant dans de nombreux processus énergétiques et par sa fonction cette molécule n'a pas une grande stabilité. Dès que le phosphore est en quantité abondante dans le milieu, *V. aegagropila* doit le stocker sous forme d'acide gras et de phospholipides. Dans l'aquarium carencé en azote et avec de très fort apports de phosphore, les algues faiblement pigmentées en fin d'expérience étaient de « nature très visqueuse à l'intérieur ». Les spécificités chez *V. aegagropila* d'abaisser ses teneurs en phosphore à des valeurs très basses et de stocker le phosphore abondamment dans ses tissus (1,2%), sont adaptées aux conditions nutritives environnementales carencées en phosphore dans la lagune de Salses-Leucate. De plus, la quantité importante de sédiments et la faune piégée dans la structure de l'algue (amphipodes, bryozoaires..) peuvent être une petite source constante de phosphore ne profitant qu'à l'algue. Par ailleurs, *V. aegagropila* semble avoir des capacités moins bonnes à stocker ou à fixer l'azote. Toutefois, il est important de remarquer que dans l'étang de Salses-Leucate, l'azote limite rarement la production primaire.

V. aegagropila possède de faibles capacités d'absorption de l'ammonium ($2,5 \mu\text{mol/h/gPS}$ à $30 \mu\text{mol/l}$) et des nitrates ($0,135 \mu\text{mol/h/gPS}$) qui peuvent s'expliquer en partie par sa morphologie et son faible ratio Surface/Volume. Ses capacités à pomper l'azote sont équivalentes à certaines algues rouges *Ceramium tenuicorne* et brunes (*Laminaria longicuris*, *Fucus spiralis*, (Wallentinus, 1984)). Pour l'absorption du phosphore, *V. aegagropila* affiche une capacité identique à celle de l'azote mais qui reste faible et peu efficace comparativement à d'autres espèces. (Wallentinus, 1984) ($10,38 \mu\text{g/h/}$; $V_{\max}/K_m=0,07$). En effet, les concentrations de demi-saturation sont élevées pour les phosphates ($4,2 \mu\text{mol/l}$) et les nitrates ($1,8 \mu\text{mol/l}$).

Les travaux de Wallentinus (1984) présentent les capacités d'absorption (nitrates, phosphates, ammonium) sur près de 40 espèces d'algues de la mer Baltique (algues rouges, brunes ou vertes). Wallentinus classe les algues en 2 catégories selon la stratégie -R et la stratégie -K (Littler et Littler, 1979), et montre que les algues de stratégie R (algues opportunistes) ont les meilleures capacités ainsi que de meilleurs rendements

d'absorption des sels nutritifs. *V. aegagropila*, par ses faibles capacités d'absorption, s'affiche clairement comme une algue de stratégie K.

Au cours des expériences de cinétiques, un processus de relargage de nitrates par l'algue a été mis en évidence. Ces relargages ont été observés en utilisant des algues fraîchement récoltées et l'eau de la lagune (excluant un problème de stabulation). Plusieurs autres tests ont montré que ces relargages systématiques au cours de la première heure et demie n'étaient pas un problème de manipulation. Ces relargages ont atteint des vitesses de 4 $\mu\text{mol/h/gPS}$. Il semblerait qu'ils impliquent un processus biologique difficilement identifiable. Cependant, des mesures de la concentration cytoplasmique en nitrates de l'algue (individus utilisés pour les expérimentations) ont révélé des concentrations en nitrates 1000 fois supérieures dans le cytoplasme que dans le milieu extérieur. *V. aegagropila* semblerait être capable de conserver une quantité importante de nitrates dans son cytoplasme qui représente approximativement 0.5% de l'azote fixé dans les tissus. Cette forte quantité de nitrates dans le cytoplasme peut s'expliquer soit parce que l'algue n'a pas une activité métabolique suffisante pour transformer la forme minérale de l'azote (processus de réduction des nitrates ayant un faible rendement), soit parce qu'il existe un réel mécanisme de stock à court terme de l'azote sous une forme différente de la voie générale.

Les milieux lagunaires subissent de fortes variations de salinité. Tous les processus abordés dans ce chapitre ont exclu les variations de salinité. Ce paramètre intervient sûrement de manière importante sur les productions photosynthétiques, ou encore sur les capacités d'absorption des sels nutritifs. Il serait intéressant de mesurer les effets du changement de la pression osmotique sur la respiration et la production d'oxygène des macro-cellules de l'algue. Ces effets peuvent induire des variations importantes sur la croissance de l'algue à l'échelle de l'année.

IV. Etude des processus physiques

Résumé

Ce chapitre présente une expérience *in vitro* réalisée afin d'appréhender le phénomène de la flottabilité ainsi que des observations *in situ* sur les transports de biomasse de *V. aegagropila* dans l'étang de Leucate entre avril 2003 et octobre 2004. Le modèle MARS 3D est également présenté dans cette partie en exposant le fonctionnement hydrodynamique de l'étang sous différentes conditions météorologiques.

IV. ETUDE DES PROCESSUS PHYSIQUES	95
IV.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES	97
IV.1.1. Transport vertical (flottabilité) et horizontal.....	97
IV.1.2. Gain de flottabilité.....	98
IV.1.3. Transport d'algues dans l'étang de Salses-Leucate	99
IV.1.4. Modèle hydrodynamique MARS-3D appliqué à l'étang de Salses-Leucate	100
IV.2. RÉSULTATS	103
IV.2.1. Gain de flottabilité.....	103
IV.2.2. Transport des algues dans l'étang de Salses-Leucate	106
IV.2.3. Forçages du modèle physique.....	112
IV.3. DISCUSSION.....	123

IV.1. Matériels et méthodes

IV.1.1. *Transport vertical (flottabilité) et horizontal*

► Formulation du transport vertical

Pour modéliser la flottabilité de l'algue, une variable d'état $Q^{f,s}$ (quantité d'oxygène piégée par gramme d'algue (du fond et de surface) exprimée en μmoles) est utilisée. Un processus de gain d'oxygène *via* la photosynthèse et un processus de perte *via* la turbulence du milieu agissent sur cette variable. La loi de densité ou cumulative de la quantité d'oxygène (Figure IV-4, p104), permet d'estimer une probabilité de flotter (taux de flottaison) pour une algue ayant retenue une certaine quantité d'oxygène dans sa structure. Il est alors possible d'estimer les échanges de biomasse entre le fond et la surface en connaissant la quantité d'oxygène piégé dans les algues. L'équation de l'évolution des variables $Q^{f,s}$ est présentée ci dessous :

$$\frac{dQ^{f,s}}{dt} = P(T, I) - \eta(U^2)$$

Équation 3 : Evolution de la variable Quantité d'oxygène piégée dans les algues

Le terme $P(T, I)$ traduit le gain par photosynthèse et dépend des conditions de lumière et de température suivant les équations présentées dans le chapitre précédent (III.2.1p65).

Le terme $\eta(U^2)$ est le terme de perte de l'oxygène piégé et dépend de l'énergie cinétique turbulente (E_{CT}) du modèle physique (en m^2/s^2). Il n'a pas été possible de déterminer expérimentalement une loi entre l'énergie cinétique turbulente (E_{CT}) et l'oxygène perdu, une formulation linéaire empirique a été choisie:

$$\eta(O_2) = a * (E_{ct})$$

Équation 4 : Perte d'oxygène en fonction de l'Energie Cinétique Turbulente

Les transports d'individus à la surface dans l'étang de Leucate s'arrêtent dans le courant du mois d'octobre. A cette période, les productions d'oxygène ainsi que le régime de vent plus intense ne permettent plus aux algues de flotter. L'idée est d'estimer le champ moyen d'énergie cinétique turbulente en faisant l'hypothèse qu'à cette période la perte d'oxygène compense le gain par photosynthèse. La température de l'étang était proche de 15°C à cette période, ce qui correspond à des productions photosynthétiques de $40 \mu\text{mol } O_2/\text{h/gPS}$. Le régime de vent moyen est du 330°N avec une intensité moyenne de $7,5 \text{ m/s}$ pour les 15 premiers jours d'octobre 2003. On en déduit le paramètre « a » en utilisant la valeur moyenne du champ simulé de l'énergie cinétique turbulente pour les deux semaines de vents considérées.

► Formulation du transport horizontal

Pour le transport horizontal, l'Équation 5 est utilisée dans le modèle, avec un terme d'advection par les courants $U(u, v)$. Les phénomènes de transport diffusif sont ignorés.

$$\frac{dN^s}{dt} = u \frac{\partial N^s}{\partial x} + v \frac{\partial N^s}{\partial y}$$

Équation 5 : formulation de l'advection pour la dispersion de *V. aegagropila* (N^s) par la surface

Pour la phase de calcul et de discrétisation, un calcul de flux est nécessaire sur chaque frontière de chaque case de la grille de calcul. Un schéma explicite amont est utilisé. Un bilan dans chacune des cases de la grille est ensuite réalisé.

Le transport des algues par le fond a été quelques fois observé sur le terrain. Il semble intervenir lors d'épisodes de vent violent et donc de forts courants. Pour les simulations, soit le transport sur le fond sera négligé, soit un courant « seuil » sera utilisé au-dessus duquel les algues seront transportées.

IV.1.2. Gain de flottabilité

Les algues ont été prélevées dans l'Anse du Paurel (octobre 2003, 15°C dans l'étang), et ont été conservées dans un bassin extérieur au laboratoire. Les individus sont ensuite stabulés au laboratoire pendant une journée à une température de 22°C, une salinité de 36 et une photo-période 12:12.

Dispositif expérimental :

Le dispositif est constitué de deux étages comportant chacun 8 aquariums éclairés par plusieurs néons blancs de 48 Watts (Sylvania, Belgique 58W)(Figure IV-1). Du papier aluminium concentre l'éclairage vers les aquariums. L'expérience a été menée sur une gamme d'intensité de lumière de 60 à 370 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ de photons. La température de la pièce et dans les aquariums reste constante à 22°C. La salinité dans les aquariums est de 36.



Figure IV-1 : Dispositif expérimental pour l'étude du gain de flottabilité

Manipulation expérimentale :

Avant le début de chaque expérience, l'eau de chacun des aquariums est saturée en oxygène à l'aide de pompes à air et de bulleurs (les algues libèrent moins de bulles d'oxygène si l'eau n'est pas saturée préalablement et le temps de remontée est rallongé, observations personnelles). L'intensité lumineuse est

mesurée dans chacun des aquariums à l'aide d'un capteur sphérique (LICOR 1400), utilisé pour connaître l'éclairement dans le PAR (Photosynthetic Available Radiation). Les bulleurs sont ensuite stoppés pour arrêter l'agitation du milieu. Cinq individus sont placés au fond de chacun des aquariums. Le temps nécessaire pour remonter en surface est mesuré ainsi que la masse des individus. Cinq expériences ont été menées et ont permis d'acquérir 431 observations de remontées d'algues.

En connaissant la température, l'intensité lumineuse et le temps de remontée, la production cumulée d'oxygène est calculée à l'aide du modèle de photosynthèse précédemment défini (III.2.1).

IV.1.3. *Transport d'algues dans l'étang de Salses-Leucate*

Cette expérience a été mise en place avec pour objectif d'apporter des informations sur les flux de biomasse de *V. aegagropila* au cours de l'année dans l'étang : quelles sont les principales périodes de transport ? Quelles tailles d'algue sont principalement transportées, en quelles quantités ? Ces observations ont également été conçues de manière à ce qu'elles soient comparables avec le travail de modélisation numérique sur la dynamique de l'algue dans l'étang.

► Expérimentation sur le terrain

Quatre parcs en grillage (maille de 2 cm de diamètre) ont été placés dans l'Anse du Paurel avec les autorisations des Affaires Maritimes. Chacun des parcs est un carré de 1m² ouvert sur un seul côté permettant aux algues de rentrer. Deux parcs sont orientés afin de piéger les individus venant du nord (régime de vent de tramontane) et deux orientés pour piéger les individus venant du sud (régime marin). Pour chaque orientation, un parc fermé jusqu'à mi-hauteur ne piège que les individus arrivant par la surface tandis que l'autre est ouvert sur toute la colonne d'eau. La hauteur d'eau moyenne au niveau des parcs est proche de 1 mètre. Toutes les deux semaines durant l'été puis tous les mois ensuite, les individus de chacun des parcs sont récoltés, calibrés par classe de taille puis dénombrés. L'expérience s'est déroulée de juin 2003 à septembre 2004. Durant l'hiver 2003 de décembre à mars, les parcs ont été dégradés et aucune observation n'a pu être réalisée.

► Analyse des données

Les données météorologiques (intensité et direction du vent, température de l'air, pression atmosphérique) sont fournies par Météo France. Ces données tri-horaires sont enregistrées à la station de Leucate. Les données de température de l'eau sont issues de la base de données ENVLIT du REPHY. Les corrélations entre les flux d'algues et les paramètres météorologiques (vent soufflé par secteur) ont été recherchées en utilisant la matrice de variance d'une analyse en composante principale. Le nombre d'observations étant de 18, le coefficient de corrélation devient significatif à partir de 0.41 (table de Pearson). Compte tenu de la météorologie rencontrée sur le domaine, quatre secteurs de vent ont été choisis afin d'estimer les kilomètres de vent soufflé par secteur au cours de l'année. Les secteurs sont : secteur Nord (315°N-45°N), le secteur Est (45°N-135°N), le secteur Sud (135°N-225°N) et le secteur Ouest (225°N-315°N).

D'autre part, les kilomètres de vents soufflés (distance parcourue en km d'une particule se déplaçant suivant la direction et la vitesse du vent) sur un intervalle de temps donné ont été tracés. Les kilomètres de vent sont calculés pour les quatre secteurs (quart de cercle nord, est, sud et ouest). De même les kilomètres de vents soufflés moyen sur un intervalle de temps donné et dans en projetant suivant la direction des vents dominants sur ce site (330°N-150°N) ont été tracés et comparés. Les kilomètres de vent soufflés correspondent finalement à une masse ou une quantité de vent, comparablement d'un volume échangé pour un débit ou un courant connu.

IV.1.4. *Modèle hydrodynamique MARS-3D appliqué à l'étang de Salses-Leucate*

► Equations et méthodes de résolution

Le modèle MARS3D a été développé au laboratoire DEL/AO IFREMER Brest. Le code de calcul et les méthodes de résolution employées sont détaillés dans les travaux de Lazure et Dumas (com. pers.). Ce modèle a été utilisé sur l'étang de Thau (Lazure, 1992) dans le cadre du chantier Lagunes Méditerranéennes du PNEC, pour reproduire la circulation des masses d'eau sous l'action de différentes conditions météorologiques. Plusieurs modules biologiques ont été couplés au modèle hydrodynamique pour appréhender les cycles de l'azote, du phosphore et la production primaire (Chapelle *et al.*, 2000), la dynamique des macrophytes (Plus, 2001), les crises anoxiques (Chapelle *et al.*, 2001) et la dispersion des bactéries d'origine entériques (Fiandrino *et al.*, 2003). Ce modèle a été appliqué sur la lagune de Salses-Leucate (Cesmat, 2002) dans le cadre d'un DEA et sur la lagune de Bages-Sigean (Ifremer, 2003).

MARS3D est un code de calcul résolvant les équations de Navier-Stokes (annexes 1 VIII.4, p 204) sous l'hypothèse d'hydrostaticité et avec l'approximation de Boussinesq. Ce code simule le champ de courant, la température, la salinité, la hauteur de la surface libre ainsi que toute autre variable dissoute dans les trois dimensions du domaine. Il est écrit en FORTRAN 90 et est basé sur des méthodes de différences finies en utilisant un maillage régulier. Un changement de variable σ sur la verticale est réalisé sur les équations du mouvement afin de conserver un nombre de maille constant sur une colonne d'eau. Ces équations sont présentées de manière développée en annexes (annexes 1 VIII.4, p 204).

► Intensité lumineuse

Intensité de surface

L'intensité lumineuse de surface est estimée dans le modèle à partir du flux incident théorique à notre latitude au cours de l'année (Luyten *et al.*, 1992). Ce flux est calculé en Watt/m² puis en µmoles de photons/s/m². D'autre part pour les années 2002 à 2005, le rayonnement lumineux enregistré à la station de l'aéroport de Perpignan a été utilisé pour réaliser une comparaison.

Intensité dans la colonne d'eau

La disponibilité de la lumière dans la colonne d'eau dépend du coefficient d'extinction de la lumière dans l'eau et de la profondeur suivant la loi : $I_z = I_s * e^{-K*z}$. Avec l'intensité de surface (I_s), le coefficient K doit être connu pour estimer la lumière disponible en profondeur. Ce coefficient K est fonction de l'absorption liée à l'eau, à la chlorophylle et à la matière en suspension (Fasham *et al.*, 1990 ; Riley, 1956). On peut alors formuler le coefficient d'extinction de la manière suivante :

$$K_{\text{ext}} = K_{\text{eau}} + K_1 * [\text{Chl a}] + K_2 * [\text{Chl a}]^{2/3}$$

Plusieurs travaux de modélisation de la production primaire utilisent cette formulation pour estimer l'intensité lumineuse disponible dans la colonne d'eau (Zaldivar *et al.*, 2003 ; Tusseau *et al.*, 1997, Parson *et al.*, 1984).

► Température

Dans le modèle MARS 3D, la température de l'eau est calculée à partir du rayonnement incident sur le domaine (rayonnement Infra Rouge, rayonnement proche Infra Rouge) et des échanges de chaleur latente entre la masse d'eau et la masse d'air au-dessus du domaine. Les données météorologiques utilisées sont celles de Météo-France (Vitesse du vent, direction, pression atmosphérique, température de l'air, rayonnement lumineux) pour les années 2002-2005. Une simulation a été faite sur l'année 2002-2005 avec les conditions météorologiques mesurées à la station de Leucate.

Une fois les flux de chaleur estimés, la température et la salinité suivent une équation d'advection-diffusion dans le domaine d'étude :

$$\frac{dT}{dt} = u \frac{\partial T}{\partial x} + v \frac{\partial T}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial x} (k^T_x \frac{\partial T}{\partial x}) + \frac{\partial}{\partial x} (k^T_y \frac{\partial T}{\partial y})$$

► Grille de calcul du domaine d'étude

Le modèle hydrodynamique MARS 3D est appliqué sur la lagune de Salses-Leucate avec la possibilité de réaliser des simulations sur deux grilles de calcul. Ces grilles de calcul ont été construites à partir des données bathymétriques acquises en 2000 par le SMNLR (près de 10 000 points bathymétriques). La première grille a une maille de 160 mètres (Cesmat, 2002), la seconde a été définie dans le cadre du travail de thèse à 80 mètres (Figure IV-2) pour mieux appréhender les processus impliqués dans la dynamique de

l'algue en particulier dans l'Anse du Paurel. Les pas de temps de calcul du modèle MARS3D (pour respecter les critères de stabilité numérique lors de la résolution des équations) sont de 2 minutes pour la grille à 160 mètres et de 40 secondes pour la grille à 80 mètres.

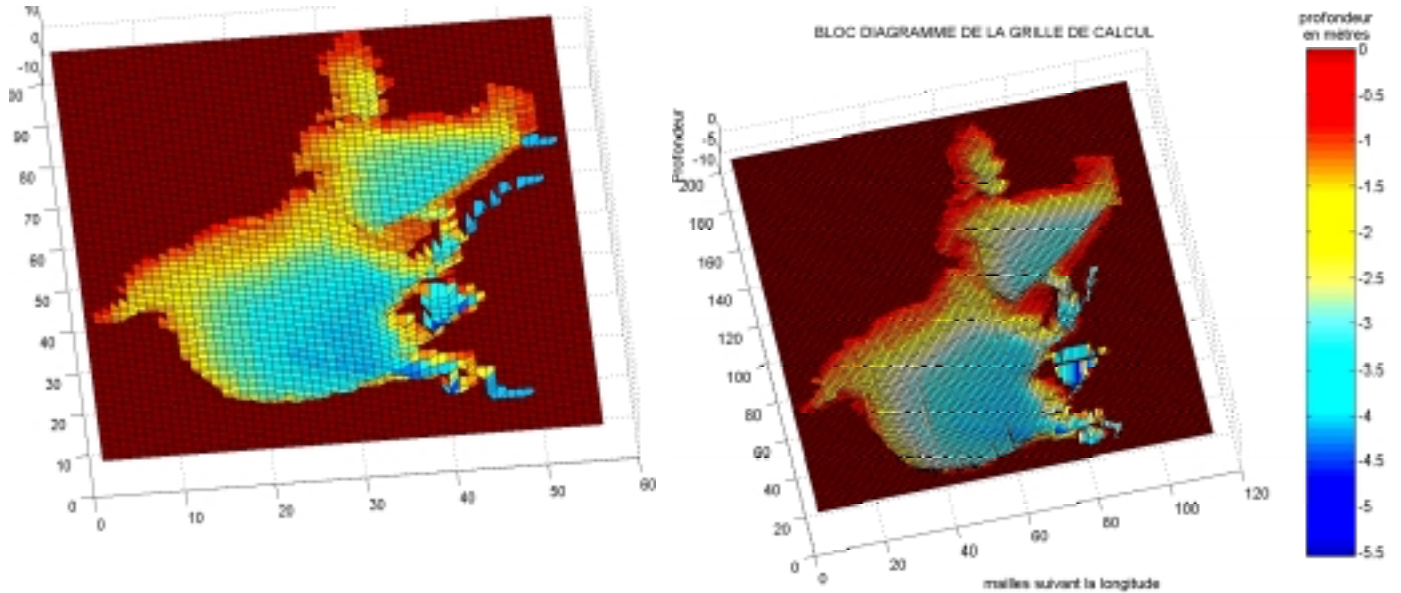


Figure IV-2 : Grille de calcul sur l'étang de Salses-Leucate à 160m de résolution (à gauche) et à 80m de résolution (à droite)

Les simulations sont réalisées en considérant le domaine fermé. Les échanges d'eaux avec la mer sous l'effet de la marée lunaire et barométrique peuvent modifier la température et la salinité de l'étang mais ont peu d'influence sur la dynamique des masses d'eau contrôlée essentiellement par le vent (Cesmat, 2002).

IV.2. Résultats

IV.2.1. Gain de flottabilité

Les résultats de cette expérience montrent que :

- Tous les individus sont capables de flotter, ce qui confirme l'existence d'un processus déterministe.

- Il n'existe pas *à priori* d'effets majeurs de la taille des individus sur le temps de remontée (dans un même aquarium un individu de grande taille peut remonter avant un individu de plus petite taille, et inversement (Figure IV-4))

En condition optimale de photosynthèse (22 à 25°C et saturation en lumière), les algues remontent en surface en environ 2 heures. Avec une baisse de l'intensité lumineuse, le temps moyen de remontée est plus élevé (Figure IV-3). Il existe cependant une assez forte variabilité autour du temps moyen de remontée pour chaque expérience, ainsi que des observations peu représentatives (en dehors des quartiles).

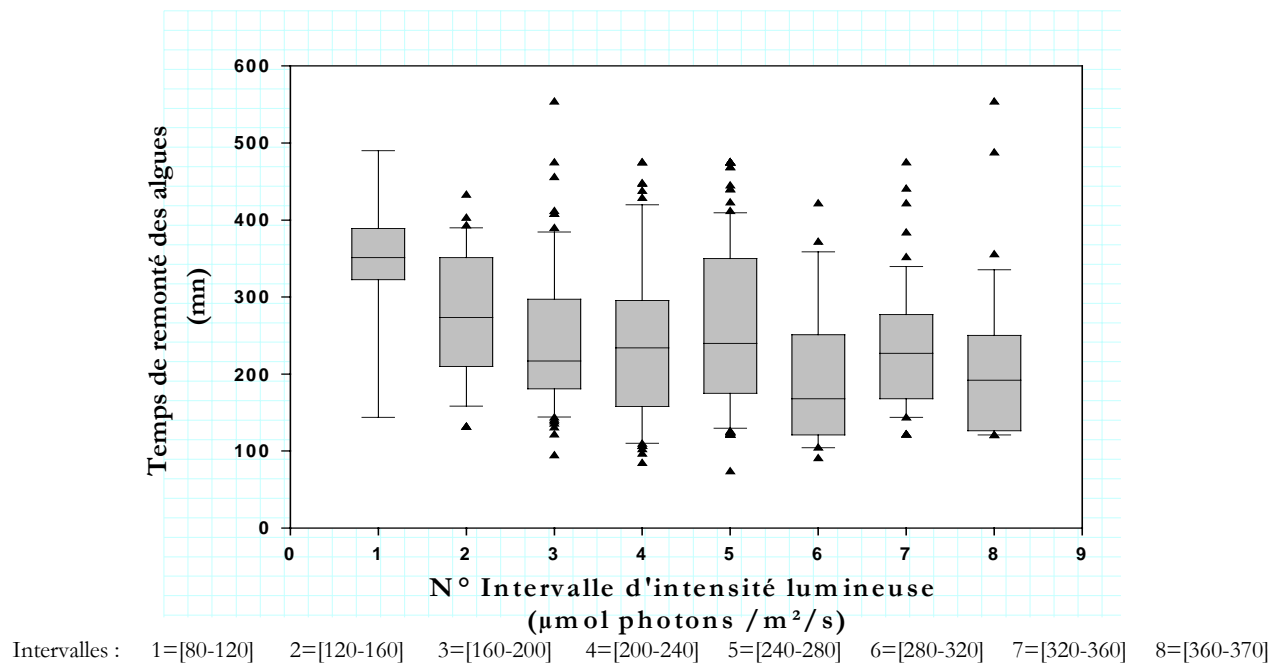


Figure IV-3 : Temps de remonté moyen des algues sous différentes intensités lumineuses (431 observations)

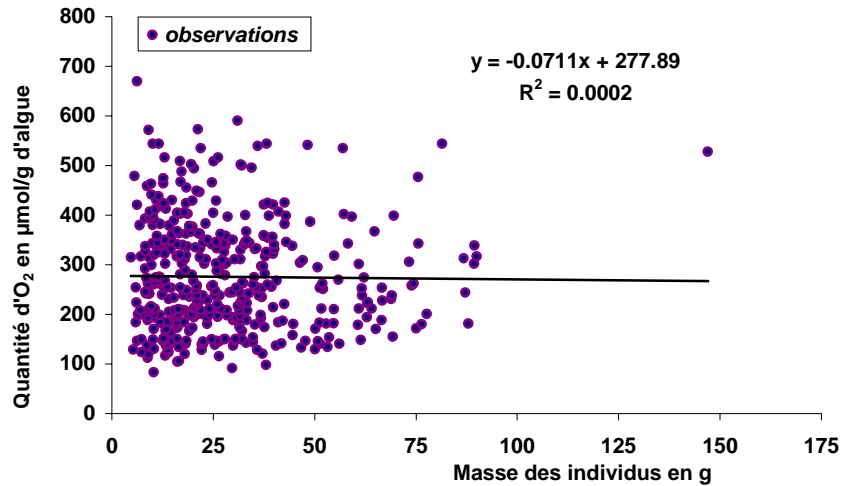


Figure IV-4 : Quantité produite d'O₂ / g d'algue pour remonter en fonction de la masse de l'algue

Les observations ont également permis d'estimer la quantité moyenne d'oxygène nécessaire à l'algue pour flotter : cette quantité est de l'ordre de 200 µmole O₂/g d'algue. La distribution des occurrences de remontée, en fonction de la quantité d'oxygène produite peut être approchée par une loi log-normale (Figure IV-5).

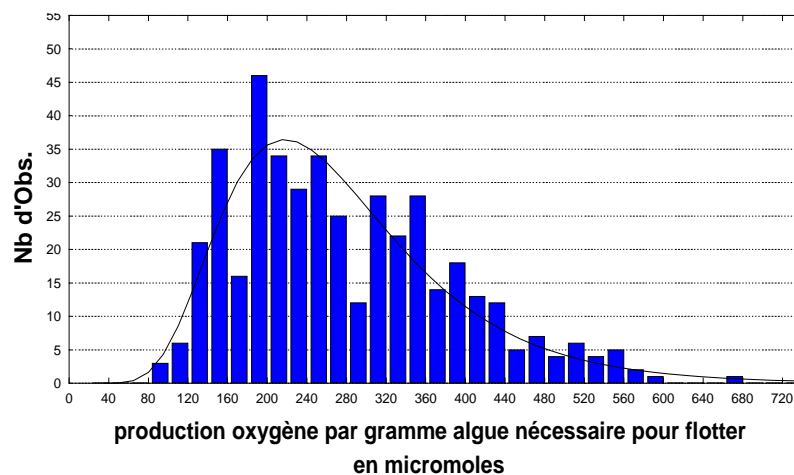


Figure IV-5 : Distribution des 431 observations de quantité d'oxygène nécessaire pour acquérir la flottabilité

Il existe une assez forte variabilité entre les individus puisque certains individus n'ont besoin de produire qu'environ 200 µmoles d'O₂/g d'algue pour acquérir la flottabilité alors que d'autres peuvent avoir besoin de 400 µmoles d'O₂/g. Ces différences importantes peuvent venir de l'expérimentation avec des températures légèrement différentes d'un aquarium à un autre ou d'une imprécision sur la mesure de l'intensité lumineuse. En outre, on peut imaginer que la structure des algues (plus ou moins cohésive et donc plus ou moins apte à bloquer des bulles d'O₂) présente également une variabilité inter-individuelle.

La loi log-normale n'étant pas intégrable analytiquement, une loi empirique a été ajustée (polynôme de degré 4) à la distribution cumulée des observations.

Le graphique suivant montre la distribution cumulée et l'ajustement d'un polynôme de degré 4.

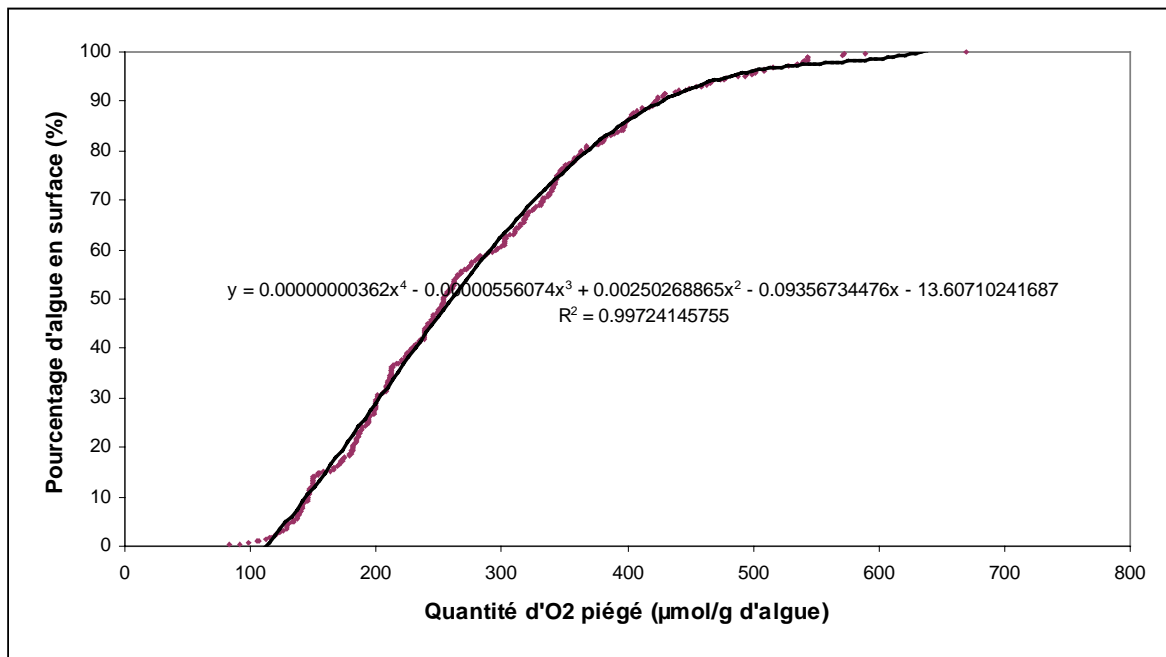


Figure IV-6 : Ajustement d'un polynôme de degré 4 sur la distribution cumulée de la Quantité d'oxygène piégée dans les algues pour acquérir une flottabilité positive

Finalement en connaissant la quantité d'oxygène produite par les algues, puis bloquée, il est possible d'estimer un taux de flottabilité pour une quantité d'algue qui correspond à la probabilité de flotter d'un individu : $F(Q_{O_2}) = 3,62 \cdot 10^{-9} Q_{O_2}^4 - 5,5607 \cdot 10^{-3} Q_{O_2}^3 + 2,68865 \cdot 10^{-3} Q_{O_2}^2 - 9,35673447 \cdot 10^{-2} Q_{O_2} - 13,6071024$

► Perte de flottabilité

Les bulles d'oxygène piégées dans les structures des algues peuvent être perdues sous l'action des vagues ou de la turbulence dans l'eau (observations personnelles : lorsqu'on agite une algue de surface, elle perd sa flottabilité).

De même que pour les processus de gain de flottabilité l'objectif ici est de quantifier l'oxygène perdu en fonction de « l'énergie d'agitation » du milieu. Une expérience simple a été imaginée. L'idée était de créer une onde stationnaire dans les aquariums en présence d'algues en surface, puis de mesurer le temps nécessaire aux algues pour couler. Cette onde est générée en agitant horizontalement les aquariums (L,l,h) à une fréquence de 700 ms et une amplitude de 2 cm. L'amplitude et la période de l'onde générée sont mesurables. Par pas de temps (5 minutes) le système est arrêté puis le nombre d'algues en surface et au fond sont dénombrées.

Cette expérience a permis d'observer une variabilité dans le temps de flottabilité des algues (les algues mettaient des temps différents à couler selon le degré d'agitation). Il n'a cependant pas été possible de quantifier la variable d'action (énergie cinétique turbulente) pour pouvoir paramétrer une loi utile à la modélisation du phénomène.

IV.2.2. *Transport des algues dans l'étang de Salses-Leucate*

► Transport par classe de taille

Pour tous les flux (Sud ou Nord, colonne d'eau ou surface) et les périodes d'observation, la distribution en taille de la biomasse totale transportée est similaire pour chacun des parcs (Figure IV-7). Les individus transportés en plus grand nombre sont ceux des classes de taille 2-3 cm et 3-4 cm (de masse 3 à 12g). Par contre ces classes de taille représentent seulement 9% et 25% de la biomasse transportée. Les individus de 4 à 5 cm de diamètre représentent quant à eux 40% de la biomasse transportée.

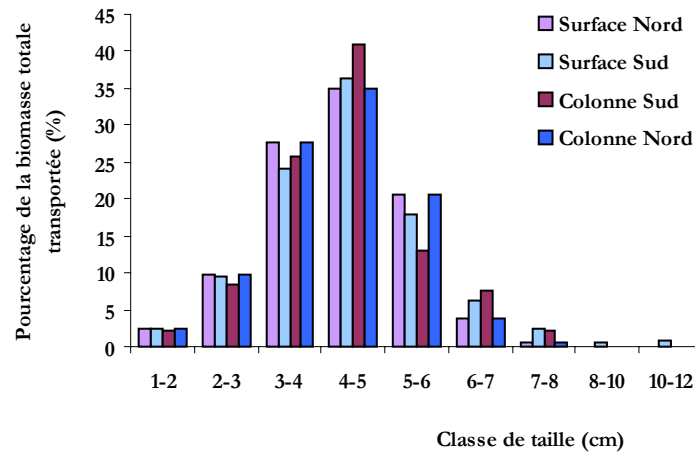


Figure IV-7 : Distribution moyenne d'algues transportées en taille par secteur

► Transport annuel

Les flux de biomasse totale ont été estimés et rapportés par mètre de section et par jour. Ces flux pour les 4 secteurs (Surface-colonne d'eau et Nord-Sud) sont présentés sur la figure suivante :

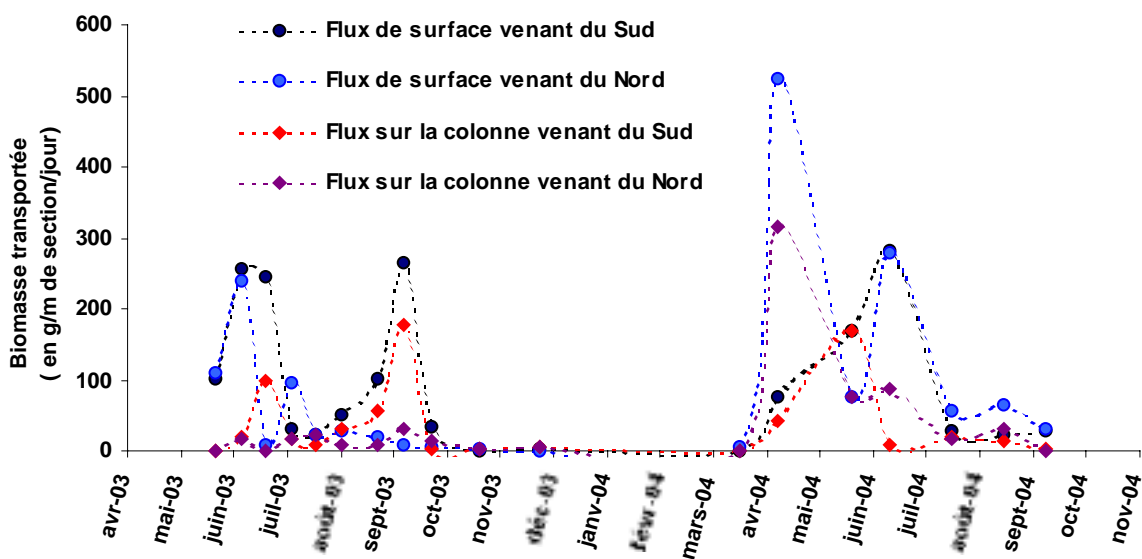


Figure IV-8 : Flux d'algues observé entre juin 2003 et septembre 2004 dans l'anse du Paurel

Les principales périodes de transport massif d'algues sont le printemps (mars-juin) et la fin d'été (septembre-octobre). Les biomasses transportées peuvent atteindre 300 à 500 g d'algue par jour et par mètre de section. Sur les deux années d'observations des pics de transport sont observables à chaque printemps et été, avec des intensités plus marquées en 2004 qu'en 2003. Les transports sont quasiment nuls en hiver.

	Flux Sud Surface	Flux Nord surface	Flux Sud Colonne	Flux Nord Colonne	Température
Flux Sud Surface	1,00	0,36	0,76	0,23	0,39
Flux Nord surface		1,00	-0,23	0,06	0,40
Flux Sud Colonne			1,00	0,42	0,11
Flux Nord Colonne				1,00	-0,03
Température					1,00

Tableau 13: Matrice de corrélation entre les flux Sud et Nord de surface et de colonne (Nombre d'observations égal à 18, valeur significative de corrélation >0,4)

Les observations faites sur les parcs ouverts vers le sud sur toute la colonne d'eau suivent les mêmes tendances que les observations des flux de surface (corrélation de 0,76). En outre, les quantités d'algues dénombrées dans les parcs ouverts sur toute la colonne d'eau sont moins importantes que celles de surface. Les algues piégées ont pu « ressortir » par le fond des parcs ouverts sur toute la colonne.

Le transport par le fond existe mais on peut imaginer qu'il a une portée moins importante que le transport de surface.

En revanche aucune corrélation n'existe entre les flux de surface et ceux sur toute la colonne d'eau venant du nord (corrélation=0,06). Les flux observés dépendent des conditions favorables de transport vertical et horizontal mais également de la quantité d'algues présentes géographiquement en amont de la mesure. Prenons un exemple pour comprendre la difficulté d'interprétation des flux et de la biomasse potentielle. Supposons que le flux mesuré soit nul : il se peut que les conditions de transports soient défavorables ou que les conditions de transport aient été favorables mais avec une absence d'algues sur la zone géographique amont des parcs.

Les flux de surface du Sud et du Nord sont également corrélés positivement avec la température ce qui paraît logique compte tenu de la relation saisonnière de la flottabilité des algues.

La relation entre les flux observés et le régime de vent a été explorée. Pour chacun des quatre secteurs de vent, la quantité de vent soufflés a été estimée pour la période entière entre chaque observation de flux, pour les 10, 5 et 2 derniers jours précédents l'observation de flux de transport (Tableau 14, +annexes XI.1, p 231).

Le transport d'algues (sur la colonne et la surface, sud et nord) est peu corrélé avec la quantité de vent au cours des 10 et 5 derniers jours avant l'observation. Les flux d'algues ont de meilleures corrélations avec la quantité cumulée de vent sur les 2 derniers jours précédant les observations. Ainsi, les flux de surface et de fond venant du sud ont respectivement des coefficients de corrélation de 0,5 et 0,8 (Tableau 14) avec les vents de secteurs Sud. Les flux de surface venant du Nord ont un coefficient de corrélation de 0,46 avec les vents de secteurs ouest (Tramontane).

	Vent secteur Nord	Vent secteur Sud	Vent secteur Est	Vent secteur Ouest
Flux Sud Surface	-0,13	0,50	-0,39	-0,13
Flux Nord surface	-0,28	-0,39	-0,25	0,46
Flux Sud Colonne	-0,14	0,80	-0,18	-0,39
Flux Nord Colonne	0,04	0,68	-0,31	-0,44

Tableau 14 : Matrice de corrélation entre les quantité de vent par secteur sur les 2 derniers jours avant l'échantillonnage et les flux d'algues.

► **Conditions météorologiques au cours des observations de transport des algues**

La quantité de vent soufflé les 2 jours précédent les observations permet d'illustrer les liens entre le vent et les flux du sud vers le nord durant la période d'octobre 2003 ainsi que les transports du nord vers le sud de l'Anse du Paurel durant le printemps 2003 et 2004 (Figure IV-9, Figure IV-10, Figure IV-11). Qualitativement, la direction du vent sur la zone d'échantillonnage (Anse du Paurel, 1m de profondeur) détermine le sens du courant et donc du transport des algues en surface.

Pour la courbe avec projection sur l'axe 330-150°N (courbe bleue) les valeurs positives des kilomètres de vent soufflés correspondent à des vents de secteur nord-ouest, et les valeurs négatives à des vents de secteur sud-est. La courbe sans projection (rouge) représente la quantité totale de vents soufflés (en km).

On peut qualitativement lier les observations « de gros arrivages » d'algues par la surface aux coups de vent entre l'échantillonnage. Les flux importants venant du sud des parcs (17 septembre 2003, 01 octobre 2003, 10 juin 2004) peuvent être associés à des vents du sud malgré la dominance des vents de nord au cours des périodes d'échantillonnages (Figure IV-9). Si les flux de surface observés peuvent dans certains cas avoir eu lieu au milieu de la période d'échantillonnage (6 septembre 2003) et avoir été « mémorisés » par le parc de surface, les parcs ouverts sur toute la colonne ne semblent pas conserver les événements « inter-observation » et les flux observés sont plutôt sensibles aux dernières conditions rencontrées. Les flux importants venant du nord sont également accompagnés de vents de même secteur avec peu ou pas de renverse de vent de Sud (Figure IV-10). A l'inverse, des flux peu importants observés au mois d'août 2003 peuvent être mis en relation avec une période exceptionnellement calme et donc avec peu d'hydrodynamisme dans la lagune (Figure IV-11).

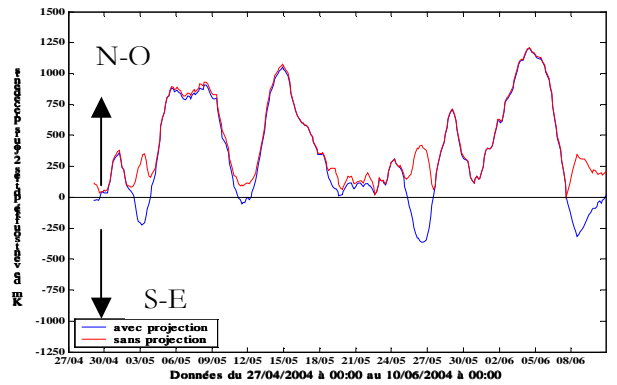
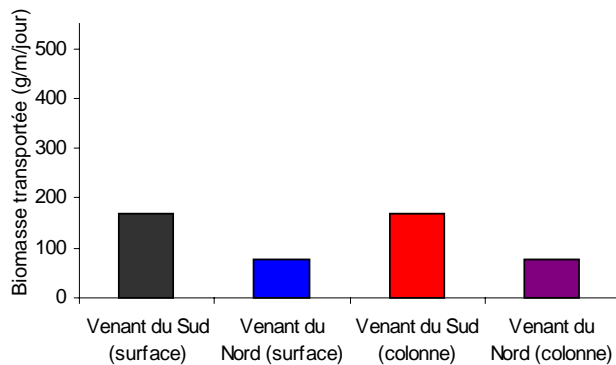
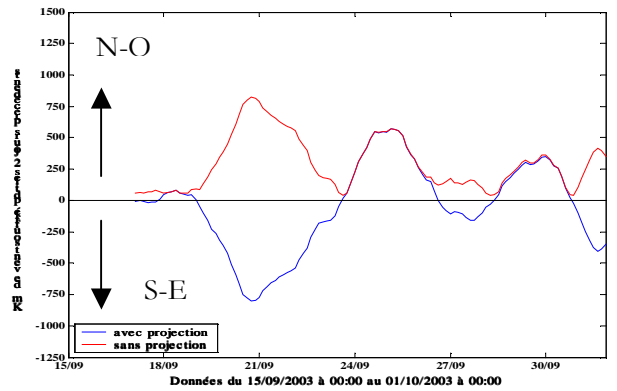
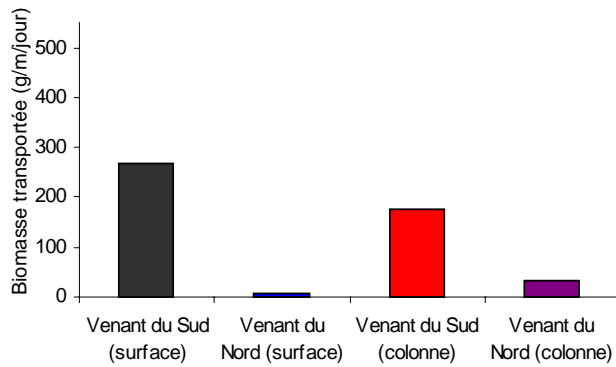
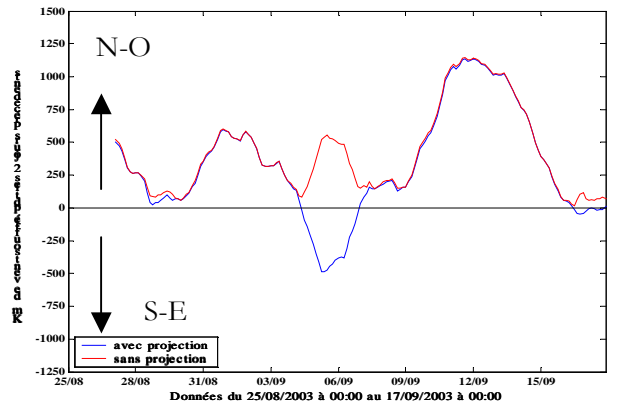
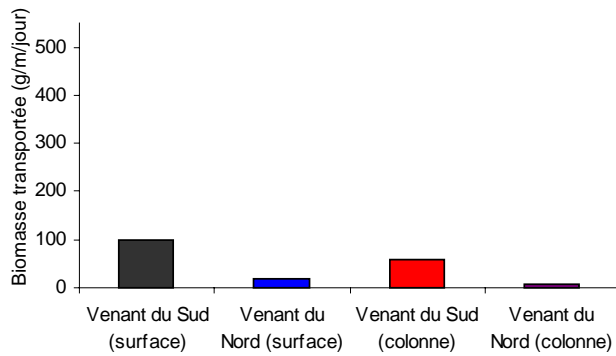
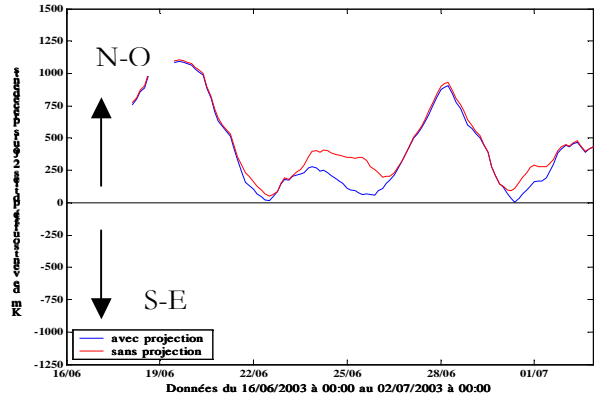
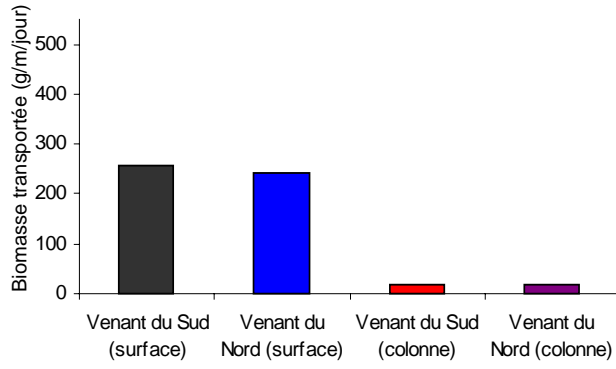


Figure IV-9 : Observations avec des forts flux de surface et de colonne venant du sud et hodographes de vent (km soufflés) moyennés sur 2 jours avec projection (330°-150°N) et sans projection.

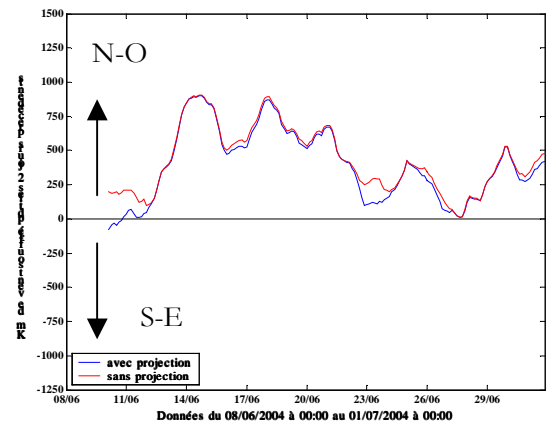
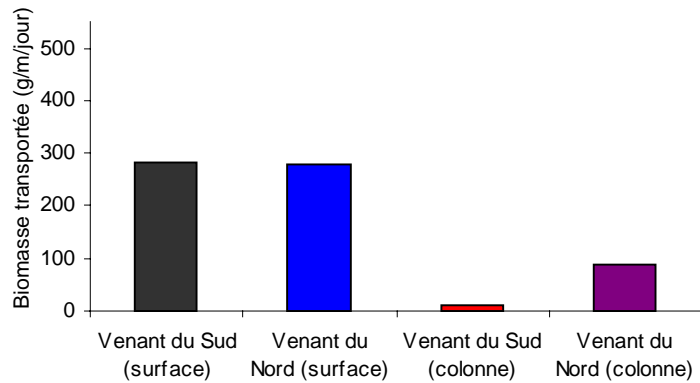
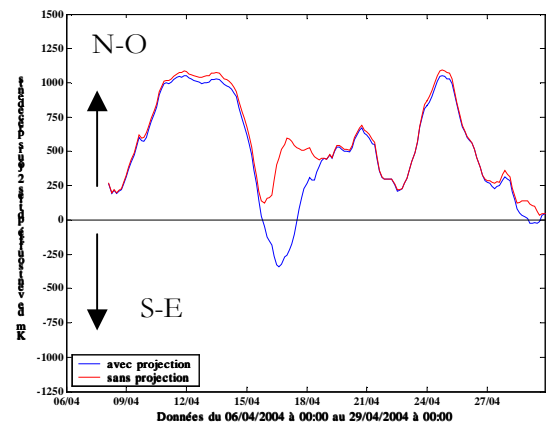
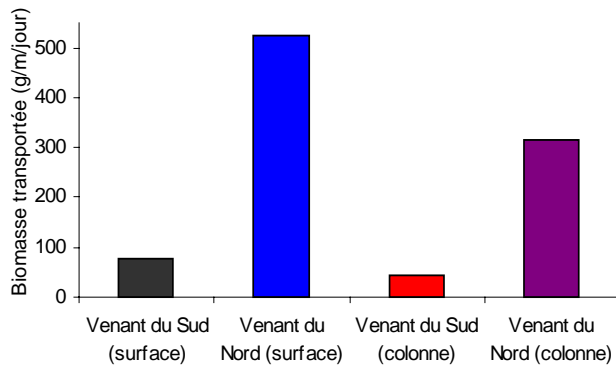
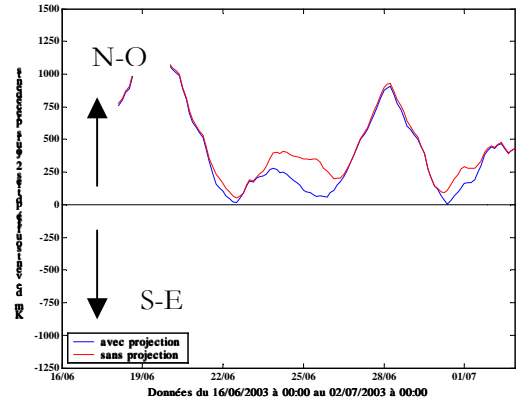
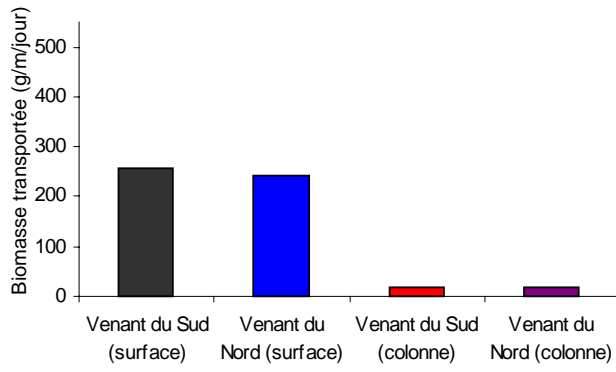


Figure IV-10 : Observations avec des forts flux de surface venant du sud et du Nord et hodographe de vent (km soufflés) moyennés sur 2 jours avec projection (330°-150°N) et sans projection.

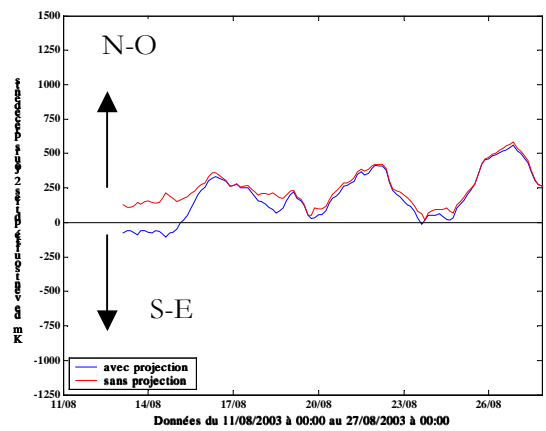
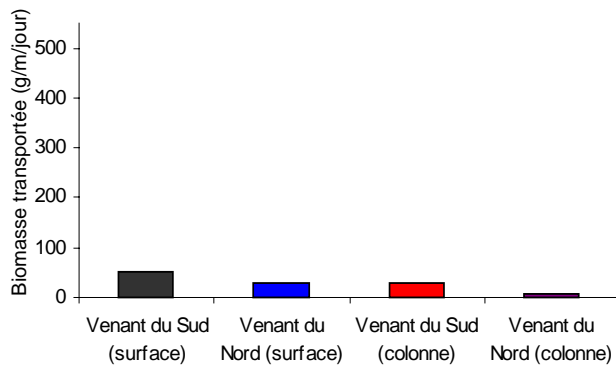
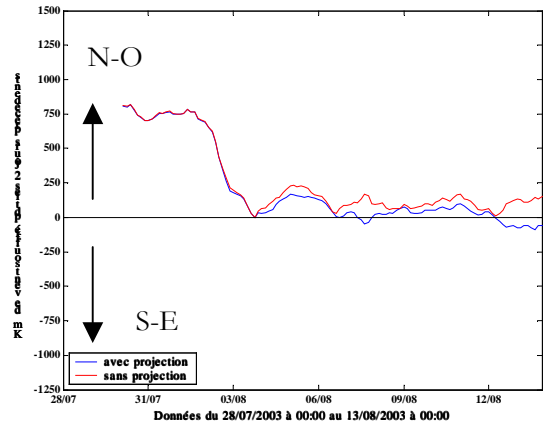
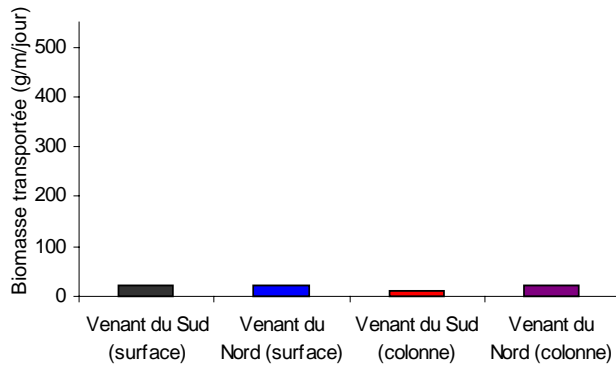


Figure IV-11 : Observations de faibles flux d'algues en périodes estivales et hodographes de vent (km soufflés) moyennés sur 2 jours avec projection (330°-150°N) et sans projection.

IV.2.3. *Forçages du modèle physique*

► **Circulations stationnaires**

Les circulations stationnaires induites par les principaux vents rencontrés sur le domaine (II.2.2, p 20) (Tramontane 315°N 15m/s, Vent d'Est 90°N 15m/s, vent marin 135°N 15m/s et vent de fetch maximal 360°N 15m/s) sont présentées ci-après (Figure IV-12 à Figure IV-16). Le champ de courant moyen sur la verticale, le champ de surface et de fond (grille à 80m) sont utilisés pour caractériser la circulation des masses d'eau dans l'étang de Salses-Leucate.

La morphologie de l'étang contraint la circulation des eaux qui se caractérise par quatre cellules principales quelle que soit la direction du vent. Deux cellules sont présentes dans le bassin de Leucate et deux dans celui de Salses. Les échanges de masse d'eau entre ces deux bassins sont faibles dans la plupart des situations météorologiques. Les cellules s'orientent en général au vent, une circulation verticale se met en place au bout de quelques heures (3 à 4h). Les courants sur les bordures de l'étang suivent la direction du vent tandis que des courants de retour s'instaurent par le centre des bassins face au vent. Une rotation de la direction du vent déforme les cellules tandis qu'une vitesse de vent plus importante ne joue quasiment pas sur la forme des structures mais favorise une circulation verticale.

Pour un vent de Tramontane (Figure IV-13) les courants moyens se structurent en deux principales cellules dans chacun des bassins sud et nord. Les cellules ouest des deux bassins sont plus importantes que les cellules est. De plus, dès que le vent tourne au nord ces cellules suivent l'orientation du vent. Les cellules ouest des bassins s'élargissent au dépend des cellules est (Figure IV-16).

Pour les courants de fond et de surface, on observe durant les trois premières heures des structures 2D bien établies (Figure IV-12). Ensuite, les structures sont moins visibles (Figure IV-13), une circulation verticale se met en place. Les courants sur les bords ouest et est du domaine sont dans le sens du vent pour la surface et le fond. Par contre, des courants de retour sur le fond s'instaurent au milieu des deux bassins, là où la profondeur est maximale.

Pour un vent marin d'est, le fetch (distance d'action du vent sur la masse d'eau) est minimal. La circulation est encore composée de deux principales structures dans chacun des deux bassins (Figure IV-14). Dans le bassin sud les deux cellules sont alignées dans le sens du vent avec la cellule au sud de l'étang plus réduite. Dans le bassin nord par contre les cellules sont alignées suivant l'axe sud ouest-nord est. La morphologie du talus du lido contraint l'orientation des cellules de circulation.

Pour le deuxième cas de vent marin, la cellule convective inférieure dans le bassin sud devient plus importante que celle située au dessus (Figure IV-15). Dans le bassin nord, les deux cellules de convection se ré-orientent par rapport à la direction du vent de près de 90° pour un changement de vent de seulement 45°.

Enfin pour un vent de nord, les échanges entre le bassin sud et le bassin nord deviennent possibles (Figure IV-16). Les cellules ouest occupent la majeure partie des bassins, avec une recirculation à l'est et la

présence de 3 cellules. Des échanges entre le bassin sud et nord ont lieu à l'ouest par la surface et à l'est par le fond et à l'est près du grau de port Leucate.

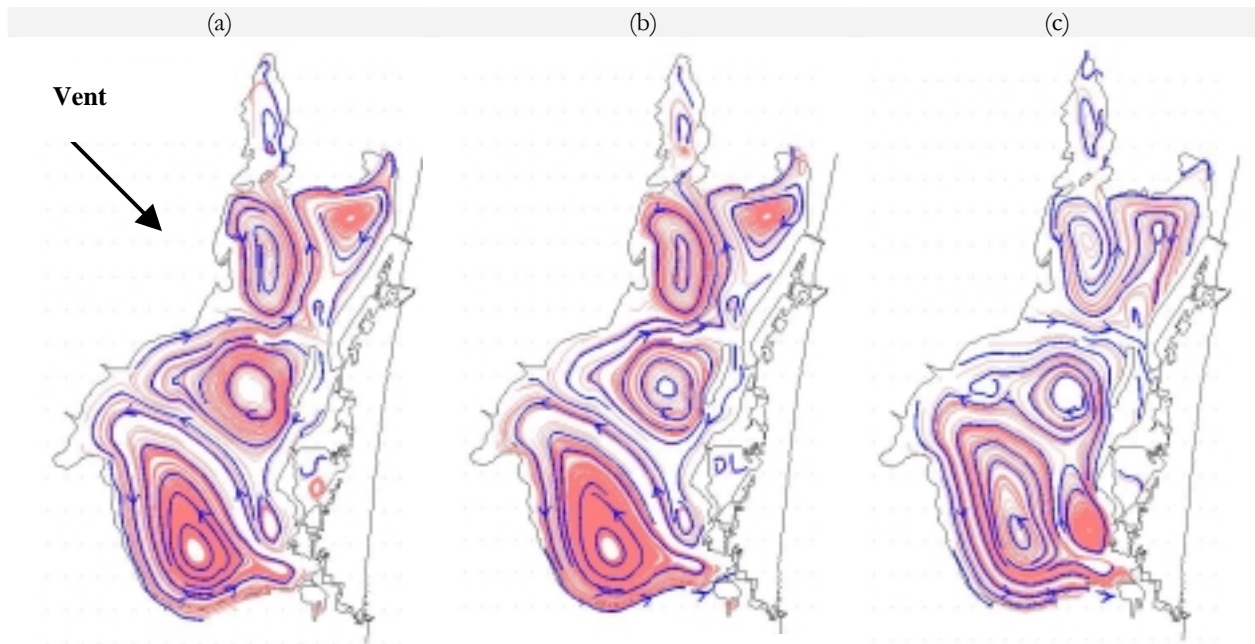


Figure IV-12 : Circulation au bout de 2h par Tramontane (315°N 15m/s), moyenne sur la verticale (a), au fond (b), à la surface (c)

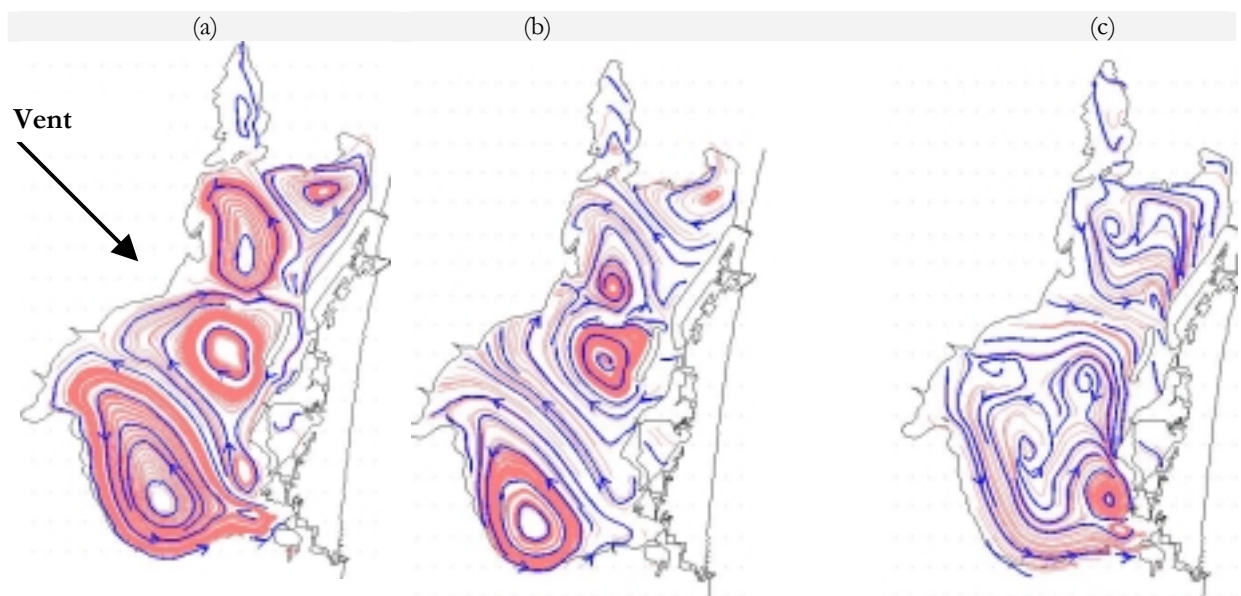


Figure IV-13 : Circulation stationnaire par Tramontane (315°N 15m/s), moyenne sur la verticale (a), au fond (b), à la surface (c)

(a) (b) (c)

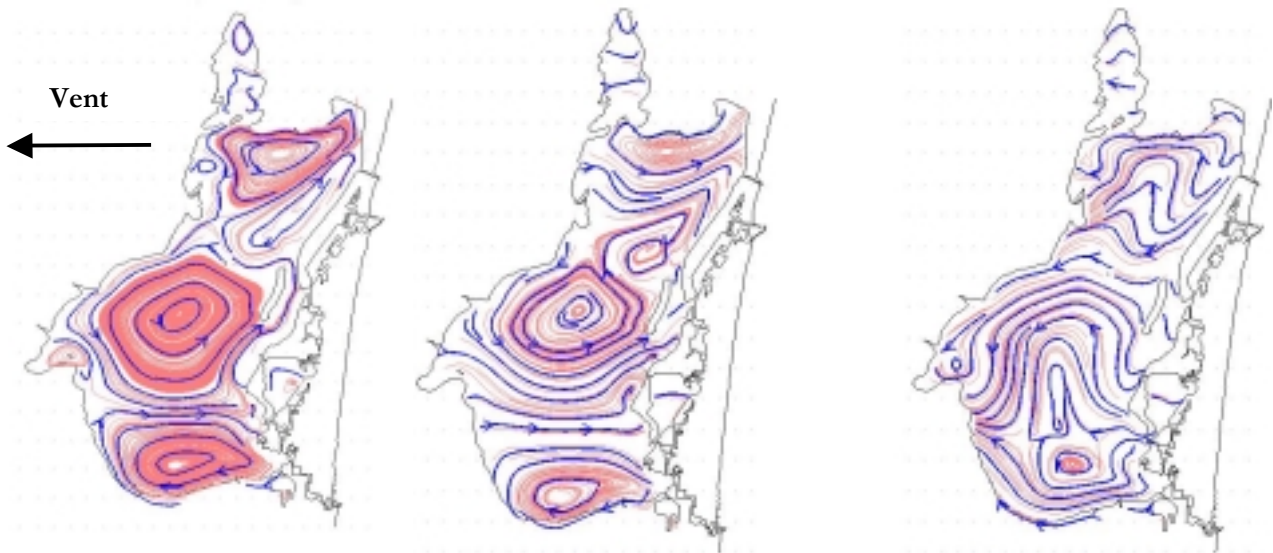


Figure IV-14 : Circulation stationnaire par vents d'est (90°N 15m/s) moyenne sur la verticale (a) ; au fond (b), à la surface (c)

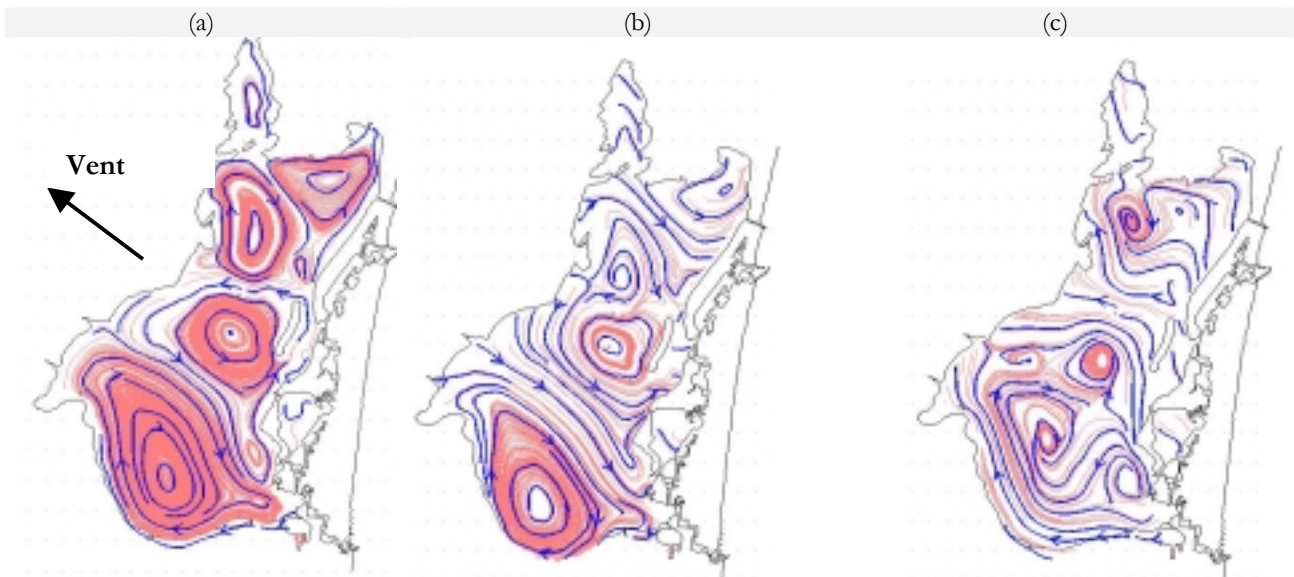


Figure IV-15 : Circulation stationnaire par vent marins de sud est (135°N 15m/s) moyenne sur la verticale (a) ; au fond (b), à la surface (c)

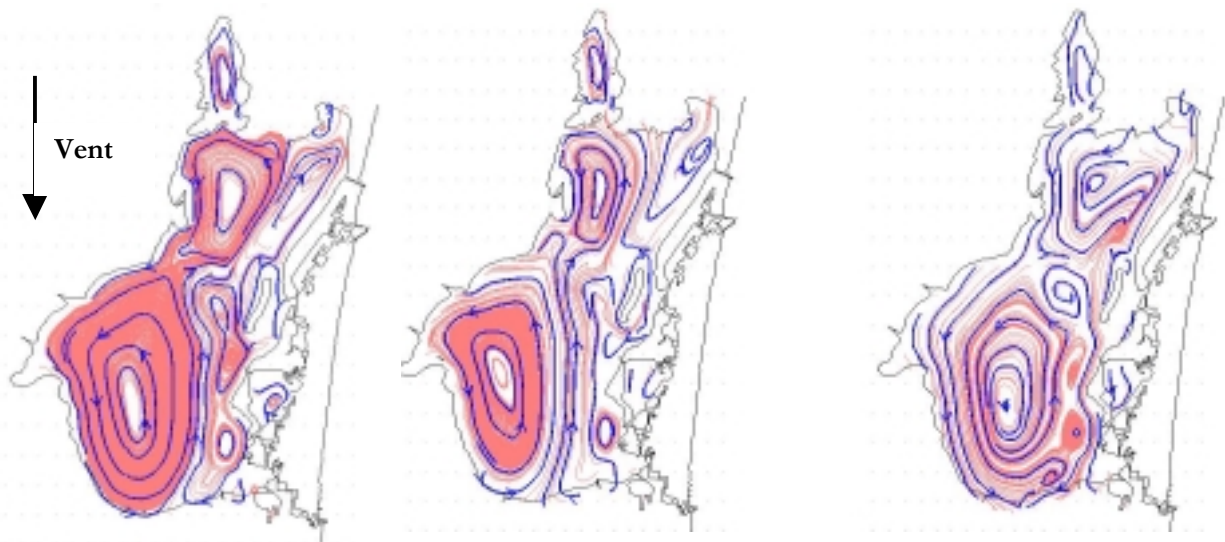


Figure IV-16 : Circulation stationnaire par vent de fetch maximal (nord 15m/s) moyenne sur la verticale (a) ; au fond (b), à la surface (c)

► **Courant de surface et de fond entre 2002 et 2005**

Les courants moyens sur le fond et la surface pour chacune des trois années (2002-2005) sont représentés sur les Figure IV-17 et les Figure IV-18. L'année 2004 présente les intensités moyennes de courant les plus faibles au fond (2 à 3 cm/s) et en surface.

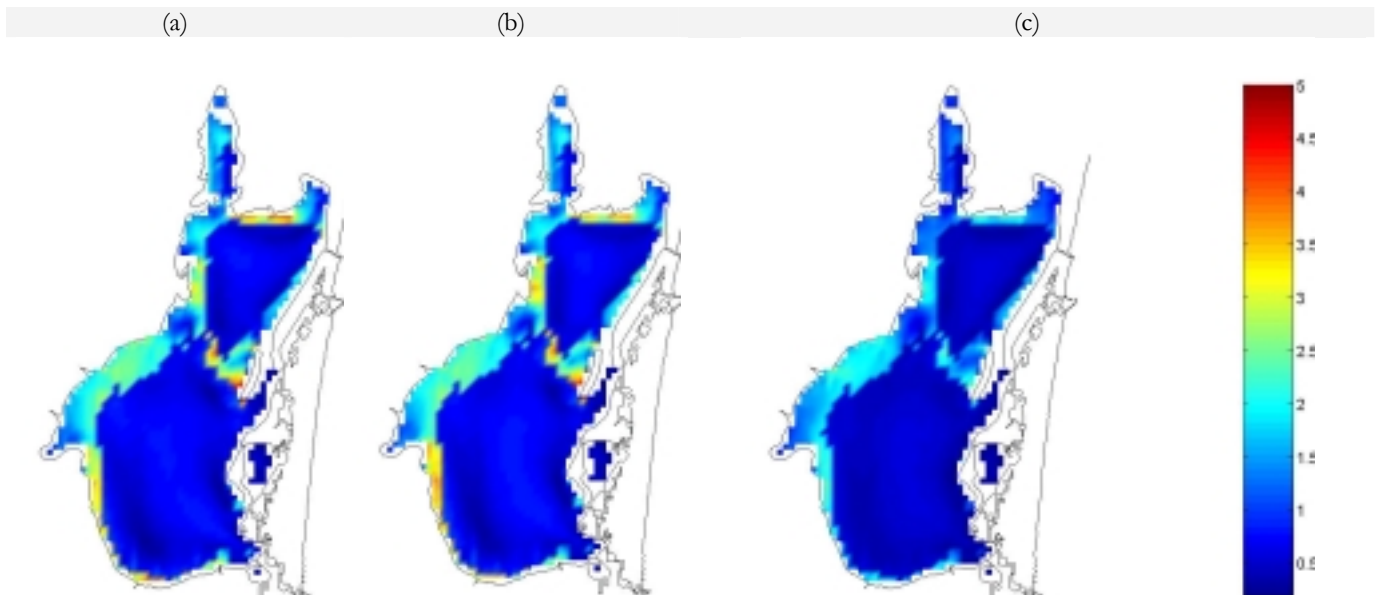


Figure IV-17 : Courant moyen de fond annuel (en cm/s) (a) 2002-2003 (b) 2003-2004 (c) 2004-2005

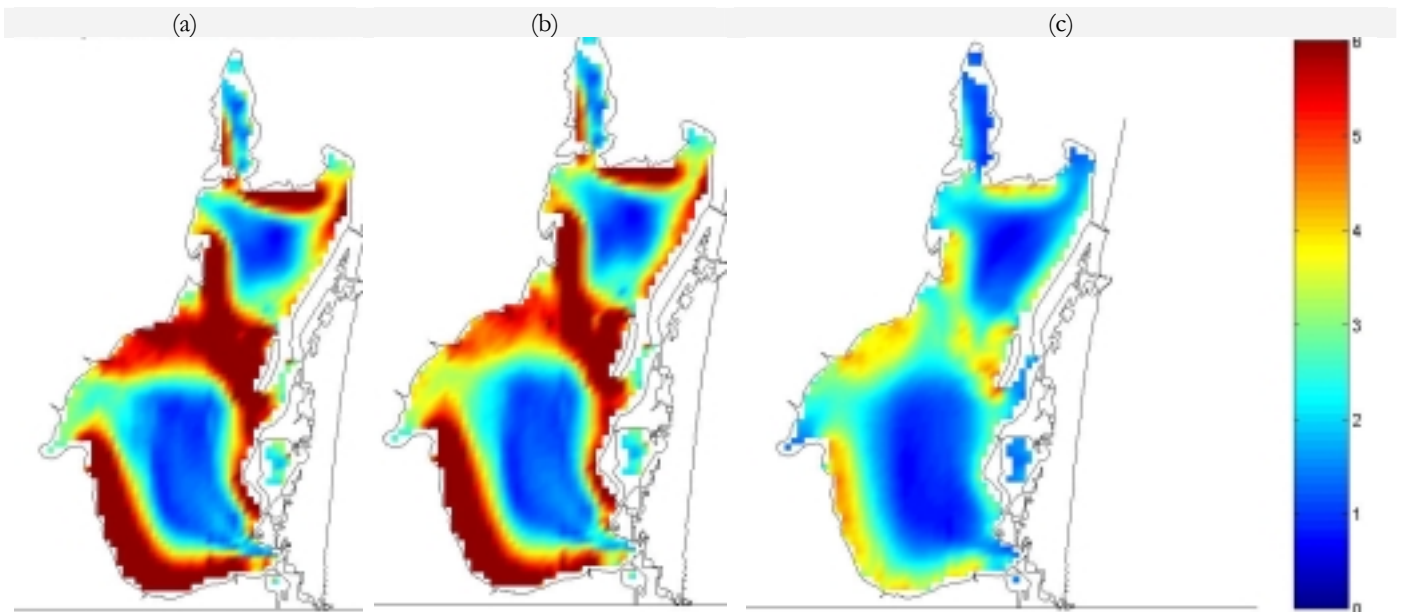


Figure IV-18: Courant moyen de surface annuel (en cm/s) (a) 2002-2003 (b) 2003-2004 (c) 2004-2005

► Champ de l'énergie cinétique turbulente

La résolution des équations de Navier-Stokes est effectuée dans notre cas en fermant le schéma de turbulence avec une équation supplémentaire. L'énergie cinétique turbulente (E_{CT}) est estimée avec un terme de production et un terme de dissipation. La longueur de mélange a été choisie en s'inspirant des travaux de Lazure (1992) sur l'étang de Thau. Les champs d'énergie cinétique turbulente présentés plus loin, sont ceux établis en circulation stationnaire. En simulation de vents variables ce champ est constamment remanié.

Les zones d'énergie cinétique turbulente importante correspondent à des zones d'accélération des courants, dans les zones peu profondes. L'inertie d'une masse d'eau arrivant d'un milieu profond dans un milieu moins profond, génère une accélération des courants et de la turbulence. Cette énergie cinétique turbulente est perdue par frottement et dissipation.

Pour un vent de tramontane important (15 m/s), le champ d'énergie cinétique turbulente atteint des valeurs de l'ordre de $10^{-4} \text{ m}^2/\text{s}^2$ (Figure IV-19). Par contre pour un vent moins violent (315N 5 m/s) l'énergie cinétique turbulente atteint des valeurs de $10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}^2$. Pour les deux intensités de vent de Tramontane considérées, la répartition du champ d' E_{CT} ne change pas. Par contre, le facteur 3 qui existe entre les deux intensités de vent se répercute en un facteur 10 sur les intensités du champ de l' E_{CT} . On trouve dans les hauts fonds de la partie centrale, le long du sud ouest de la lagune, au nord de l'Anse de Leucate et sur les berges de Fitou, les valeurs maximales de l' E_{CT} pour un vent d'une direction 315°N. Pour le vent marin (Figure IV-20), la partie centrale de la lagune, l'Anse de Leucate, et la partie sud de St Hypolitte présentent un champ d' E_{CT} important.

Les zones qui présentent un maximum d'énergie cinétique turbulente sous un régime de vent marin et d'une circulation stationnaire établie dans le domaine, sont situées dans les hauts fond au centre de la

lagune, au sud de l'étang et le long du lido du grau de Leucate. Comme pour un régime de tramontane, il est important de constater qu'entre un vent de 15 m/s et de 10 m/s l'énergie cinétique turbulente diminue d'un facteur 3, et d'un facteur 10 entre un vent de 15 m/s et de 5 m/s.

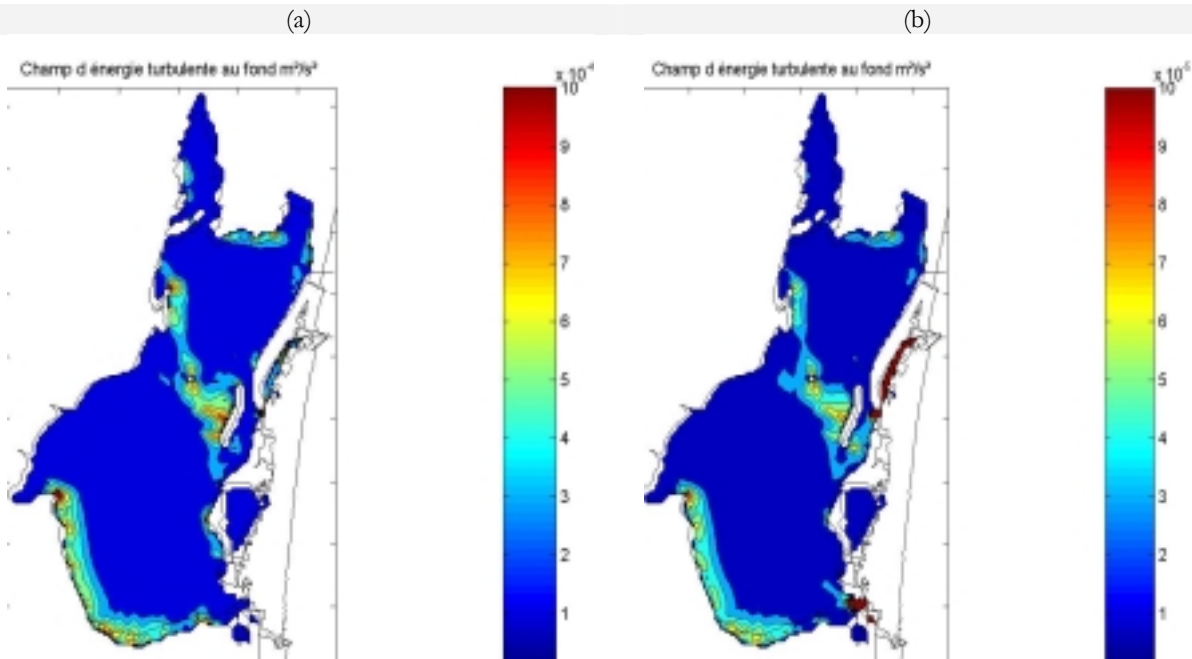


Figure IV-19 : Energie cinétique turbulente (E_{CT} m^2/s^2) au fond par vent 315N, 15 m/s (a), 315N, 5 m/s (b)

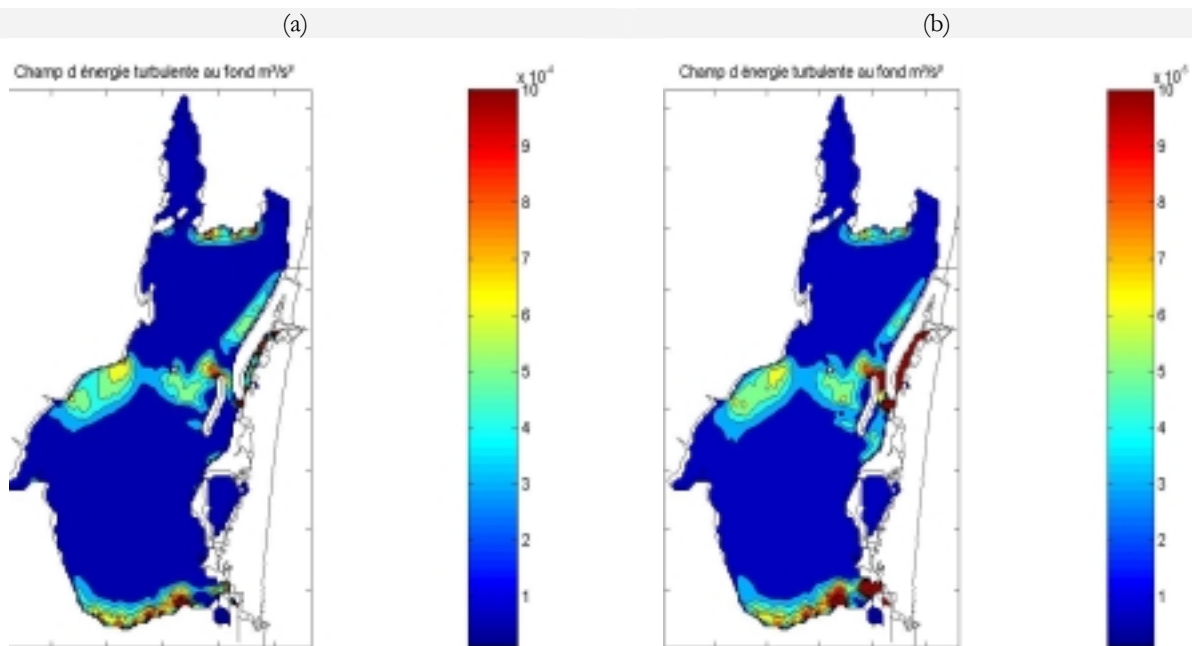


Figure IV-20 : Energie cinétique turbulente (E_{CT} en m^2/s^2) au fond par vent 90N, 15 m/s (a), 90N, 5 m/s (b)

► Température dans le domaine

La température de l'étang oscille entre 2°C et 30°C au cours de l'année. Sur l'ensemble des trois années l'estimation de la température de l'eau par le modèle est en bon accord avec les mesures (Figure IV-21). Il arrive cependant que l'écart entre la température estimée et observée soit de plus de 3°C (été 2004).

Durant cette période, le mois de juillet était particulièrement venté et la température de l'eau de mer est descendue à 17°C. L'eau de mer côtière a tamponné la température de l'eau de l'étang. Or les échanges avec la mer ne sont pas pris en compte dans notre cas, ce qui peut expliquer en partie les écarts entre simulations et observations.

Le faible volume d'eau de l'étang par rapport à la mer rend plus sensible la masse d'eau aux variations thermiques de l'air et aux échanges d'eau entre la mer et l'étang. Ce système possède une faible inertie comparativement à des systèmes de plus grande échelle. Une erreur de 1 à 2°C entre les simulations et les observations est acceptable dans un tel système où la variabilité de la température est importante.

En bassin fermé, l'absorption des rayonnements UV, infra-rouge et proche infra-rouge apporte une quantité énergétique à la masse d'eau sous forme de chaleur. Cependant, la profondeur d'atténuation de ces longueurs d'onde est souvent plus importante que la profondeur de la masse d'eau lagunaire. Le modèle MARS 3D calcule pour chaque case de la grille de calcul (Figure IV-2, p 102), l'intégrale du rayonnement entre les profondeurs du haut et du bas de la case. Dans les cases de fond se pose alors le problème de la gestion des échanges de chaleur entre l'eau et le sédiment qui ne sont pas pris en compte dans le modèle. Deux solutions sont alors possibles : Toute l'énergie des rayonnements est restituée à la case de fond, ce qui pose des problèmes de « surchauffe » de l'eau, ou bien l'énergie est transmise au sédiment et considérée comme perdue.

Il n'a pas été possible de trouver des références traitant de la température du sédiment et des échanges de chaleur entre la masse d'eau et le sédiment, et ce travail ne s'est pas attardé sur la mise au point d'un modèle précis d'échange thermique eau-sédiment. Le rayonnement incident chauffe le sédiment, mais quelle est sa capacité thermique ? Quelles sont les vitesses de diffusion thermique entre ces deux interfaces ?

Nous avons choisi la deuxième solution dans le modèle à savoir que tout le rayonnement absorbé à des profondeurs plus profonde que la case de fond est considéré comme perdu. En été, les champs de température présentent ainsi des valeurs plus faibles en zones peu profondes par la nouvelle prise en compte de l'absorption du rayonnement (Figure IV-24, a). En hiver, la température de l'air refroidi plus rapidement les zones peu profondes qui présentent une nouvelle fois des valeurs plus faibles que les masses d'eau des parties plus profondes (Figure IV-24, b).

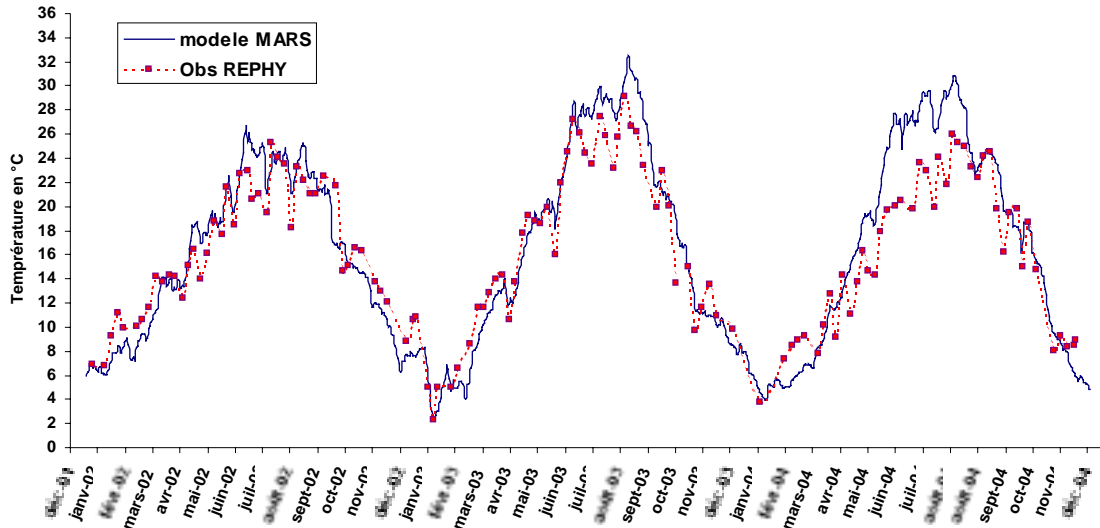


Figure IV-21 : Comparaison des valeurs simulées et observées (station de parc leucate) de la température dans l'étang entre 2002 et 2005

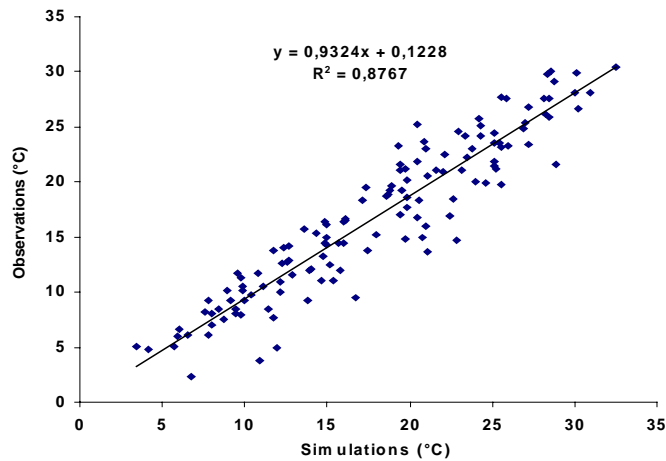


Figure IV-22 : Comparaison statistique des valeurs de température observées et simulées

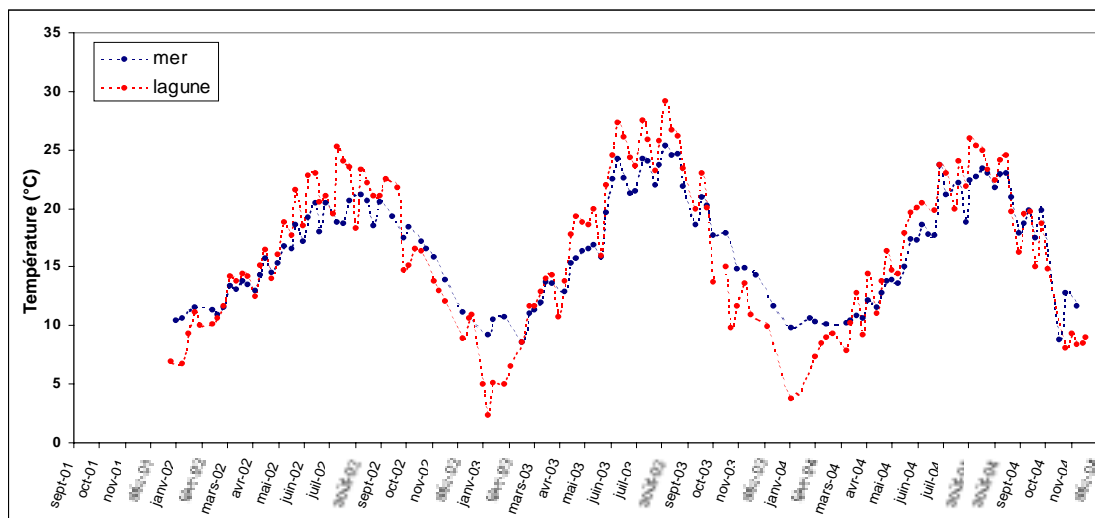
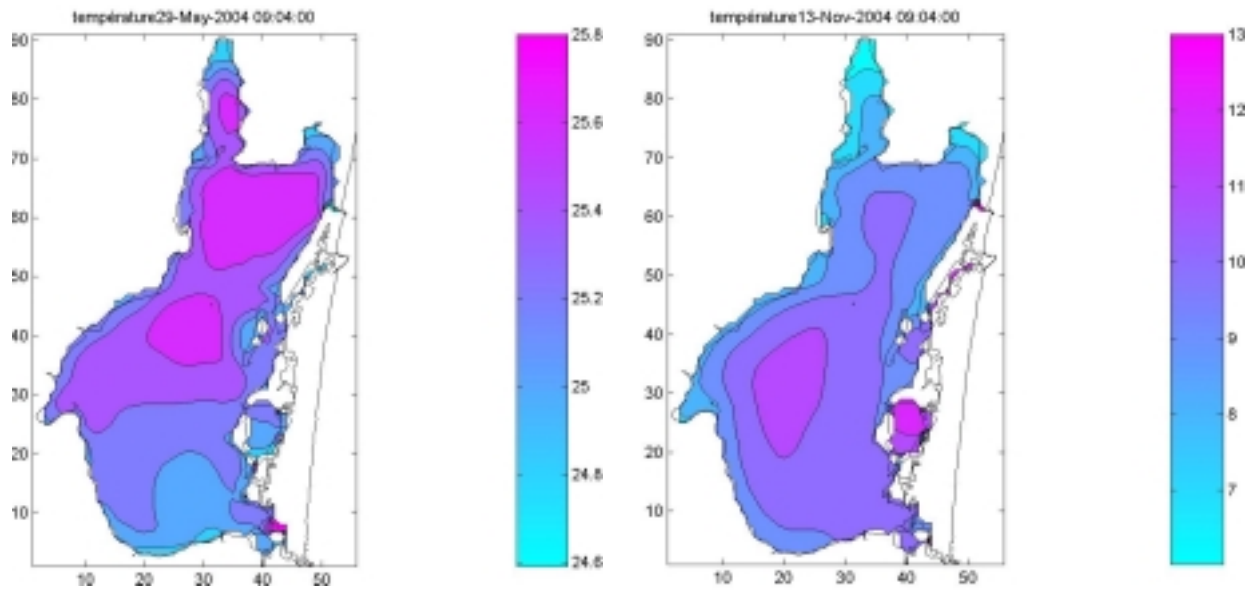


Figure IV-23 : Température dans l'étang et en mer (Observations REPHY, janvier 2002 -janvier 2005)

(a)

(b)



► **Intensité lumineuse dans le domaine**

Intensité de surface

Le modèle utilisé (Luyten *et al.*, 1992) surestime l'intensité lumineuse réellement observée (Figure IV-25) . S'il existe un biais entre valeur simulées et observées, par contre avec la multitude de points (17520) le coefficient de détermination R^2 reste élevé (0,79). Pour l'utilisation des valeurs simulées d'intensités lumineuses dans le modèle biologique, le biais sera rectifié.

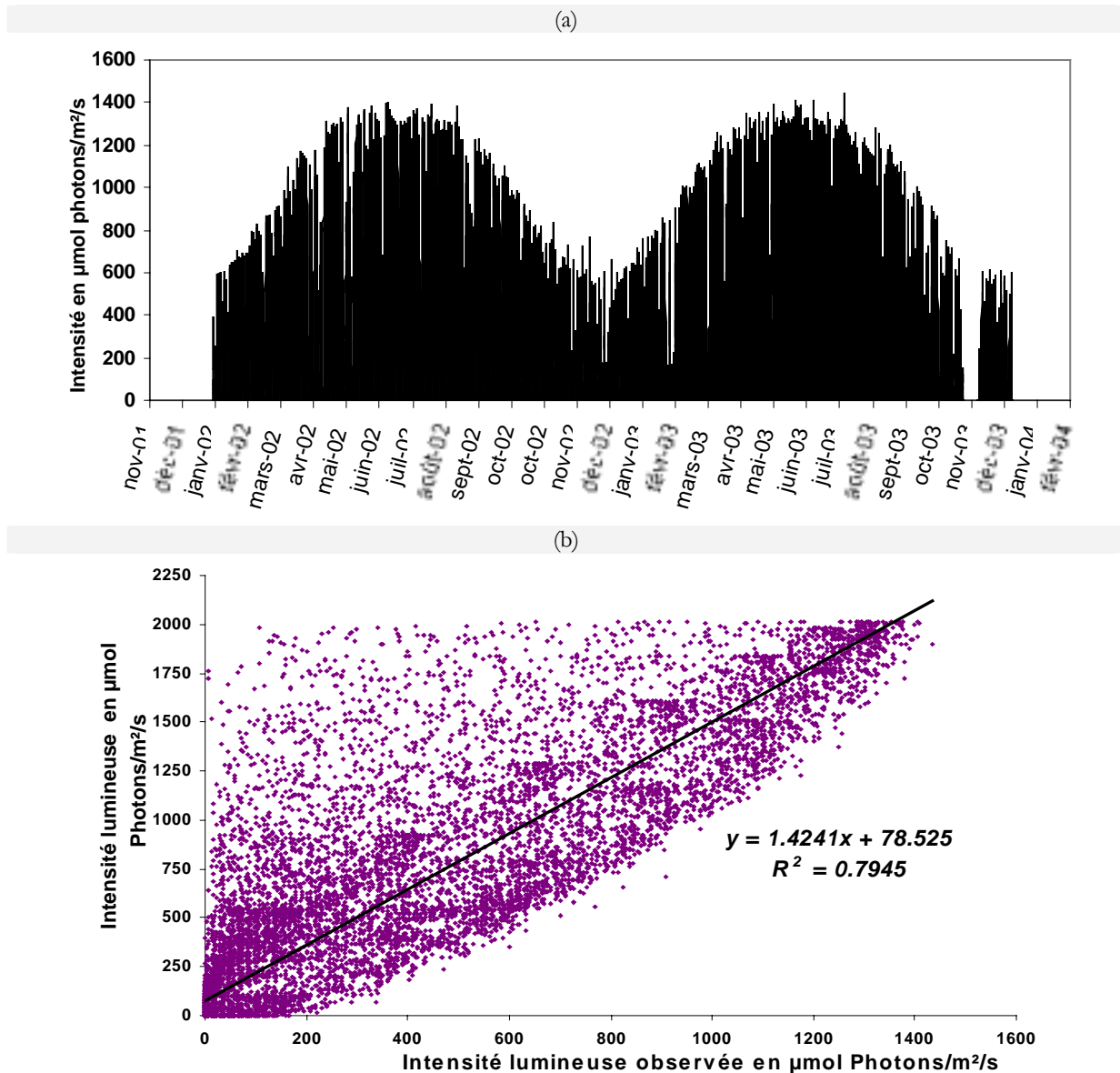


Figure IV-25 : Intensité lumineuse de surface (a) comparaison statistique des valeurs de l'intensité de surface simulée et observée (b)

Intensité dans la colonne d'eau

Dans l'étang de Salses-Leucate, les eaux sont très souvent turbides à cause du vent fréquent sur le domaine peu profond ainsi que l'apport permanent dû aux sources karstiques. Cette turbidité provoque de fortes atténuations de la lumière dans la colonne d'eau. Un terme lié à la turbidité K_{turb} est utilisé pour estimer la disponibilité en lumière à la profondeur z :

$$I_z = I_s * e^{-K*z} \text{ . Avec } K=K_{\text{ext}}+K_{\text{turb}}$$

$$K_{\text{ext}} = K_{\text{eau}} + K_1 * [\text{Chl } a] + K_2 * [\text{Chl } a]^{2/3} \text{ (Fasham } et al., 1990 \text{ ; Riley, 1956)}$$

K_{turb} a été calibré expérimentalement en mesurant l'intensité lumineuse à travers différentes solutions de turbidité connue. La corrélation entre la turbidité (NTU) et le coefficient $K(\text{m}^{-1})$ sont présentés en annexe (XI.2).

Ainsi à partir des données hebdomadaires du REPHY issues de la base de données ENVLIT (Chlorophylle a et turbidité (Figure IV-26)), il est possible d'estimer le coefficient K d'absorption de la lumière dans l'eau entre 2002 et 2005.

La moyenne du coefficient d'absorption est proche de 2 m^{-1} . Ce sont principalement les augmentations de la turbidité qui influencent les variations du coefficient K , la chlorophylle ayant un effet plus modéré.

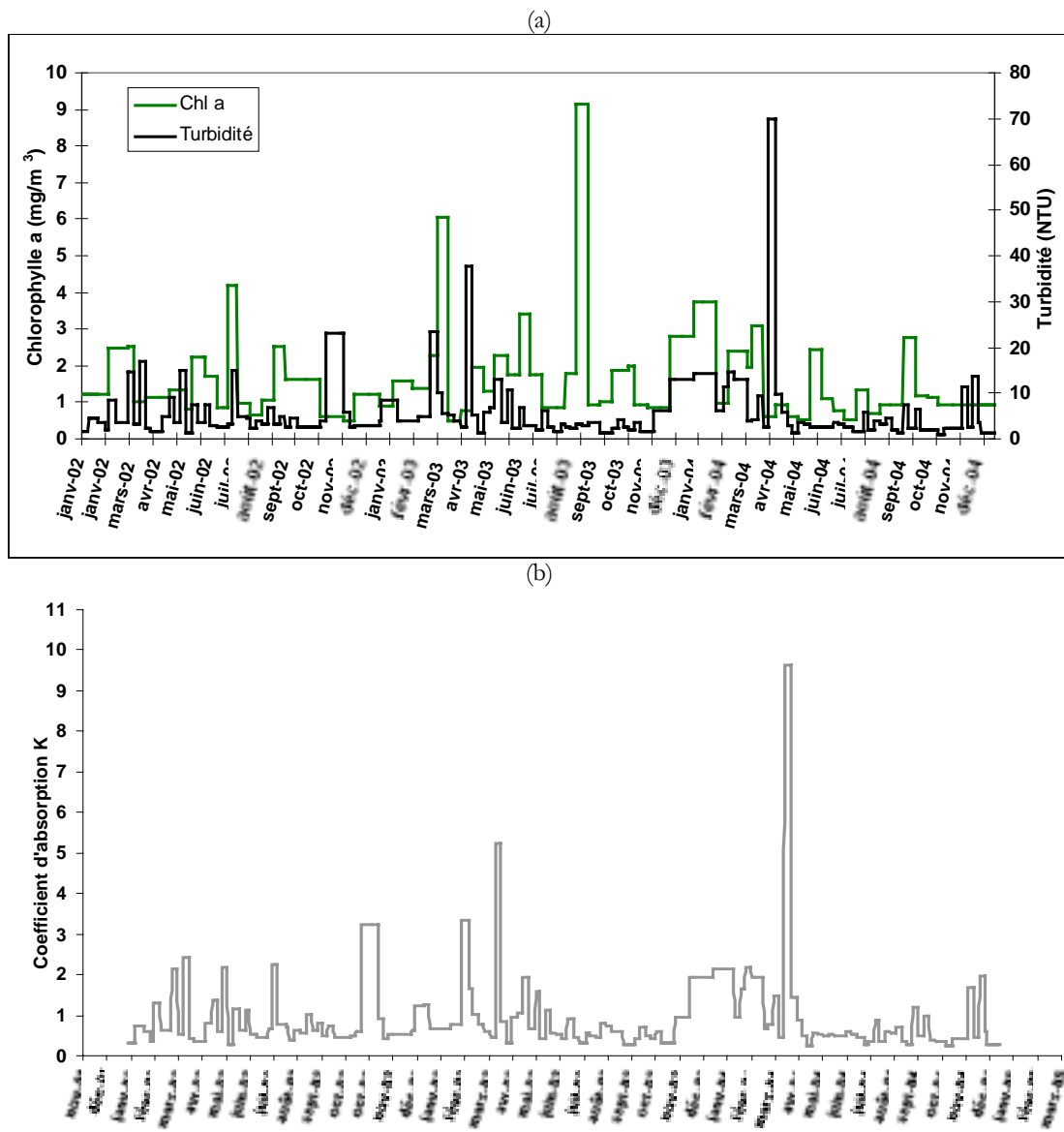


Figure IV-26 : (a) Concentration en Chlorophylle a et en Turbidité (NTU) entre 2002 et 2005 (b) Coefficient d'absorption de la lumière estimé entre 2002 et 2005

IV.3. Discussion

Les capacités physiologiques de *V. aegagropila* présentent des spécificités surprenantes. L'algue possède de faible capacité de croissance, mais sa morphologie lui permet de se déplacer sur la verticale ainsi que de fragmenter sous l'effet de contraintes mécaniques. Si sa capacité de croissance ne lui permet pas à priori d'être compétitive avec les autres espèces de macrophytes, il est possible en revanche que ses capacités de mouvement et de fragmentation constituent un avantage vis à vis de ses compétitrices. Certaines algues possèdent des organes spécialisés pour la flottaison (*Sargassum sp.* ; *Cystoseira sp.*). Il n'existe pas à notre connaissance de bibliographie discutant des effets, avantageux ou pas, des capacités de flottaison ou de fragmentation d'une algue. Il semble évident que la fragmentation augmente le nombre d'individus par clonage et que la flottabilité et le transport favorisent une large dissémination de l'espèce dans le milieu.

Les masses d'eau à l'intérieur de milieux semi-fermés sont principalement mises en mouvement sous l'action du vent. Sur l'ensemble des conditions météorologiques rencontrées sur la lagune de Salses-Leucate, les simulations mettent en évidence dans le champ de courant intégré sur la verticale, l'existence permanente de deux cellules de circulation dans chacun des bassins. Ces cellules de convection, qui constituent des attracteurs de trajectoire de particules d'eau, sont assez stables dans la lagune même si un changement de direction de vent peut rapidement les remodeler.

Il a été montré dans cette partie que les individus de *V. aegagropila* sont tous capables de flotter. La flottabilité d'un individu ne semble pas être liée à sa masse. De plus, le temps écoulé avant d'acquérir une flottabilité positive en milieu non turbulent, dépend majoritairement des conditions de production d'oxygène de l'algue par photosynthèse. L'expérience mise en œuvre dans ce travail a permis d'établir une relation entre l'oxygène produit par photosynthèse et le temps de remontée d'une algue. En condition favorable de température et de lumière à une salinité de 36, un individu met en moyenne 2 heures pour bloquer la quantité d'oxygène nécessaire à sa remontée. La perte de flottabilité n'a pu être expérimentée et sera calibrée numériquement à partir de l'énergie cinétique turbulente. Au cours de l'année et sur toute la lagune, la flottabilité de l'algue est finalement la résultante de deux phénomènes : la production d'oxygène par la photosynthèse et la perte de cet oxygène du fait de l'agitation de l'eau. Les températures de la lagune permettent des productions photosynthétiques importantes entre les mois de mars et d'octobre, et offrent donc la possibilité aux algues de flotter. Le reste de l'année les productions photosynthétiques sont insuffisantes. L'agitation de l'eau en milieu lagunaire dépend de l'intensité du vent. Les conditions météorologiques rencontrées sur le domaine (II.2.2, p 20) avec des vents fréquents et variables (notamment la Tramontane) limitent donc les processus de flottabilité des algues. Ces phénomènes interviennent sur la flottabilité à une échelle de temps de quelques jours.

Au niveau de la construction du modèle de flottabilité, il aurait été possible de suivre deux variables d'état simulant la densité des algues et de l'eau. Le modèle physique pourrait sembler plus cohérent mais il serait construit à partir de la même approximation en terme de perte d'oxygène (ou gain de densité) mais avec une réponse 0 ou 1. Le modèle statistique proposé sur le gain de flottabilité est sûrement critiquable mais a été construit sur des observations réelles traduisant un univers des possibles. La validation de ce modèle 0D de flottabilité pouvant être réalisée en disposant au fond de l'eau des casiers compartimentés (bouteilles d'eau plastiques ouvertes) comprenant des individus de *V. aegagropila*. Un dénombrement des algues qui ont disparues en se mettant à flotter, pouvait alors être effectué.

D'une manière générale il est possible qu'une partie des algues peut alors se retrouver en surface du mois d'avril jusqu'au mois d'octobre, mais en étant contrainte de rester au fond lors d'épisodes de vent. Les observations *in situ* du transport des algues entre juin 2003 et septembre 2004 ont permis d'identifier deux périodes principales de transport : printemps (Avril-juin) et fin d'été début d'automne (septembre-octobre). Les transports de biomasse sont plus faibles au cours de l'été et quasiment nul en hiver. La taille ayant peu d'effet sur la flottabilité des algues, les flux distribués en taille représentent alors un bon indicateur de la distribution en taille au sein de la population. Les individus de 2 à 4 cm de diamètre (3-12g) sont les plus nombreux mais représentent 34% de la biomasse. Les individus de 4-5 cm de diamètre (12-25g) représentent 40% de la biomasse. L'ensemble des algues de moins de 5 cm de diamètre (< 25g) constitue donc 75% de la biomasse de la population. Les individus de plus petite taille (< 3cm) semblent plus nombreux dans la population durant l'hiver.

La taille des algues est finalement une caractéristique qui n'intervient pas dans les processus de croissance et de flottabilité. La fragmentation est un processus que nous n'avons pas pris en compte dans la construction du modèle. Le modèle de dynamique des populations conçu au départ en classe de taille s'est avéré inutile. La variable d'état principale simule directement une biomasse d'algue regroupant donc toutes les classes de taille.

Nous avons vu également l'importance du vent dans le transport d'algues. L'analyse statistique des flux de biomasses transportées a montré une corrélation plus importante avec la quantité de vent des 2 derniers jours avant les observations. Les mesures dans les parcs réalisées tous les 15 jours ne gardent donc pas systématiquement une mémoire intégrative de la période inter-observations mais principalement une mémoire des événements très récents. Pour les transports sur le fond, l'expérience a permis de les mettre en évidence sans pouvoir les quantifier. Les observations de flux ont apporté de l'information sur le fonctionnement général du système dynamique mais ne permettent pas de donner une description plus fine du système. En effet, le flux observé est la résultante de plusieurs facteurs : un taux de mobilité sur une quantité d'algues donnée. De quel secteur viennent les algues piégées ? Quelle est le potentiel (quantité d'algues) en amont du flux ? Car si pour un même flux observé nous avons différentes quantités d'algues présentes sur la zone amont d'où elles proviennent, cela implique que le taux de mobilisation (flottabilité + transport) est différent. Ainsi, bien que les vents dominants soient de secteur nord-ouest, les flux venant du nord sont moins importants que les flux venant du sud. Cette différence pourrait résulter de la

différence du réservoir d'algues en amont de la zone pour les deux cas et non du taux de mobilisation des algues.

► **Synthèse sur le transport et le fonctionnement physique de la population de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate**

Au vu de l'ensemble des forçages sur le domaine de Salses-Leucate et des observations réalisées, le fonctionnement général du transport de *V. aegagropila* dans l'étang de Leucate peut être abordé de façon saisonnière :

- Au printemps, les herbiers à zostère sont peu denses, les tapis de *V. aegagropila* limitant d'ailleurs la sortie des pousses. Les conditions de température et de lumière sont favorables à de fortes productions photosynthétiques et donc favorables à la flottaison. De nombreuses algues peuvent donc être transportées par les courants de surface (lorsque le vent est faible). Lors d'épisodes de Tramontane (vent fort), les algues ne flottent pas mais sont quelque fois transportées par le courant de fond ou entre deux eaux dans les zones peu profondes (moins de 1m) (Observations personnelles). Il n'est pas rare, après de la Tramontane, d'avoir des quantités de *V. aegagropila* importantes dans l'anse de la Roquette pourtant située dans la partie sud de la lagune (observations personnelles équivalente aux Photo II-6, p 43).

- En été, l'herbier est plus dense. La lumière est moins abondante sous la canopée de zostères et les productions photosynthétiques plus faibles limitent l'acquisition de flottabilité des algues. De plus les algues qui sont susceptibles de remonter à la surface sont souvent retenues par les feuilles de zostère (observations personnelles, Photo II-3, p 33). Les herbiers à zostères semblent stabiliser la biomasse de *V. aegagropila* durant cette période et les transports sont moins importants. Les vents sont généralement calmes durant cette période, limitant l'hydrodynamisme et donc les flux d'algues.

- En automne (septembre-octobre), les températures dans l'étang sont encore idéales pour des productions photosynthétiques permettant la flottaison. De plus, les herbiers perdent leurs feuilles et libèrent également de nombreux individus de *V. aegagropila*. C'est au cours de cette période que les biomasses d'algues transportées du sud vers le nord sont les plus importantes. Les algues à la surface se distribuent suivant des lignes, rangées les unes derrière les autres qui laissent imaginer les lignes des courants de surface comme présentés (Figure IV-12 p 113, Figure IV-16).

- D'une manière générale en hiver, les algues ne sont pas ou peu déplacées. Il peut arriver toutefois que quelques individus se retrouvent en surface. Des algues sont quelques fois déplacées par le fond dans les zones de faibles profondeurs lors d'épisodes de tramontane violents. La population ne semble pas être fortement redistribuée durant cette période.

V. Couplage modèle physique et biologique

Résumé

Cette partie présente la spatialisation du modèle de croissance à quota sur le domaine de Salses-Leucate et s'organise de la manière suivante : nous allons tenter tout d'abord d'estimer la capacité de croissance de la population d'algue entre les années 2002 et 2005 sous les conditions environnementales rencontrées (lumière, température, nutriments) sans donner la capacité aux algues de se déplacer. Ensuite, l'étude de la mobilité de la population est réalisée sur la même période afin de comprendre l'impact du processus de flottabilité sur la distribution des algues dans la lagune d'une part mais également sur la capacité de croissance de la population d'autre part. Enfin la pression démographique et anthropique autour de l'étang dans les années futures devraient augmenter les apports nutritifs dans la lagune. Un scénario d'augmentation de la disponibilité en phosphore dans la lagune (actuellement l'élément le plus limitant pour la production primaire), est présenté à la fin de cette partie.

V.	COUPLAGE MODÈLE PHYSIQUE ET BIOLOGIQUE	127
V.1.	RÉCAPITULATION DES ÉQUATIONS DU MODÈLE BIOLOGIQUE ET PHYSIQUE.....	129
V.2.	POTENTIALITÉ DE CROISSANCE DE LA BIOMASSE	134
V.2.1.	<i>Spatialisation du modèle de croissance à Quotas</i>	<i>134</i>
V.2.2.	<i>Mortalité</i>	<i>142</i>
V.3.	POTENTIEL DE MOUVEMENT DE LA BIOMASSE.....	144
V.3.1.	<i>Simulation entre janvier 2002 et janvier 2005</i>	<i>144</i>
V.3.2.	<i>Phénomènes hautes fréquences</i>	<i>149</i>
V.3.3.	<i>Phénomènes basse fréquence.....</i>	<i>151</i>
V.4.	SCÉNARIO D'APPORTS DE PHOSPHORE DANS LE SYSTÈME.....	159
V.5.	DISCUSSION.....	161

V.1. Récapitulation des équations du modèle biologique et physique

Dans cette partie un récapitulatif est fait de l'ensemble des équations utilisées dans le modèle de dynamique des populations de *V. aegagropila* (croissance, flottabilité et transport). Le modèle couplé physique-biologie et spatialisé peut être schématiser par la Figure V-1. Tout d'abord les équations du modèle biologique de croissance à quota interne de *V.aegagropila* et les valeurs utilisées des paramètres sont présentées. Ce modèle 0D est par la suite spatialiser sur l'ensemble du domaine d'étude en tenant compte des forçages spatiaux et temporels (Température, intensité lumineuse, sels nutritifs, turbidité de l'eau). Les équations du modèle de flottabilité utilisé et des transports physiques horizontaux sont également décrites ainsi que les méthodes de résolution et les schémas numériques utilisés.

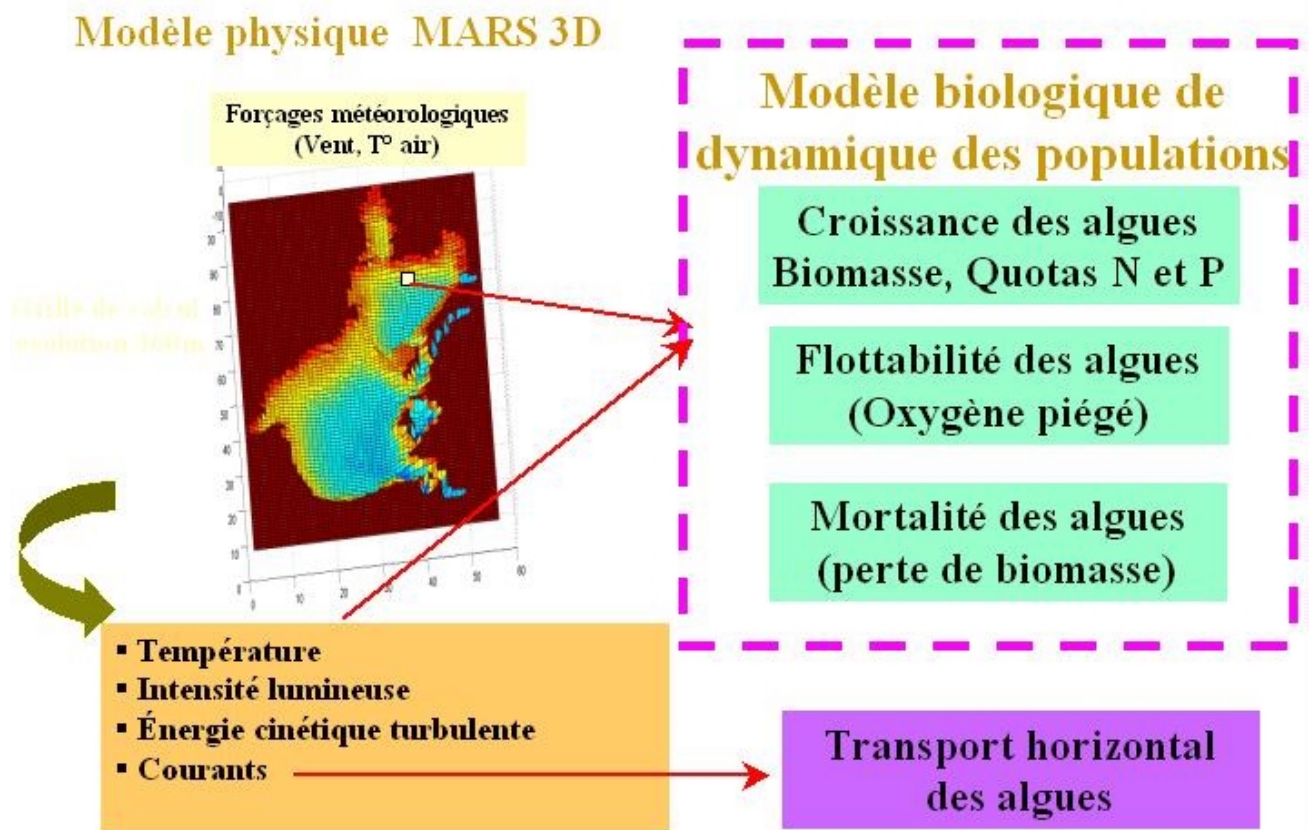


Figure V-1 : Schématisation du modèle couplé physique-biologie

► **Croissance et quotas internes en azote et en phosphore**

$$(a) : \frac{dQ_N(t)}{dt} = \left(V_{NO_3}^{\max} \frac{C_{NO_3}(t)}{K_{NO_3} + C_{NO_3}(t)} + a_{NH_4} C_{NH_4}(t) \right) \frac{M_N}{10^6} - \mu(t) Q_N(t)$$

$$(b) : \frac{dQ_P(t)}{dt} = \left(V_{PO_4}^{\max} \frac{C_{PO_4}(t)}{K_{PO_4} + C_{PO_4}(t)} \right) \frac{M_P}{10^6} - \mu(t) Q_P(t)$$

$$(c) : \frac{dB(t)}{dt} = \mu(t) B(t)$$

Équation 6: a) Evolution du Quota en azote dans les algues au cours du temps ; b) Evolution du Quota en phosphore dans les algues au cours du temps ; c) Evolution de la biomasse au cours du temps

Variables

Q_N : Quota interne d'azote (gN.g⁻¹PS d'algue) Q_P : Quota interne en phosphore (gP.g⁻¹PS d'algue) B : Biomasse de l'algue (gPS)

Paramètres :

$V_{NO_3}^{\max} = 0,135 \mu\text{mol}/\text{h}/\text{gPS}$ (Tableau 10, p 81) $K_{NO_3} = 1,85 \mu\text{mol}/\text{l}$ (Tableau 10, p 81)

$a_{NH_4} = 0,0839 \mu\text{mol}/\text{h}/\text{gPS} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ (Tableau 10, p 81)

$V_{PO_4}^{\max} = 0,338 \mu\text{mol}/\text{h}/\text{gPS}$ (Tableau 10, p 81) $K_{PO_4} = 4,24 \mu\text{mol}/\text{l}$ (Tableau 10, p 81)

$Q_N^{\min} = 0,004$ (Figure III-10, p 72) $Q_P^{\min} = 0,00025$ (Figure III-9, p 71)

$\mu_{\max} = 125 \mu\text{mol d'O}_2/\text{h}/\text{gPS}$ (Production photosynthétique maximale)

M_P : Masse molaire du phosphore (=31 g.mol⁻¹) M_N : Masse molaire de l'azote (=14 g.mol⁻¹)

M_C : Masse molaire du carbone (=12 g.mol⁻¹) Q_C : Quota interne moyen de carbone dans les algues (0,08)

Forçages et fonctions

$T(t)$: (Figure III-4,a) $I(t)$: (Figure III-4,b) $C_{PO_4}(t)$: Phosphates ($\mu\text{mol}/\text{l}$) au cours du temps (Figure V-2)

$C_{NO_3}(t)$: Nitrates ($\mu\text{mol}/\text{l}$) au cours du temps (Figure V-2) $C_{NH_4}(t)$: Ammonium ($\mu\text{mol}/\text{l}$) au cours du temps (Figure V-2)

$$\mu(t) = \left(\mu_{\max} f_1(I(t)) f_2(T(t)) \min \left\{ 1 - \frac{Q_N^{\min}}{Q_N(t)} ; 1 - \frac{Q_P^{\min}}{Q_P(t)} \right\} - 1.26T(t) - 8.53 \right) \frac{2M_C}{Q_C 10^6} \text{ (Production et respiration d'O}_2\text{)}$$

f_1 : Modèle de limitation de la croissance par la température :

$$f_1(T) = \frac{(T - T_{\max})(T - T_{\min})^2}{\{(T_{\text{opt}} - T_{\min})[(T_{\text{opt}} - T_{\min})(T - T_{\text{opt}}) - (T_{\text{opt}} - T_{\max})(T_{\text{opt}} + T_{\min} - 2T)]\}}$$

T_{\max} : température maximale de croissance (=26,8°C)

T_{opt} : température optimale de croissance (=25°C)

T_{\min} : température minimale de croissance (=5,2°C)

f_2 : Modèle de limitation de la croissance par la lumière :

$$f_2(I) = \frac{I}{(I_k + I)} \quad I_k : \text{Intensité de demi-saturation (=68,4 } \mu\text{mol photons/sec/m}^2\text{)}$$

Tableau 15 : Listes des paramètres, des variables et des forçages appliqués au modèle de croissance à quota pour le modèle couplé physique-biologique

► Transport vertical (flottabilité) et horizontal

Pour simuler le processus de flottabilité, deux variables d'état supplémentaire sont simulées : $Q^{s,f}$ quantité d'oxygène piégée dans les algues au fond et en surface ($\mu\text{mol d'O}_2/\text{g d'algue}$). L'évolution de ces variables au cours du temps dépend de la quantité d'oxygène produit par les algues par photosynthèse ($P(T,I)$) et de la quantité d'oxygène perdu par agitation turbulente ($\eta(U^2)$).

$$\frac{dQ_{O_2}^{f,s}}{dt} = P(T,I) - \eta(U^2)$$

Le terme $P(T,I)$ traduit le gain par photosynthèse et dépend des conditions de lumière et de température suivant les équations présentées dans le chapitre précédent (III.2.1p65) ou encore $P(T,I) = 125 * f_1 * f_2$ (Tableau 15).

Le terme $\eta(U^2)$ est le terme de perte de l'oxygène piégé et dépend de l'énergie cinétique turbulente (E_{CT}) du modèle physique (en m^2/s^2). Il n'a pas été possible de déterminer expérimentalement une loi entre l'énergie cinétique turbulente (E_{CT}) et l'oxygène perdu, une formulation linéaire empirique a été choisie: $\eta(O_2) = a * (E_{ct})$ (où a est déterminé empiriquement, $a=150\ 000$)

Pour la spatialisation du modèle à quota, il est nécessaire de rajouter les formulations de transport de surface des algues mais également pour chacune des variables associées aux algues (Quota en azote, Quota en phosphore, Oxygène bloquée dans les algues). Il est important de se placer dans un cas conservatif, ce ne sont donc par les quotas qui vont être advectés mais la quantité d'azote, de phosphore ou d'oxygène.

Equations

$$\frac{\partial(B^s)}{\partial t} = u \frac{\partial(B^s)}{\partial x} + v \frac{\partial(B^s)}{\partial y} \quad \text{Transport de la biomasse d'algues de surface par le courant } \vec{U}(u,v)$$

$$\frac{\partial(Q_X B^s)}{\partial t} = u \frac{\partial(Q_X B^s)}{\partial x} + v \frac{\partial(Q_X B^s)}{\partial y} \quad \text{avec } X=N, P \text{ et } O_2 \quad \text{Transport conservatif des quotas en azote, phosphore et oxygène piégé par les courants } \vec{U}(u,v)$$

La résolution de ces équations est réalisée de manière explicite avec $X=N, P$ et O_2

$$Q_X^{t+1,i,j} = Q_X^{t,i,j} + u\Delta t \frac{(Q_X^{t,i+1,j} B^{t,i+1,j} - Q_X^{t,i,j} B^{t,i,j})}{\Delta x B^{t,i,j}} + v\Delta t \frac{(Q_X^{t,i,j+1} B^{t,i,j+1} - Q_X^{t,i,j} B^{t,i,j})}{\Delta y B^{t,i,j}}$$

Tableau 16 ; Prise en compte du transport horizontal dans le modèle couplé physique-biologie

Pour les transports verticaux *via* la flottabilité des algues il faut de la même manière transporter la biomasse d'algue mais aussi les variables associées (Quota en azote, quota en phosphore et oxygène piégé).

La flottabilité des algues est considérée quasi instantanée (vitesse de remonté rapide) et est donc un échange entre la couche de surface et la couche de fond. Le modèle biologique spatialisé ne possède que deux couches suivant l'axe vertical : le fond et la surface.

Nous avons vu (IV.2.1, p103) qu'en connaissant l'oxygène piégé dans les algues (Production photosynthétique moins perte par turbulence) qu'il est possible à partir la fonction de densité de probabilité (Figure IV-4, p104) ou de sa fonction cumulative notée F (polynôme d'ordre 4, p105), d'estimer une probabilité pour une algue de flotter. Si on raisonne en terme de biomasse, cette probabilité devient un taux de flottaison. Les échanges de biomasse (avec les quotas et l'oxygène piégé) entre le fond et la surface peuvent se formuler comme ci-dessous.

Equations

$\frac{\partial B^s}{\partial t} = \Gamma_1^{s \rightarrow f} B^s + \Gamma_1^{f \rightarrow s} B^f$ Evolution de la biomasse de surface au cours du temps en fonction des taux de flottabilité au fond et en surface ($\Gamma_1^{s \rightarrow f} \Gamma_1^{f \rightarrow s}$).

$\frac{\partial B^f}{\partial t} = \Gamma_2^{s \rightarrow f} B^f + \Gamma_2^{f \rightarrow s} B^s$ Evolution de la biomasse de fond au cours du temps en fonction des taux de flottabilité au fond et en surface ($\Gamma_2^{s \rightarrow f} \Gamma_2^{f \rightarrow s}$).

Les taux de flottabilité sont spatialisés et sont calculés de la manière suivante (F étant le polynôme d'ordre 4, p105):

$$\Gamma_1^{s \rightarrow f} = \min\{0, F(Q^s_{O_2}{}^{t+1,i,j}) - F(Q^s_{O_2}{}^{t,i,j})\}$$

$$\Gamma_1^{f \rightarrow s} = \max\{0, F(Q^f_{O_2}{}^{t+1,i,j}) - F(Q^f_{O_2}{}^{t,i,j})\}$$

$$\Gamma_2^{s \rightarrow f} = \min\{0, F(Q^f_{O_2}{}^{t+1,i,j}) - F(Q^f_{O_2}{}^{t,i,j})\}$$

$$\Gamma_2^{f \rightarrow s} = \max\{0, F(Q^s_{O_2}{}^{t+1,i,j}) - F(Q^s_{O_2}{}^{t,i,j})\}$$

Pour le transport des variables associés aux algues (Quotas en azote, phosphore et Oxygène piégé) nous nous plaçons dans un cas conservatif :

$$\frac{\partial (Q_X^s B^s)}{\partial t} = \Gamma_1^{s \rightarrow f} (Q_X^s B^s) + \Gamma_1^{f \rightarrow s} (Q_X^f B^f) \quad \text{avec } X=N, P \text{ et } O_2$$

$$\frac{\partial (Q_X^f B^f)}{\partial t} = \Gamma_2^{s \rightarrow f} (Q_X^f B^f) + \Gamma_2^{f \rightarrow s} (Q_X^s B^s) \quad \text{avec } X=N, P \text{ et } O_2$$

Tableau 17 : Prise en compte de la flottabilité dans le modèle couplé physique-biologie

► Forçages

Le forçage en sels nutritifs est présenté sur la figure suivante, il a été dressé à partir d'un cycle annuel de sels nutritifs mesuré dans Leucate en 1998 (Cépralmar, 2000). Ce cycle annuel est utilisé pour chaque année de simulation.

Le phosphore est peu abondant au cours de l'année et ne dépasse pas des concentrations de 0,2 $\mu\text{mol/l}$. L'ammonium s'accumule durant l'hiver dans l'eau (janvier-avril) jusqu'à 3,5 $\mu\text{mol/l}$, les concentrations en nitrates sont faibles durant le reste de l'année (environ 0,5 $\mu\text{mol/l}$) et quasi nulles en été.

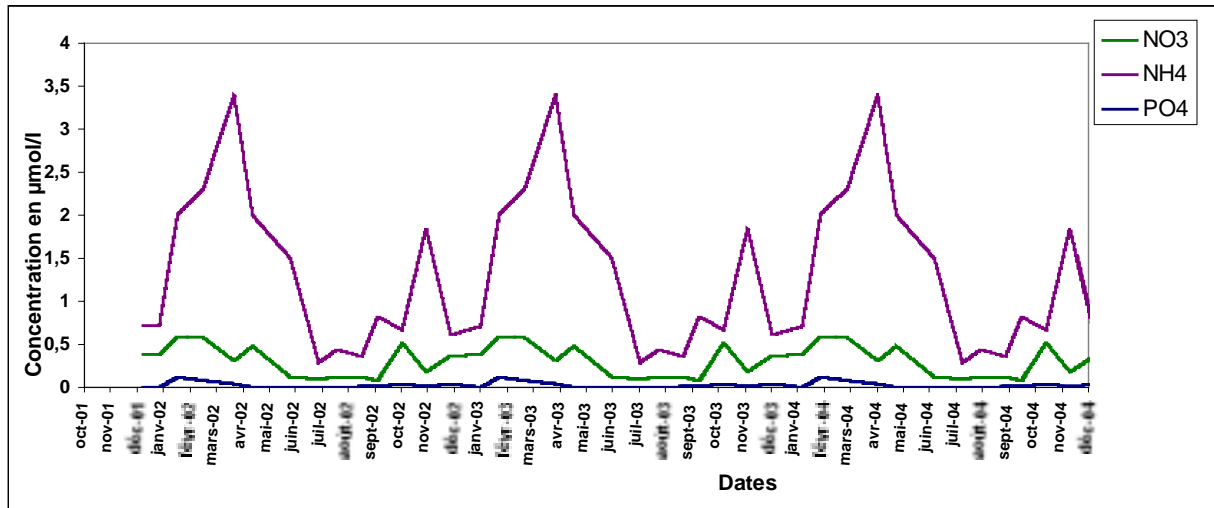


Figure V-2 : Forçage en sels nutritifs dans l'étang de Leucate entre 2002 et 2005

V.2. Potentialité de croissance de la biomasse

V.2.1. *Spatialisation du modèle de croissance à Quotas*

► Formulation des fonctions de limitation de croissance

Les auteurs ayant travaillé sur les macro-algues et plus particulièrement les ulves (Salomensen *et al.*, 1999 ; Solidero *et al.*, 1997 ; Coffaro et Sfriso, 1997 ; Duarte et Ferreira, 1997) ont utilisé des modèles à quotas et un taux de croissance maximum limité par la température, la lumière, l'azote et le phosphore. La formulation du taux de croissance s'écrit d'une manière générale :

$$\mu = \mu_{\max} * f(I, T, Q_N, Q_P)$$

La fonction f peut être décomposée en différentes fonctions de limitation indépendantes.

$$\mu = \mu_{\max} * f_1(I) * f_2(T) * f_3(Q_N) * f_4(Q_P)$$

Une autre possibilité est d'estimer la fonction f comme étant le minimum des fonctions :

$$\mu = \mu_{\max} \min\{f_1(I); f_2(T); f_3(Q_N); f_4(Q_P)\}$$

Enfin, il est également utilisé une fonction intermédiaire (Coffaro et Sfriso 1997) :

$$\mu = \mu_{\max} * f_1(I) * f_2(T) * \min\{f_3(Q_N); f_4(Q_P)\}$$

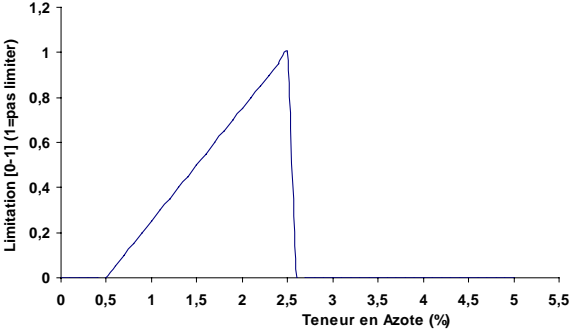
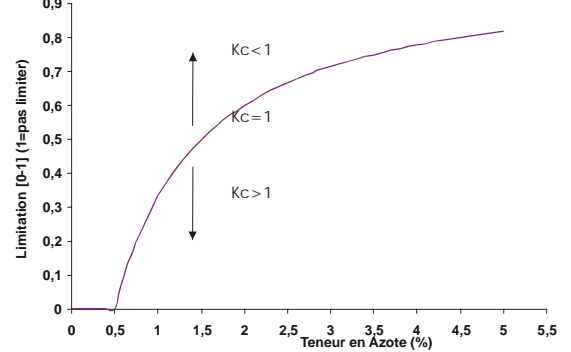
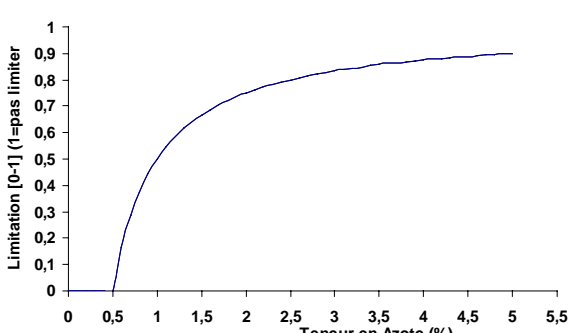
La formulation de chacune des fonctions f_1 , f_2 , f_3 et f_4 est à définir. Dans notre cas pour la lumière, la fonction est de type Michaelis-Menten à la température optimale de 25°C (III.2.1). De même, pour la température nous avons utilisé le modèle de Rosso dont les paramètres sont exposés dans la partie (III.2.1).

Pour la fonction de limitation par l'azote et le phosphore contenu dans les algues, plusieurs formulations sont possibles (Tableau 18).

La fonction linéaire limite la croissance selon l'éloignement au Quota minimum. Pour *V. aegagropila*, nous avons montré (III.2.2, p70) que le rapport entre le Quota maximal de croissance en phosphore et minimal est proche de 40. Or, pour les algues de l'étang, les teneurs en phosphore sont souvent proches du quota minimum de croissance, et toujours inférieures à $2 Q_{\min}^P$. Cela correspondrait à une limitation de : $(2 Q_{\min}^P - Q_{\min}^P) / (Q_{\max}^P - Q_{\min}^P) \approx 1/40$ soit 97,5% de limitation de la croissance par le phosphore. Le modèle linéaire ne semble pas adapté et vraisemblable pour *V. aegagropila* étant donné les fortes capacités de l'algue à stocker le phosphore.

Pour le modèle hyperbolique le paramètre k_C correspond à la distance du Quota minimum de croissance où la croissance de l'algue est limitée de 50%. Les expérimentations menées ne nous permettent pas d'estimer ce paramètre. C'est pourquoi nous nous sommes placés dans le cas plus général du modèle hyperbolique à savoir le modèle de Droop où $k_C = Q_{\min}$.

Trois formulations de limitation de croissance par les sels nutritifs, la température et l'intensité lumineuse sont testées (Tableau 19), puis comparées aux observations des teneurs en azote et en phosphore dans les algues provenant de l'étang (III.2.4, p 82).

Fonctions de limitation de croissance par l'azote et le phosphore $F_{N,P}$	Représentation graphique	Auteurs
<p style="text-align: center;"><i>Modèle linéaire</i></p> $f_{N,P} = \frac{Q^{N,P} - Q^{N,P}_{\min}}{Q^{N,P}_{\max} - Q^{N,P}_{\min}}$		Coffaro et Sfriso, 1997
<p style="text-align: center;"><i>Modèle hyperbolique</i></p> $f_{N,P} = \left(\frac{Q^{N,P} - Q^{N,P}_{\min}}{Q^{N,P} - Q^{N,P}_{\min} + k_C} \right)$		Solidoro <i>et al.</i> , 1997
<p style="text-align: center;"><i>Modèle de Droop</i></p> $f_{N,P} = \left(1 - \frac{Q^{N,P}_{\min}}{Q^{N,P}} \right)$		Droop, 1973

Paramètres :

- $Q^{N,P}$: Quota interne en azote ou en phosphore
- $Q^{N,P}_{\min}$: Quota interne minimum en azote (0,5% figure au dessus) ou en phosphore
- $Q^{N,P}_{\max}$: Quota interne maximum en azote (2,5% figure au dessus) ou en phosphore
- k_C : paramètre hyperbolique ($k_C = Q^{N,P}_{\min}$ revient au modèle de Droop)
- la croissance est complètement limitée (valeur=0), la croissance n'est pas limitée (valeur=1)

Tableau 18 : Formulation des fonctions de limitation de croissance par l'azote et le phosphore

	Paramètres identiques aux simulations	Formulation du taux de croissance
Simulation 1	<u>Conditions initiales en teneurs N et P :</u> Q _N initial = 1,5% Q _P initial = 0,1%	$\mu = \mu_{\max} * f(I) * f(T) * \min\{f(P); f(N)\}$
Simulation 2	<u>Durée :</u> du 01 janvier 2002 au 1 janvier 2005 <u>Météo :</u> météo réelle de cette période <u>Mortalité :</u> pas de mortalité durant cette période (uniquement perte avec la respiration et l'activité métabolique)	$\mu = \mu_{\max} * f(I) * f(T) * f(N) * f(P)$
Simulation 3	<u>Conditions initiales de biomasse :</u> 1g/m ² de d'algue uniformément sur tout le domaine <u>Transport :</u> pas de transport vertical ou horizontal	$\mu = \mu_{\max} * \min\{f(I); f(T); f(P); f(N)\}$

Tableau 19 : Paramètres des simulations réalisées pour l'étude de la croissance de *V. aegagropila* dans la lagune de Leucate entre 2002 et 2005

► Croissance spatialisée entre 2002 et 2005

Pour les trois formulations du modèle de croissance à quotas, les teneurs simulées en azote et en phosphore dans les algues sont proches (Figure V-3). Les formulations 1 et 2 (Figure V-3) représentent mieux les teneurs en N et P des algues observées pour le deuxième pic (janvier 2004) tandis que la formulation 3 représente mieux le premier pic (février 2003). Le cycle des teneurs en azote est assez bien reproduit avec cependant une avance dans la période de plus fort stockage pour les teneurs simulées. Pour le phosphore, les simulations montrent également un cycle avec des teneurs en hiver maximales de 0,075% soit 3 fois le quota minimum de croissance en phosphore. Les teneurs tissulaires observées *in situ*, montrent une mise en réserve du phosphore plus faible durant l'hiver que celles simulées (0,05% soit 2 fois le quota minimum).

Le turnover est la quantité de biomasse produite à partir d'une unité de biomasse d'algue par unité de temps. Le turnover annuel est donc le nombre de fois que l'algue produit sa biomasse sur une année entière. Pour chacune des simulations le turnover de chacune des années (2002, 2003 et 2004) est présenté sur la Figure V-4. Il dépend fortement de la bathymétrie et de la disponibilité en lumière. Le turnover est largement différent selon la formulation de limitation choisie puisqu'il peut varier sur les mêmes zones et années de 1.5 à 10. Pour la formulation 1, le turnover de l'année 2002 est de 2.5 dans les zones peu profondes. Les autres années (2003 et 2004) sont moins propices à la croissance de *V. aegagropila* puisque les turnover sont plus faibles dans ces mêmes zones (1.5). On s'aperçoit également que dans les zones plus profondes (>2m) le turnover annuel est inférieur à 1.

L'accroissement de biomasse au cours des trois années est différent d'une formulation à l'autre. La formulation n°3 est la moins contraignante tandis que la formulation n°2 limite plus fortement l'accroissement de biomasse.

Contrairement au turnover, le taux de croissance (net et brut) pour les trois formulations est assez régulier au cours des trois années. Ce taux de croissance est considéré en sub-surface (peu de limitation par la lumière) tandis que le turnover est calculé dans chaque maille de la lagune où l'intensité lumineuse est limitée par la turbidité de l'eau et la profondeur de la maille (voir forçage physique IV.2.3, p 112).

Finalement, la formulation du modèle de croissance retenue est celle de la simulation 1 (utilisée dans les travaux de Coffaro et Sfriso (1997)), qui d'une part reproduit raisonnablement bien les observations des quotas observés *in situ*, et d'autre part est intermédiaire au niveau de l'accroissement de biomasse.

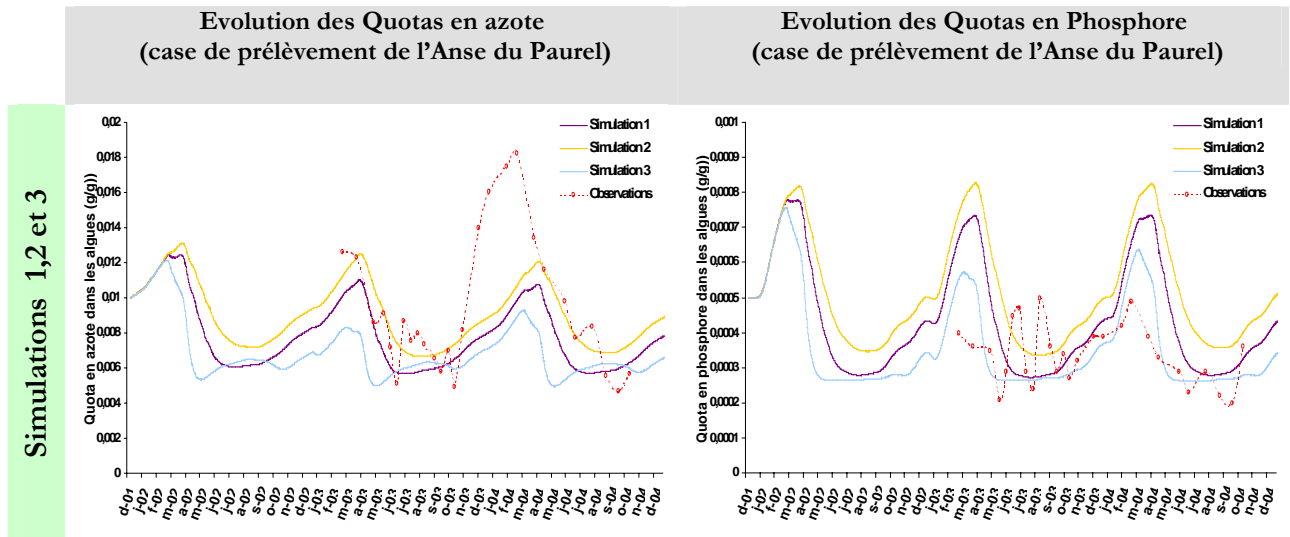


Figure V-3 : Comparaison entre les simulations des teneurs tissulaires des algues en azote et en phosphore et les observations réalisées des algues de l'anse du Paurel, pour les trois modèles de croissance testés

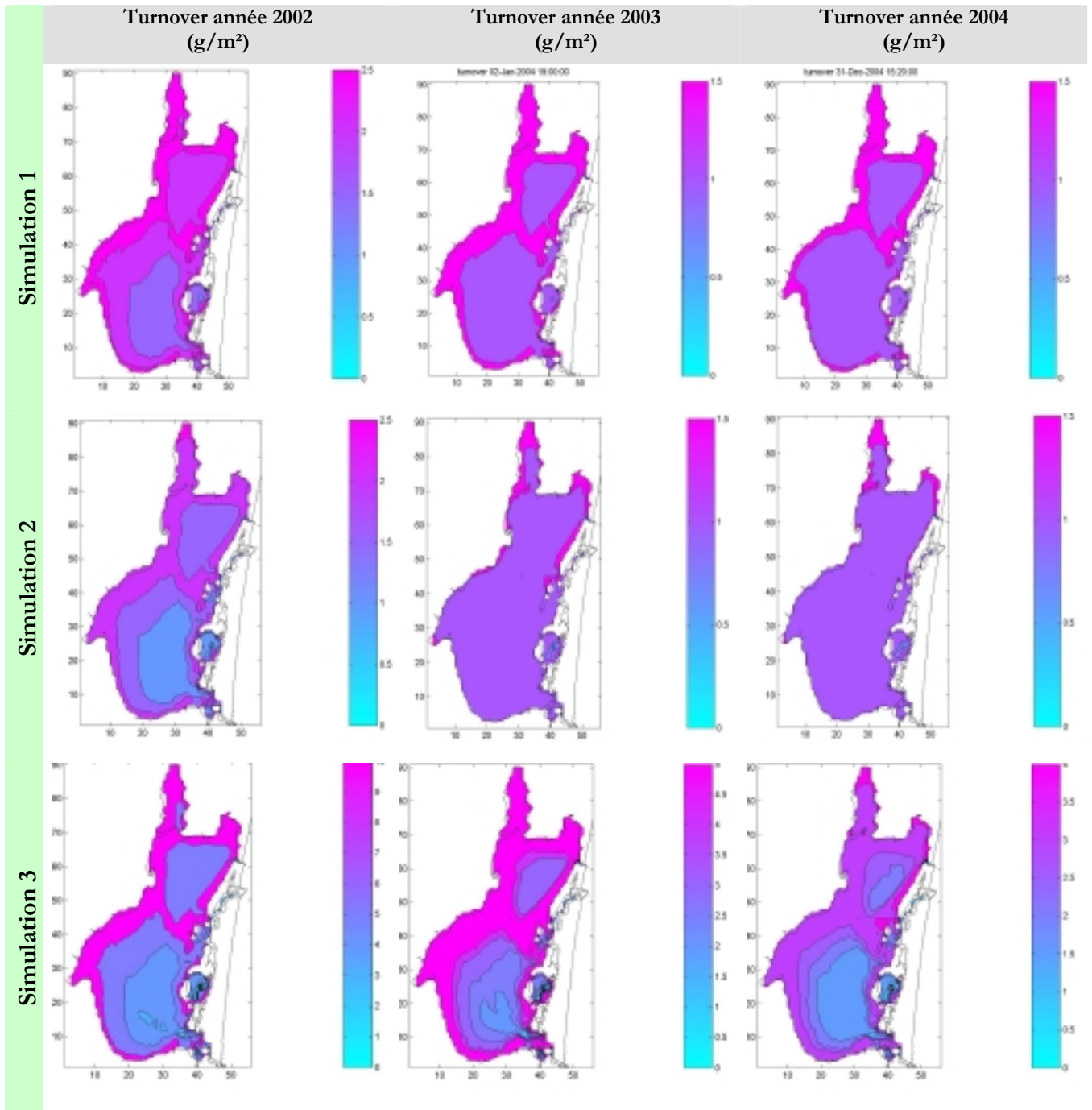


Figure V-4 : Répartition du turnover pour les années 2002, 2003 et 2004 pour les trois modèles de croissance testés

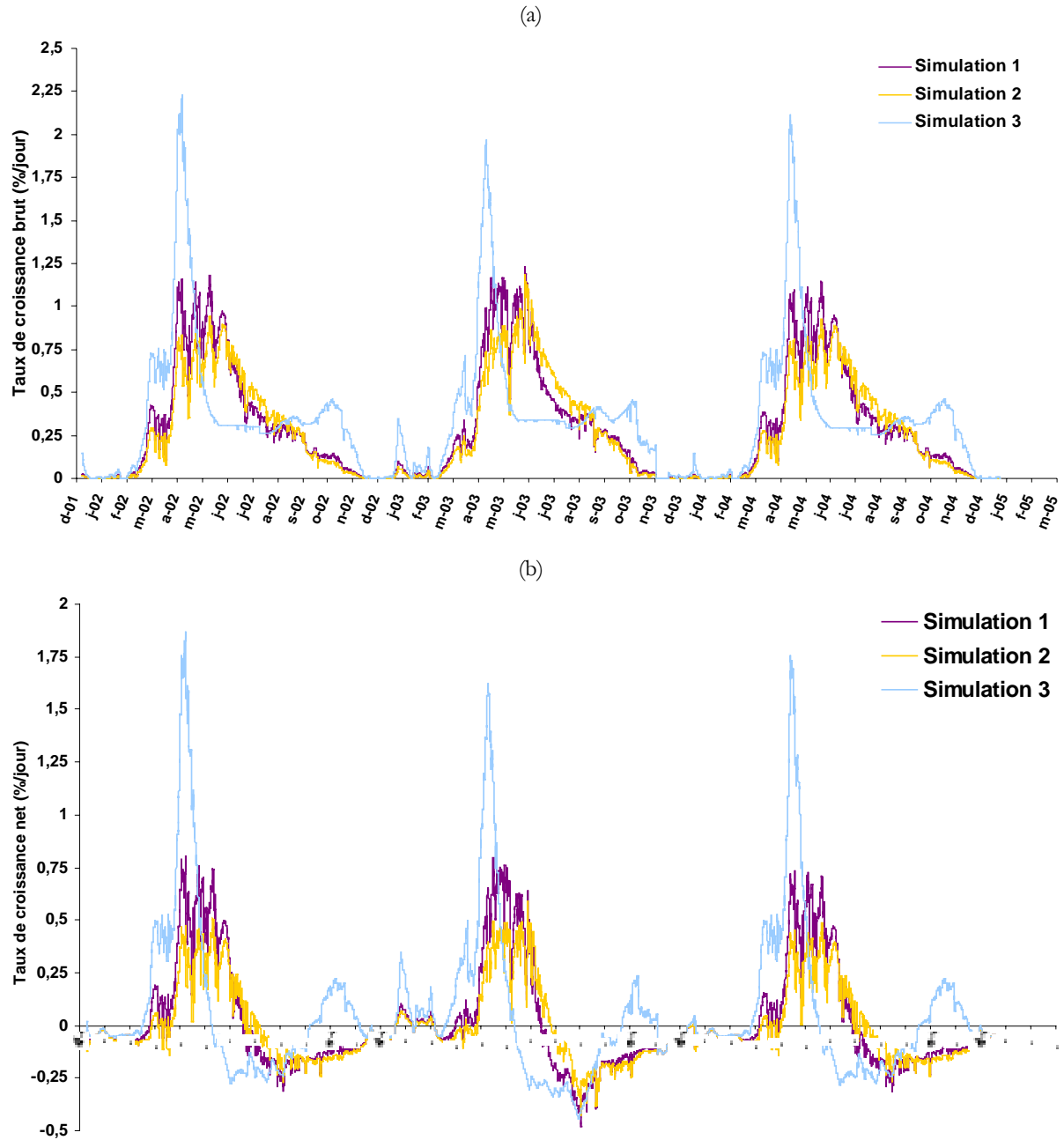


Figure V-5: Taux de croissance brut (a) et net (b) simulé pour les trois modèles testés entre janvier 2003 et octobre 2004 (case sub-surface)

► **Facteurs de limitation de la croissance**

La température, l'intensité lumineuse et les quotas internes en azote et en phosphore de l'algue limitent la croissance au plan spatial et au plan temporel. Sur le plan spatial (Figure V-4), la biomasse d'algue après trois années est plus importante sur les parties peu profondes. Au contraire, avec la profondeur le potentiel de croissance diminue. La lumière est un forçage qui a une forte action spatiale selon la bathymétrie.

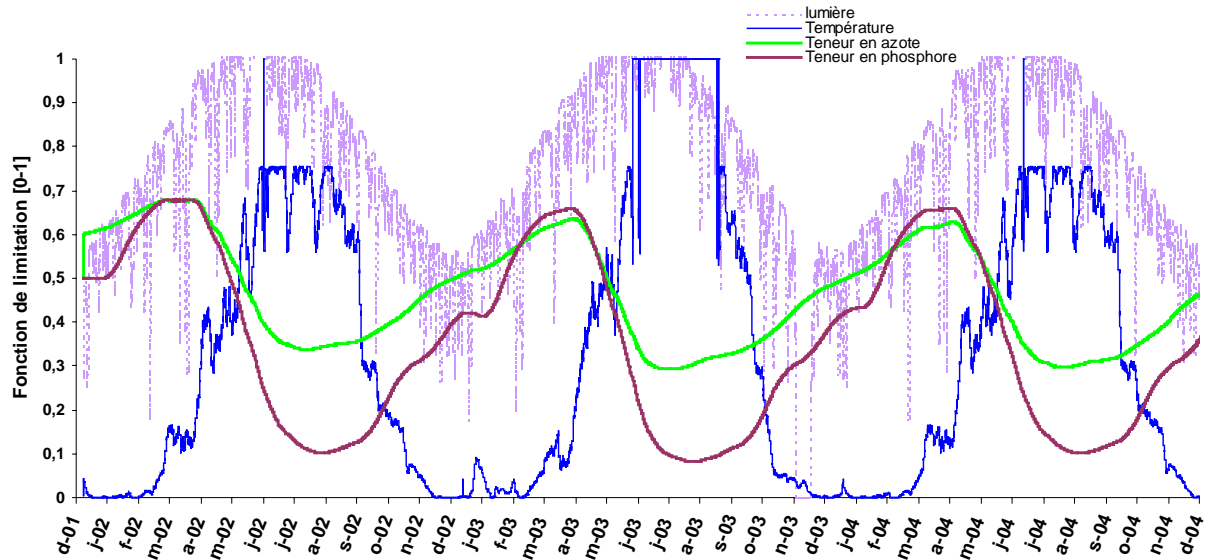
Sur le plan temporel, la limitation de la croissance par la lumière peut varier avec les photopériodes, les intensités lumineuses saisonnières et les épisodes de turbidité de l'eau (Figure V-6), mais semble être moins contraignante qu'au plan spatial. Les fonctions de limitation à différentes profondeurs sur la période 2002-2005 sont présentées Figure V-6. Pour des profondeurs supérieures à 2m dans l'étang de Salses-Leucate, l'intensité de lumière limite fortement la croissance même en période estivale (0,5 soit 50% de limitation du potentiel maximum de croissance).

L'action de la température sur la croissance de l'algue est fortement saisonnière et ne dépend pas de la localisation de l'algue dans l'étang au vu de la variabilité spatiale de ce forçage. Si du mois de mai au mois d'octobre, la température est peu limitante pour la physiologie de *V. aegagropila* (0,7 à 1 Figure V-6), de novembre à mars c'est le forçage qui limite le plus la croissance.

Enfin, la limitation par les quotas est marquée temporellement. Elle est la plus contraignante sur la croissance de *V. aegagropila* en zones peu profondes. Les quotas en phosphore limitent fortement la croissance (jusqu'à 0,2 en été soit un abattement de 80% du potentiel maximum de croissance). D'avril à octobre c'est le paramètre le plus limitant pour la croissance de l'algue. Les teneurs en phosphore sont toujours plus limitantes que les teneurs en azote sur la période de simulation.

Fonction de limitation de la croissance ($[0-1]$, $1 = \text{pas de limitation}$) entre 2003 et 2005 pour la température $f(T)$, l'intensité de lumière $f(I)$, les teneurs en azote $f(N)$ et les teneurs en phosphore $f(P)$ dans les algues

(a)



(b)

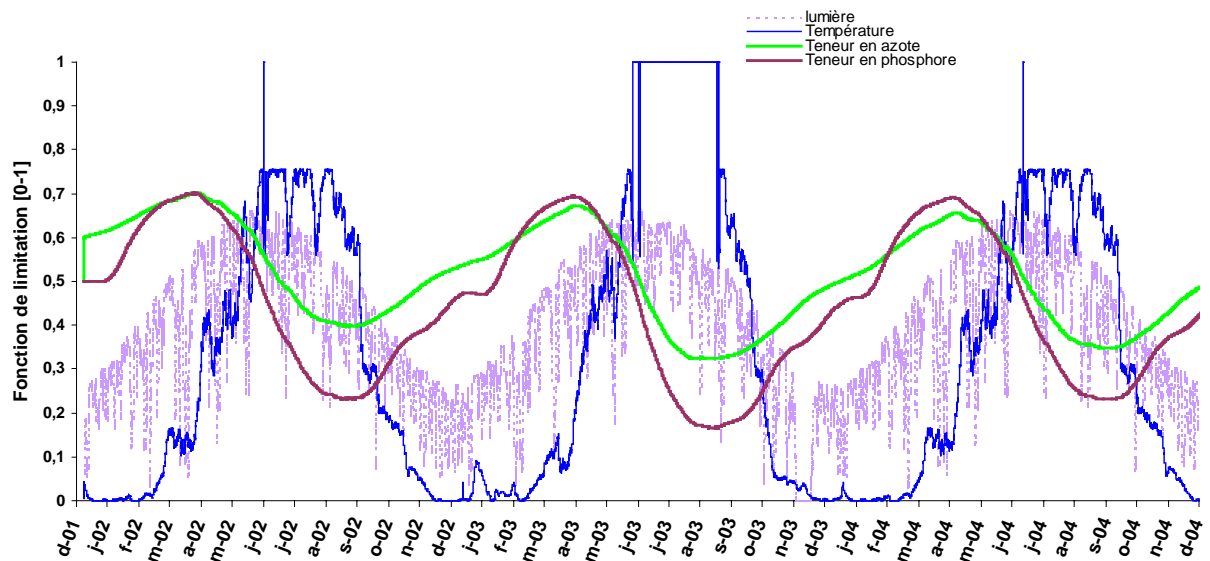


Figure V-6 : Fonction de limitation de la croissance entre 2002 et 2005 pour la température, l'intensité de lumière, Q_N et Q_P (a) sub-surface, (b) profondeur 2,5m

V.2.2. *Mortalité*

Le taux de mortalité naturel chez les macroalgues est difficile à appréhender. Les algues étant capables de reproduction végétative, le terme de vieillissement est alors inadapté ou mal connu. Le coefficient de mortalité est d'ailleurs estimé numériquement dans la plupart des travaux de modélisation (Trancoso *et al.*, 2004 ; Solidoro *et al.*, 1997 ; Coffaro *et al.*, 1997 ; Gordon et Mc Comb, 1980) mais n'a jamais fait l'objet de réelles expérimentations. Seule la mortalité chez les zostères (*Z. noltii* et *Z. marina*) a été abordée expérimentalement en suivant *in situ* au cours de l'année le nombre de pousses (Thibaut, 2001 ; Laugier, 1998).

On peut penser à plusieurs causes de mortalité chez les algues. Tout d'abord, la mortalité naturelle par vieillissement des tissus ou dégradations physiologiques face aux conditions environnementales stressantes. La deuxième cause de mortalité est une trop forte densité d'algues. Enfin il faut également prendre en compte la compétition interspécifique et intra-spécifique. Par exemple, les algues qui se trouvent au-dessous des autres n'ont plus accès à la lumière et sont dégradées par le compartiment bactérien. Ensuite, l'arrachement et l'échouage des individus sont également la cause de mortalité d'individus chez de nombreuses espèces. Enfin, le cycle de reproduction peut également constituer une cause de mortalité, les organismes parents orientant leur activité métabolique à la fabrication de gamètes ou de spores.

Pour l'espèce *V. aegagropila*, sa forte présence tout au long de l'année laisse penser que son taux de mortalité naturel est faible par rapport à celui utilisé dans la modélisation de la dynamique des *Ulves* ou des *Entéromorphes* (Martins *et al.*, 2002 ; Solidoro *et al.*, 1997 ; Coffaro *et al.*, 1997 ; Solidoro *et al.*, 1995). Par contre, les effets de surdensité et de compétition intra-spécifique pour la lumière ou encore la mortalité par échouage semblent importants dans sa dynamique (observations personnelles). Cette algue avec sa forme libre sphérique est plus facilement transportée que des algues fixées devant se faire arracher, ou d'autres formes libres plus filamenteuses.

Chez *V. aegagropila*, il est impossible d'estimer un coefficient de mortalité « naturelle » avec les informations que nous avons regroupées. Si les auteurs (Solidoro *et al.*, 1997 ; Coffaro *et al.*, 1997) ont estimé numériquement ce paramètre sur la dynamique des *Ulves*, ce « réglage » numérique permet de simuler au mieux les observations de biomasses d'algues au cours de l'année, mais ce paramétrage peut être très sensible sur le système et dans certains cas peu valable. C'est pourquoi, le taux de mortalité dans notre cas ne sera pas utilisé dans nos simulations. Nous nous contenterons d'explorer les processus de croissance et de transport. La perte de biomasse sera seulement liée au taux de respiration des algues.

Pour la mortalité par surdensité nous avons introduit dans le modèle un terme de biomasse maximum acceptable. Cette densité maximale d'algue est estimée à partir des observations quantitatives de terrain (données 1999 et 2004) sur des zones à forts taux de recouvrement d'algues. Le taux de recouvrement maximum peut être estimé à partir des plus fortes observations faites en 2004 (609g/m²) ou en 1999 (359g/m²). Le troisième quartile peut aussi être utilisé (102g/m² en 1999 et 122g/m² en 2004). Les zones

de l'étang avec ces quantités de biomasse, sont des zones d'accumulation d'algues. Ces densités correspondent à plusieurs couches d'individus et laissent penser que les individus du dessous sont voués à disparaître.

Le taux de recouvrement maximal utilisé sera de 650 g/m^2 .

V.3. Potentiel de mouvement de la biomasse

V.3.1. *Simulation entre janvier 2002 et janvier 2005*

► **Simulations**

Pour la période entre le 1^{er} janvier 2002 et le 1^{er} janvier 2005, une simulation est réalisée en prenant en compte de la croissance de l'algue, du transport vertical (flottabilité), du transport horizontal (uniquement par la surface) et la mortalité par surdensité (valeur seuil de biomasse imposée, 650g/m²). Les conditions initiales sont uniformes sur tout le domaine (40 g d'algue par m²). Le taux de flottabilité des algues au cours de la simulation, l'évolution de la répartition de la biomasse dans le domaine et la représentation spatiale du turnover de l'algue sont représentés. Enfin cette simulation permet également d'étudier la comparaison entre les flux observés dans l'anse du Paurel et simulés en se plaçant dans la case ($i=32, j=78$) de la grille de calcul du modèle de résolution 160m, correspondant à l'emplacement des parcs (Figure IV-2, p 102).

► **Répartition des algues entre 2002 et 2005 (croissance et transport)**

Dès la fin de la première année de simulation la biomasse se répartit suivant un gradient est-ouest (Figure V-7). Le long de la côte ouest de la lagune, les biomasses atteignent des densités supérieures à 10 g/m². Au contraire, les algues se retrouvent en faible quantité sur la partie est de la lagune. Les algues sont surtout cantonnées dans la partie sud de l'étang. Les zones sous le vent permettent aux algues de s'accumuler. L'anse du Paurel, l'anse de Leucate et la zone de Fitou sont des zones favorables à l'accumulation des algues et à leur croissance. Cette répartition semble cohérente avec la distribution observée en 2004 et 1999 dans la partie nord de la lagune (Figure II-14, p 40).

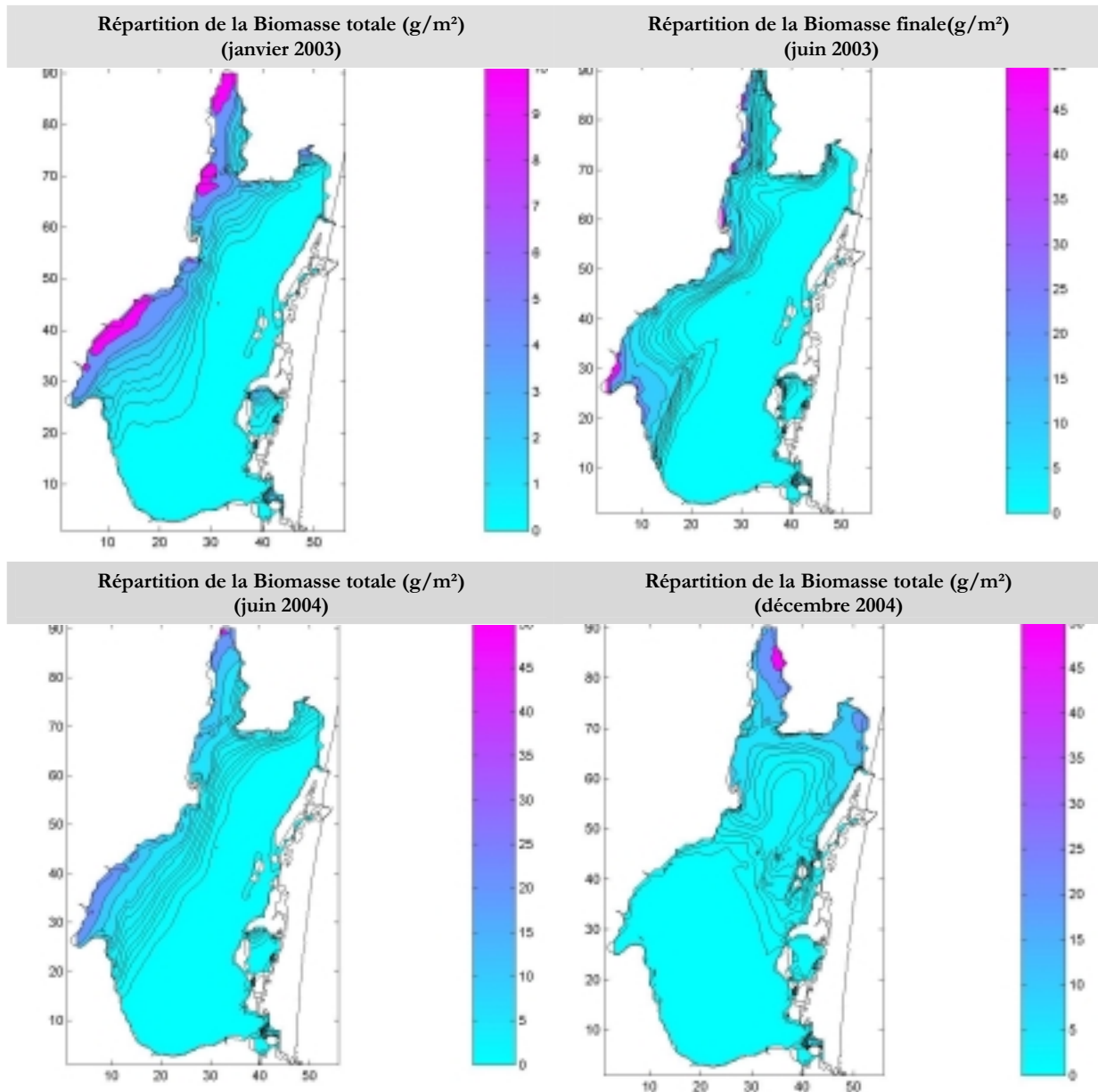


Figure V-7 : Répartition de la biomasse (g/m^2) en janvier 2003, en juin 2003 et 2004 et en décembre 2004

► Turnover entre 2002 et 2005

Nous avons vu que le turnover annuel, se répartit essentiellement selon la disponibilité en lumière sur le fond donc suivant la bathymétrie (Simulation 1, Figure V-4, p 138). Cependant, la production de matière dépend d'une part des conditions de croissance des algues et d'autre part de la zone où se trouve les algues au cours de la simulation. La Figure V-8 montre le turnover annuel (année 2002) et tri-annuel (année 2002 à 2004) pour la simulation prenant en compte les transports verticaux et horizontaux d'algues. Ainsi, en intégrant le mouvement des algues dans la lagune au cours de l'année l'analyse de la distribution spatiale du turnover (Figure V-8) met à jour les zones de l'étang où la population de *V. aegagropila* « focalise » sa production de biomasse. Les zones peu profondes présentent les turnover les plus importants (proche de

4). Cependant les turnover sont plus importants dans la partie ouest de l'étang (Fitou, ouest de l'anse du Paurel) que dans la partie est. Les zones plus profondes (>3m) ne sont pas favorables à une production de biomasse. La partie sud présente des turnover importants dans la partie ouest mais la plus grande superficie de la lagune favorisant la production de biomasse reste la moitié nord de la lagune. Si l'on compare le champ du turnover pour les simulations avec et sans mouvement de biomasse, on met en évidence que lorsque les algues sont mises en mouvement, durant l'année 2002 les productions de biomasse sont augmentées sur les zones ouest de la lagune (Fitou, anse de la Roquette) ainsi que dans l'anse de Leucate. Cependant, sur le reste de la lagune les turnovers sont moins importants lorsque le mouvement des algues est autorisé. Rappelons que pour la simulation prenant en compte le mouvement des algues, un taux de mortalité par surdensité a été imposé (valeur seuil de biomasse par case fixé à 650g/m²). Ainsi, l'accumulation d'algues dans les zones peu profondes (Fitou...) peut d'une part augmenter la valeur du turnover mais d'autre part créer une perte de biomasse par surdensité.

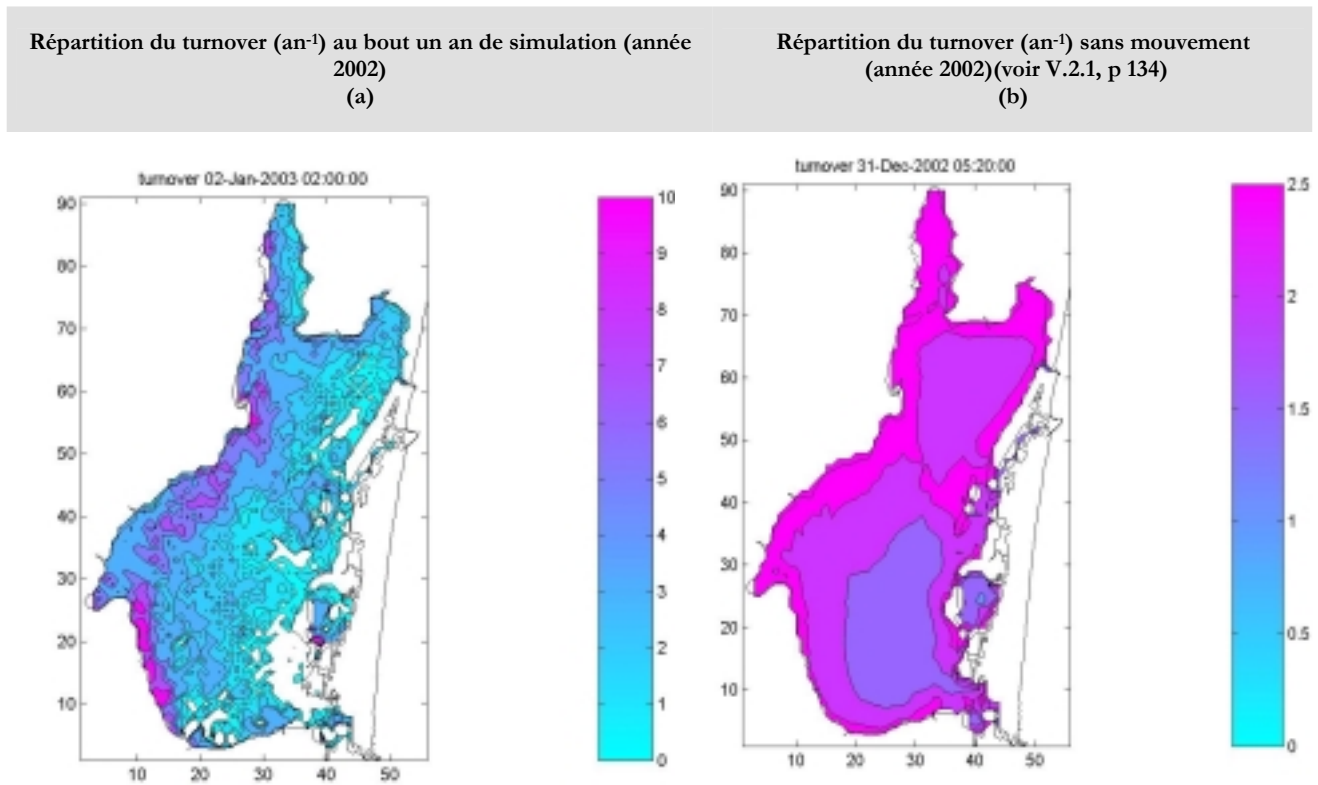


Figure V-8 : Répartition du turnover annuel (année 2002) avec mouvement de biomasse(a), sans mouvement de biomasse (b)

► Taux de flottabilité entre 2002 et 2005

La Figure V-9 présente le pourcentage d'algues en flottaison simulé entre 2002 et 2005. D'octobre à avril, les algues n'ont pas la possibilité d'être en surface, le taux de flottabilité est nul. Par contre en période plus favorable (d'avril à octobre), les algues se retrouvent régulièrement en surface (jusqu'à 100%). Nous observons une grande variabilité dans ce taux de flottabilité intégré sur toute la lagune et prenant en compte toutes les algues de la population. Cette variabilité provient des épisodes météorologiques (vent) et de la turbidité de l'eau influant sur la production d'oxygène des algues. Le vent peut avoir de fortes variations à l'échelle de la journée et force notre modèle de flottabilité jusqu'à retrouver une forte variabilité de celui-ci à hautes fréquences (jour^{-1}).

Il a déjà été observé des quantités importantes d'algues en flottaison (juin 2004, campagne PNEC-RSL), mais il paraît invraisemblable que TOUTES (soit 100%) les algues de l'étang étaient en flottaison comme le prédit le modèle. Rappelons toutefois que les processus pris en compte dans ce modèle de flottabilité sont la photosynthèse et la turbulence du milieu. Le fait que les algues puissent être piégées dans les herbiers de phanérogames ou que d'autres algues les empêchent de remonter, n'est pas pris en compte. Si les effets saisonniers semblent être cohérents avec les observations et l'idée que nous nous faisons du fonctionnement du système, en revanche nous ne disposons pas de données de terrain pour valider ce processus.

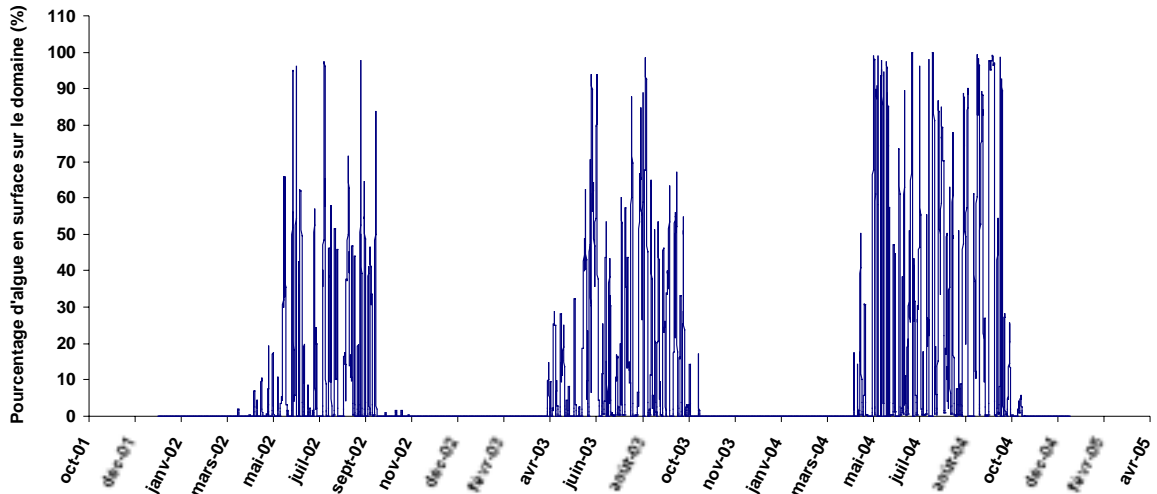


Figure V-9 : Pourcentage d'algue en flottaison au cours de la simulation entre 2002 et 2005

► Echanges de biomasse entre le bassin nord et le bassin sud

La Figure V-10 montre l'évolution de la densité d'algue dans les bassins nord et sud pour les zones peu profondes (<2m) et profondes (>2m). Pour les deux premières années (2002-2003), les algues migrent régulièrement en période de croissance (du mois d'avril au mois d'octobre) des parties profondes aux parties peu profondes. Les échanges entre les bassins nord et sud semblent limités. Au contraire au cours de l'année 2004, les algues présentes dans les parties peu profondes sont exportées au nord de l'étang en parties peu profondes. Pour les trois années de simulation au cours de l'hiver (octobre à avril), la biomasse est stabilisée. Les vents moins violents et moins fréquents en 2004 peuvent être la cause de la migration des algues dans le bassin nord de l'étang (Figure V-11).

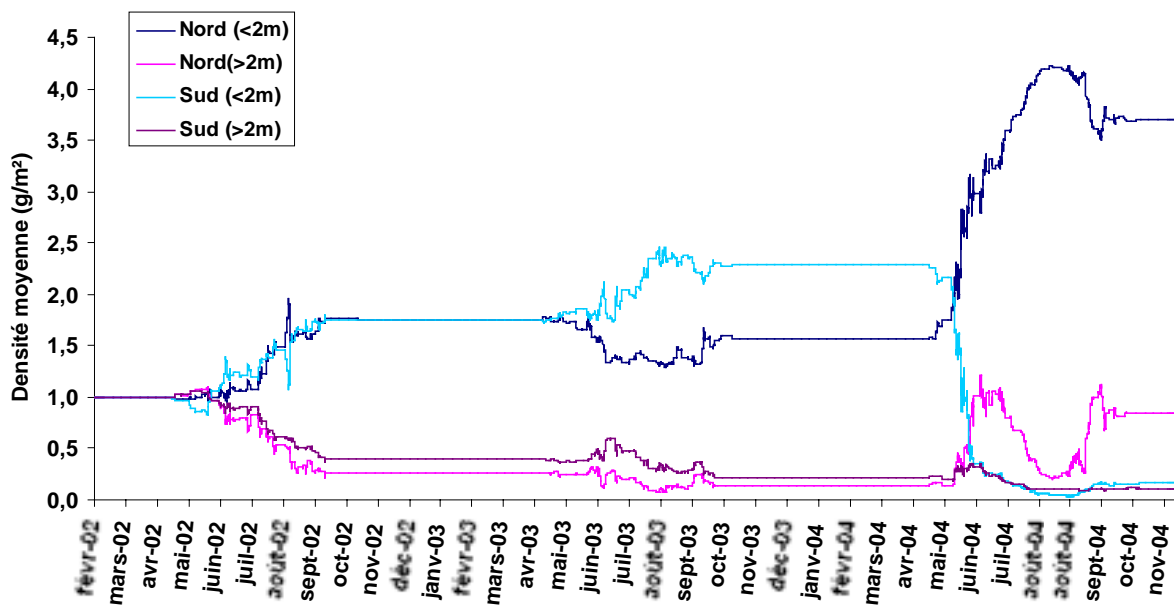


Figure V-10 : Evolution de la densité moyenne par zone (g/m^2) entre 2002 et 2005 dans le bassin nord et sud pour des profondeurs supérieures à 2m et inférieures à 2m

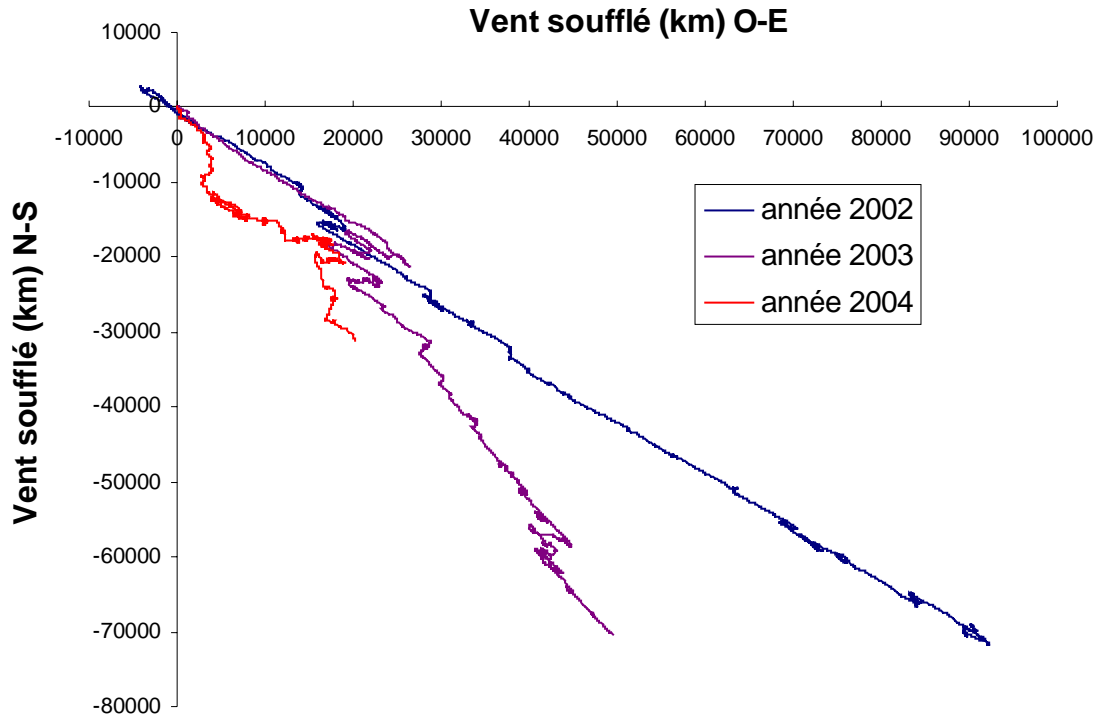


Figure V-11 : Hodographe des vents des années 2002, 2003 et 2004

V.3.2. *Phénomènes hautes fréquences*

► Flux d'algues simulé et observé au cours de l'année 2003-2004

Une simulation est réalisée entre 2002 et 2005 avec une condition initiale uniforme sur la lagune de 40 g/m². Les observations de flux de surface présentées auparavant (IV.2.2, p106) sont utilisées comme base de comparaison avec celles obtenues par simulation. Le site d'observation du transport des algues dans l'anse du Paurel se localise dans la case (32,78) de la grille de calcul du modèle à 160m de résolution. Dans cette case au cours de la simulation, les flux de surface nord-sud et sud-nord ont été définis sur la période d'observations (avril 2003 à septembre 2004) en effectuant des moyennes à 10, 5 et 2 jours précédents les observations puis comparés aux mesures de terrain (Figure V-12).

Les flux simulés durant l'année 2003 sont surestimés et au contraire sont sous-estimés face aux observations de 2004. Ce sont les flux moyennés sur 10 jours qui se rapprochent ainsi le plus des observations 2004 tandis que les flux moyennés sur 2 jours représentent mieux les événements de 2003. Les flux du sud vers le nord sont généralement mieux représentés par le modèle que les flux du nord vers le sud. Sur la grille à 160 m de résolution, seules une dizaine de case sont susceptibles d'alimenter la case ou sont simulés les flux. Cela peut en partie expliquer les écarts importants observations-simulations.

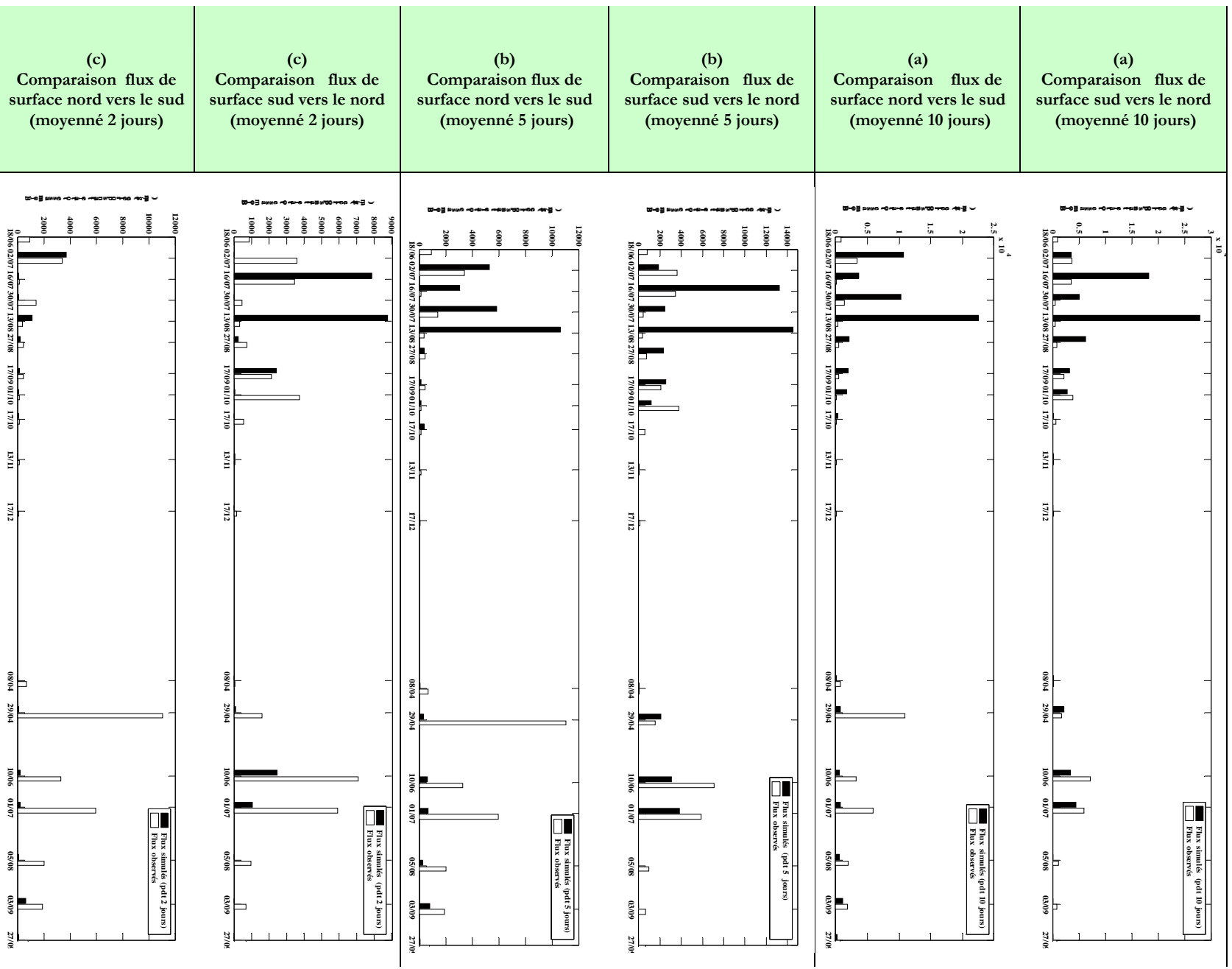


Figure V-12 : Comparaison des flux nord et sud de surface simulés (en noir) et observés (en blanc) entre juin 2003 et septembre 2004 en moyennant les flux simulés a) 10 jours avant les observations ; b) 5 jours avant ; c) 2 jours avant.

V.3.3. *Phénomènes basse fréquence*

► Conditions initiales différentes entre 2002-2005

L'idée dans cette partie est de réaliser des simulations avec différentes répartitions initiales d'algues pour d'une part observer l'existence éventuelle d'attracteurs mécanique de la biomasse et d'autre part évaluer les quantités d'algues échangées entre la partie nord et la partie sud de la lagune.

	Paramètres identiques aux simulations	Conditions initiales
Simulation 1	Conditions initiales en teneurs N et P : Q_N initial = 1,5% Q_P initial = 0,1% Durée : du 01 janvier 2002 au 1 janvier 2005 Météo : météo réelle de cette période Mortalité : limitation à 650 g/m ² au maximum (surdensité) Transport : transport vertical ou horizontal	1 g/m ² réparti uniformément sur tout l'étang
Simulation 2		1 g/m ² réparti uniformément dans le bassin de Leucate (partie nord de l'étang)
Simulation 3		1 g/m ² réparti uniformément dans l'anse du Paurel (partie nord de l'étang)
Simulation 4		1 g/m ² réparti uniformément dans le bassin de Salses (partie sud de l'étang)

Tableau 20 : Paramètres des simulations 1, 2, 3 et 4

Au cours de la première année de simulation, pour les quatre conditions initiales testées (Figure V-13), les algues s'accumulent dans la partie ouest de l'étang sans qu'il y ait d'importantes migrations de biomasse entre le bassin sud et nord. Ainsi, les algues présentes dans l'anse du Paurel restent dans cette zone. La simulation (4), où les algues sont initialement dans le bassin de Salses montre également que les algues s'accumulent sur les bordures ouest peu profondes mais restent dans le bassin Sud. Par contre au bout de trois ans de simulation, les fortes densités d'algues se retrouvent essentiellement dans le bassin de Leucate et cela quelque soit la condition initiale de répartition de la biomasse. Enfin, l'anse du Paurel semble être une zone ayant peu d'échanges ou d'interactions avec le bassin de Leucate. Les années 2002 et 2003 en terme de météorologie ont le même impact sur la redistribution des algues dans la lagune. L'année 2004 est atypique, avec moins de vent de tramontane qui se traduit par un attracteur de la biomasse se trouvant essentiellement dans le bassin nord de la lagune. Pour la simulation 4, (conditions initiales seulement dans le bassin de Salses) la population en 2004 se coupe en 2 avec une partie restant au sud de la lagune et l'autre moitié passant dans le bassin nord.

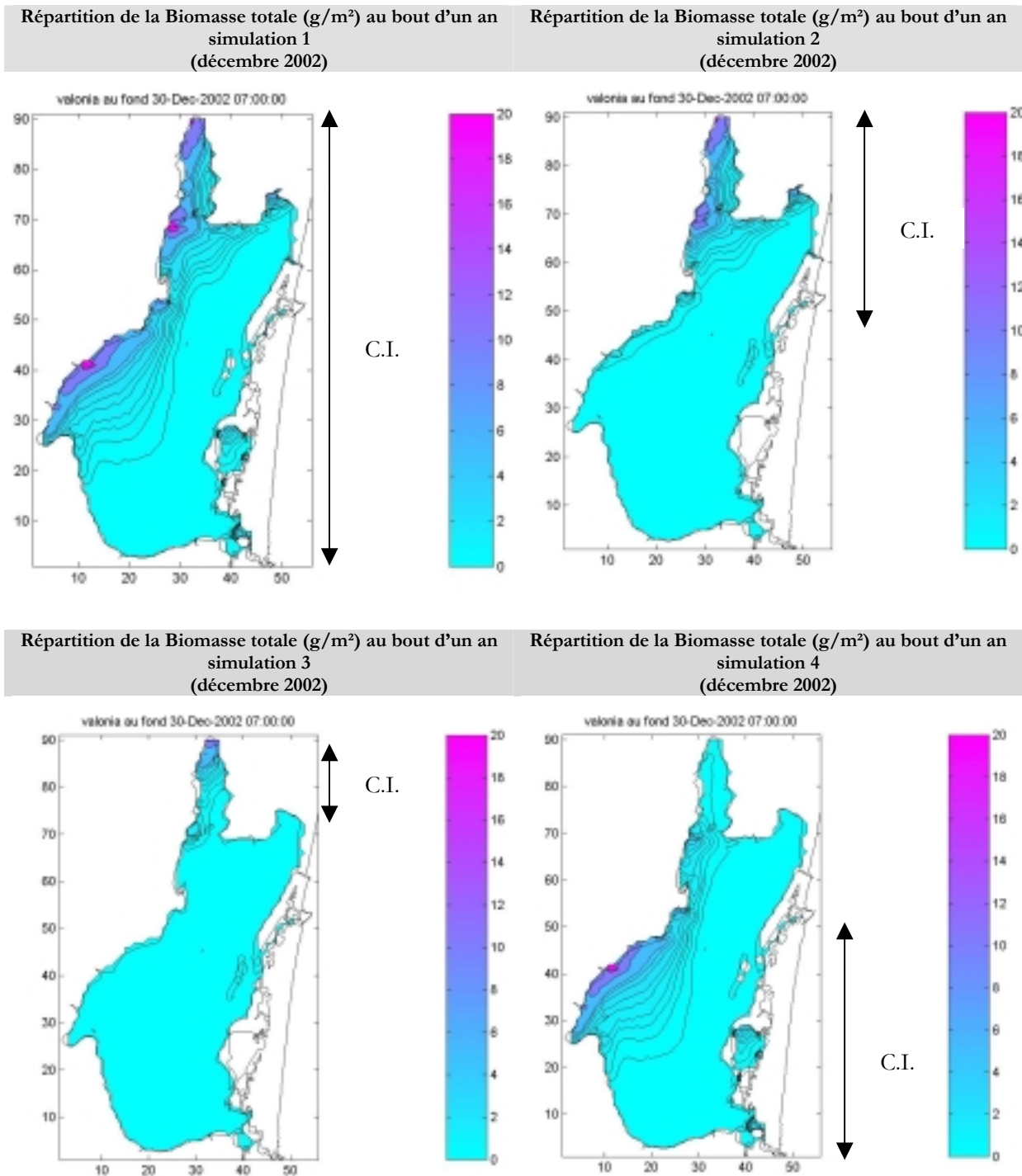


Figure V-13 : Répartition de la biomasse en décembre 2002 pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)

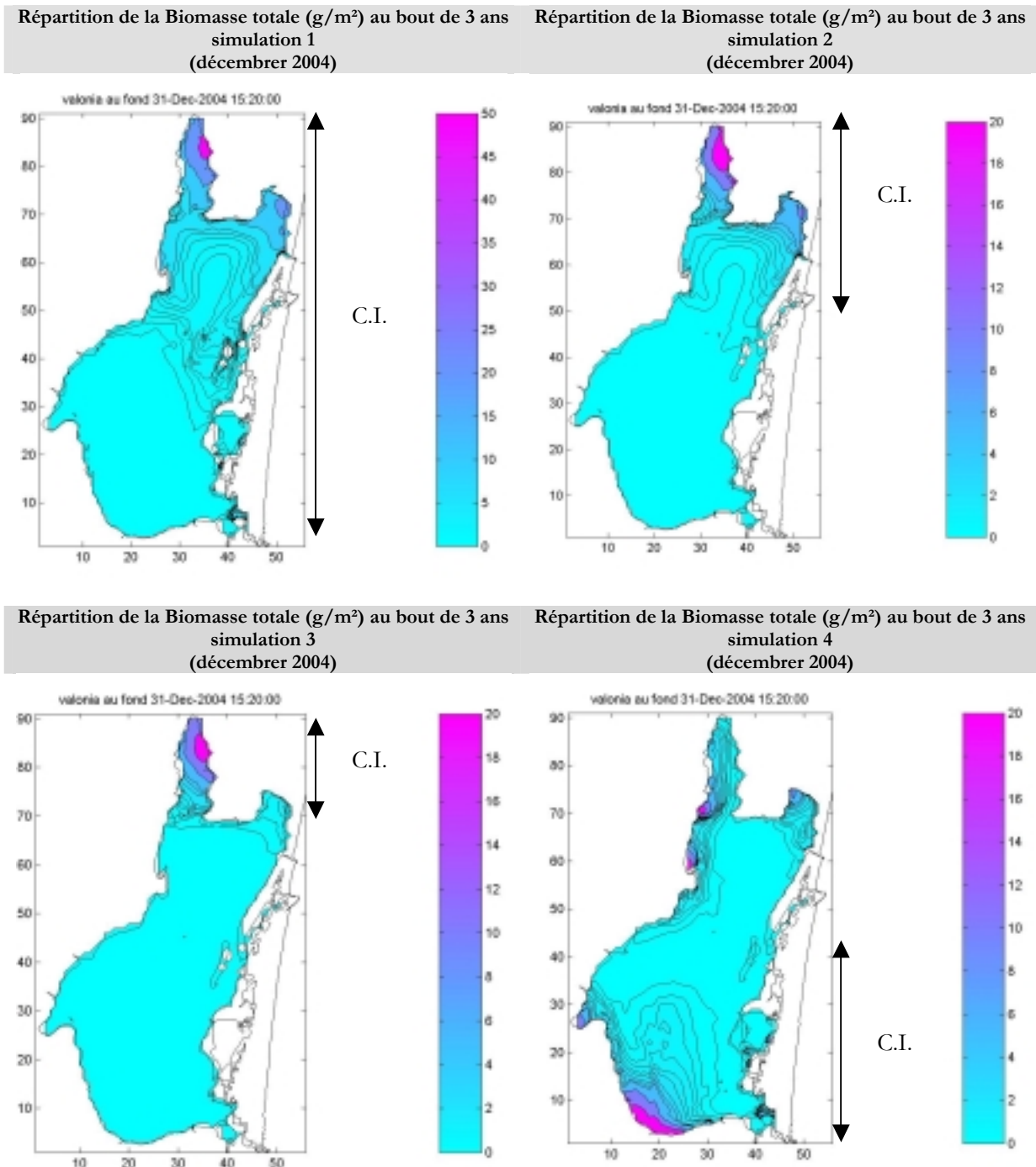


Figure V-14 : Répartition de la biomasse en décembre 2004 pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)

Les turnovers annuels et tri-annuels permettent de localiser les zones de production d'algues au cours du temps pour les quatre simulations (Figure V-15 et Figure V-16). Lorsque les algues sont initialement dans l'Anse du Paurel, les turnovers sont importants dans cette zone et plus faibles dans le bassin de Leucate. La biomasse est principalement restée dans l'anse du Paurel. En répartissant initialement les algues dans le bassin de Leucate, les productions d'algues sont uniquement dans ce bassin. Les algues ne se sont pas déplacées et n'ont pas produit de matière dans le bassin sud. Enfin lorsque les algues sont initialement

dans le bassin de Salses, les turnover 2002 importants sont principalement localisés dans le bassin sud, tandis qu'au bout de trois années on retrouve une forte quantité d'algue distribuée dans le bassin de Leucate.

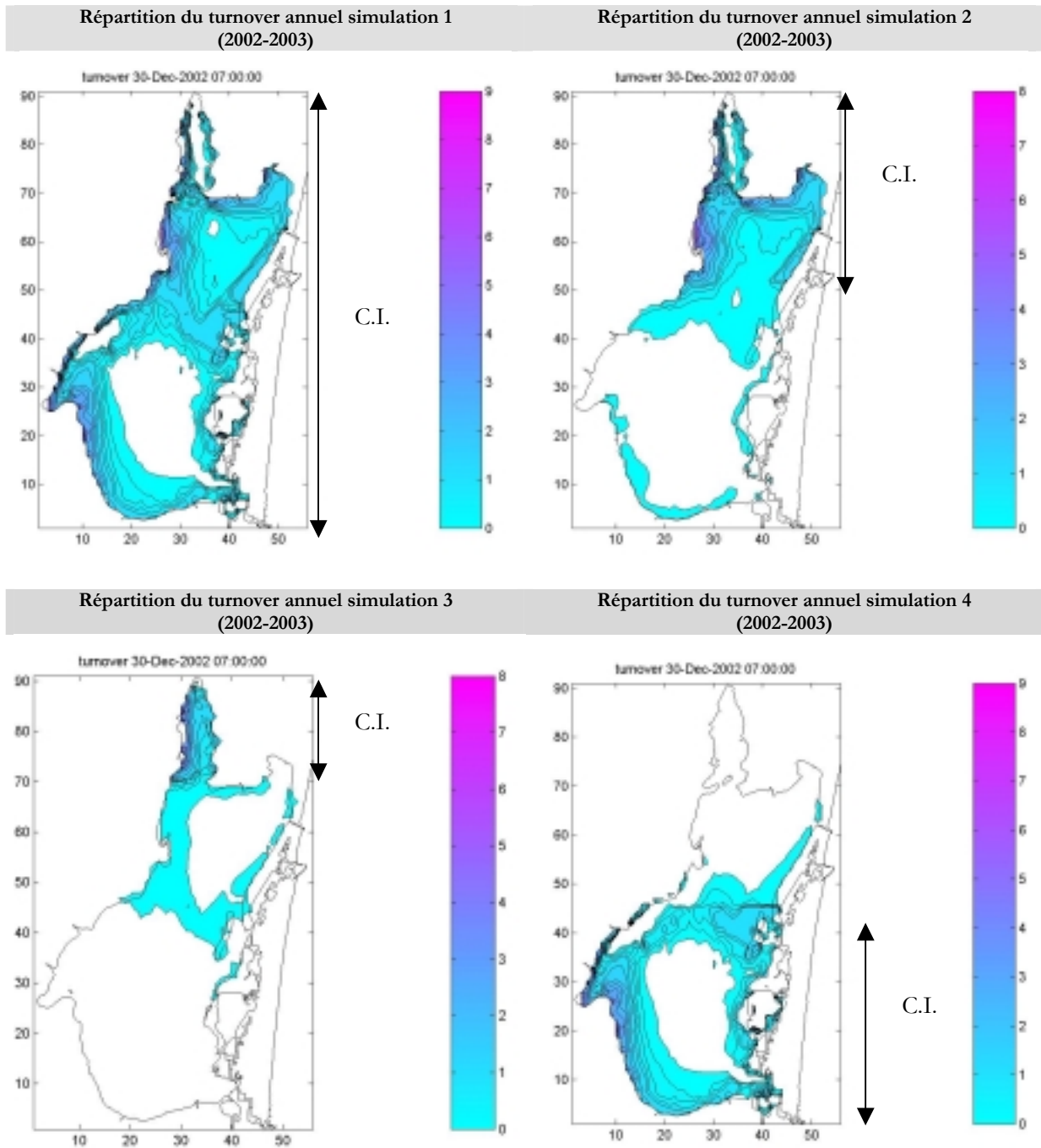


Figure V-15 : Répartition du turnover annuel (2002-2003) pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)

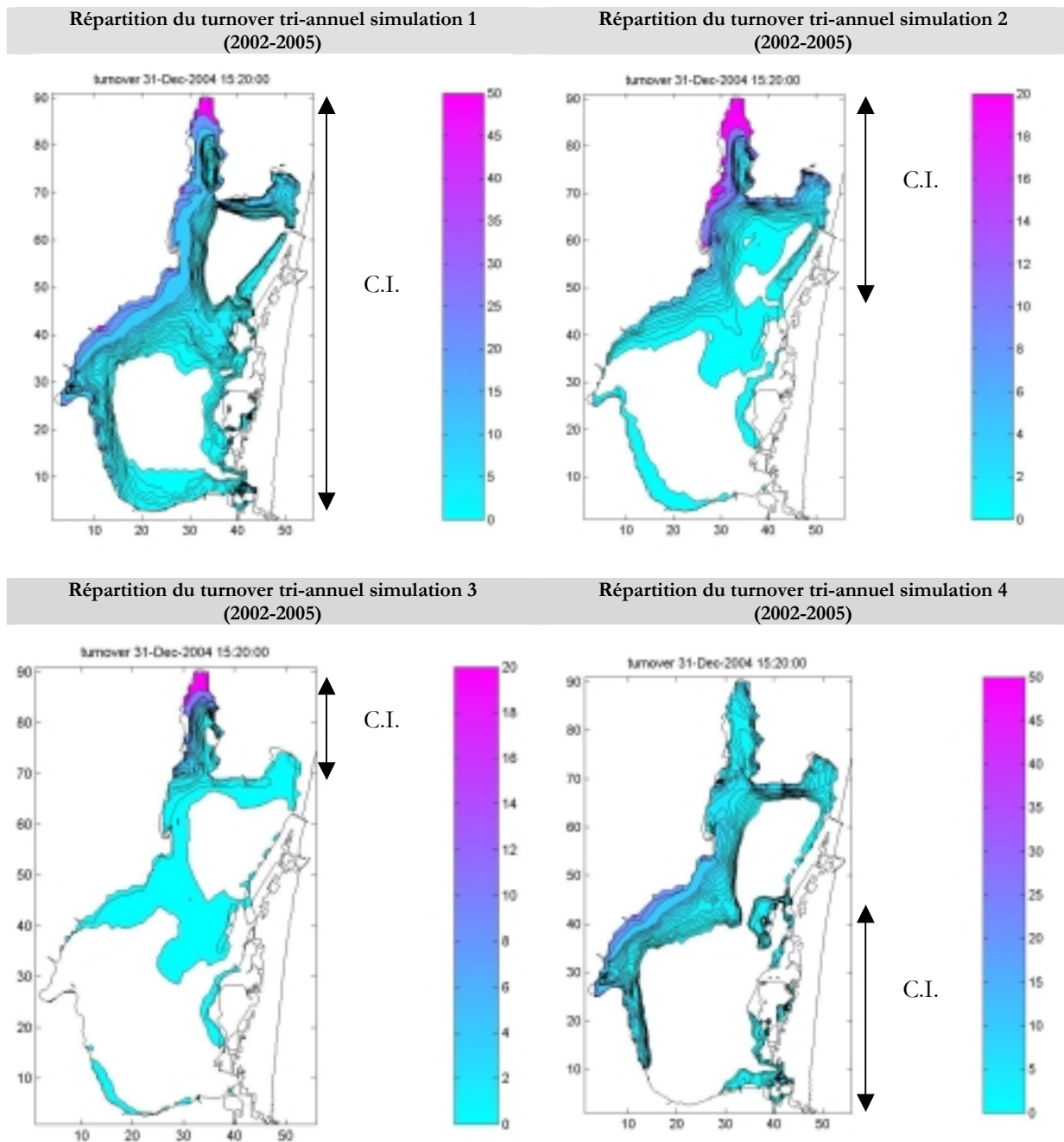


Figure V-16 : Répartition du turnover tri-annuel (2002-2005) pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)

Pour les quatre conditions initiales testées entre 2002 et 2005 (Figure V-17), les algues s'accumulent et croissent préférentiellement dans les parties peu profondes (<2m). De plus, si durant les années 2002 et 2003 il existe peu d'échanges entre le bassin nord et le bassin sud, l'année 2004 en revanche favorise l'accumulation d'algues dans le bassin nord pour les 4 conditions initiales testées. Cependant pour la simulation 4, la densité moyenne d'algues reste encore élevée (5g/m²) dans la partie sud. Les algues se répartissent au sud ouest du bassin de Salses.

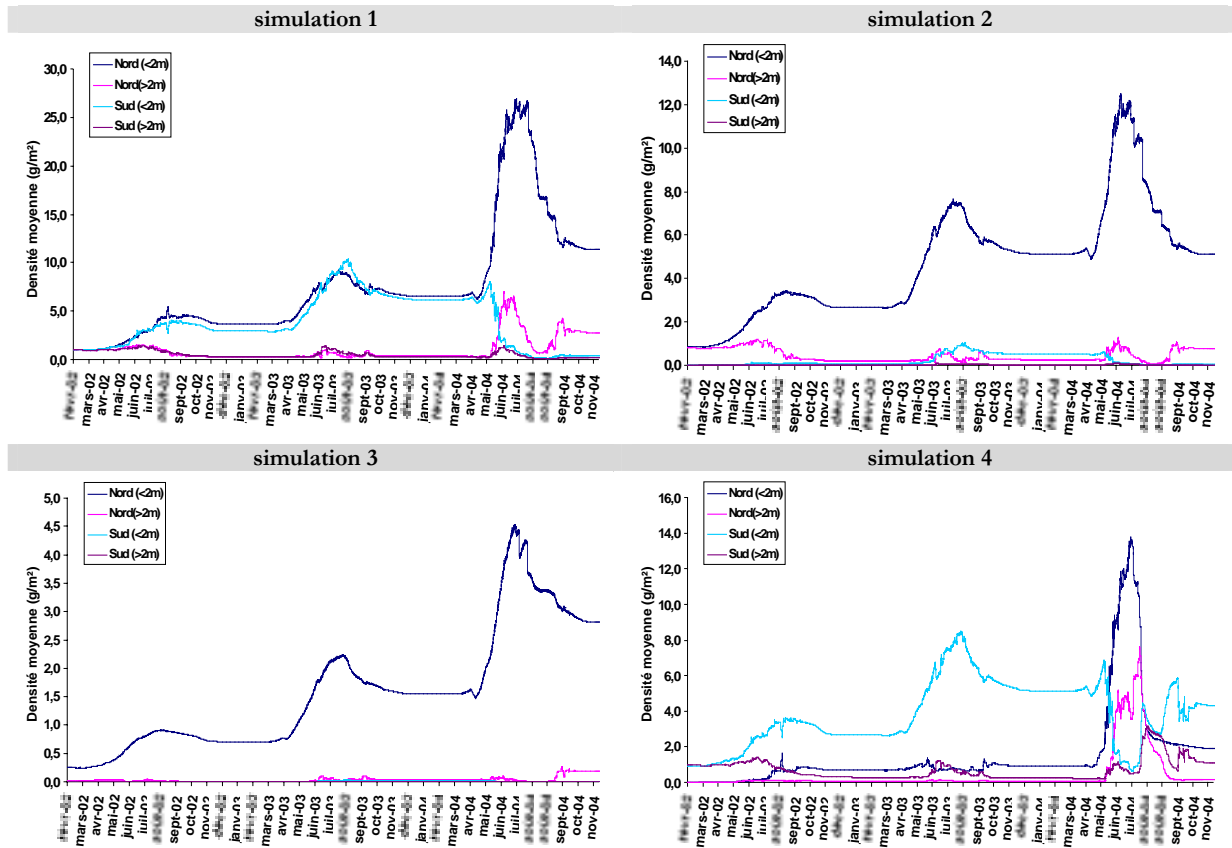


Figure V-17 : Densité moyenne d'algues dans le bassin sud et le bassin nord en partie profonde et peu profonde entre (2002-2005)

► Evolution de la biomasse totale de la population

Pour chacune des 4 simulations précédentes ainsi que la simulation 2 sans mouvement de biomasse (V.2.1, p 134), l'évolution de la biomasse totale entre janvier 2002 et janvier 2004 est présentée à la Figure V-18 et le gain de biomasse annuel de la population (en %/an) est représenté sur la Figure V-19. Le taux de biomasse annuel est calculé à partir de la formule : $\mu_{an_N} = (\ln(B_{an_N+1}) - \ln(B_{an_N})) / \Delta t$ où μ_{an_N} est le taux de biomasse de la population à l'année N et B_{an_N+1} et B_{an_N} sont les biomasses totales aux années N+1 et N.

Lorsque les algues n'ont pas la possibilité de se déplacer, le gain est de 100%/an en 2002 puis diminue pour les années 2003 et 2004 (50 et 30%/an). Il apparaît nettement que l'année 2002 est la plus propice à la croissance et qu'ensuite les années 2003 et 2004 sont plus contraignantes pour la croissance de la biomasse. Dès que l'on donne la capacité aux algues d'être déplacées dans la lagune suivant les processus de flottabilité et d'advection, le taux de croissance de la biomasse de la population est significativement modifié pour les trois années étudiées. Les simulations 1 et 2 sont comparables entre elles avec en 2002 un gain plus faible (50 et 70%/an) par rapport à la simulation sans mouvement, et même légèrement négatif en 2004. Seuls les gains de l'année 2003 (60 et 75%/an) sont supérieurs à ceux obtenus avec une population statique. La simulation 4 avec les algues initialement dans le bassin de Salses, montre des capacités de croissance de la population assez faibles pour les trois années. Cependant, l'année 2004 est une année où la croissance de la population est positive contrairement aux simulation 1 et 2. Enfin, la

simulation 3 est la seule simulation (avec mouvement) qui présente des gains de croissance supérieurs sur les trois années étudiées au cas « sans mouvement ». La capacité des algues à se déplacer accélère le taux de biomasse de la population pour les algues initialement placées en petit nombre sur l'ensemble de l'anse du Paurel.

Les chutes de croissance pour l'année 2004 peuvent être expliquées par les températures estivales fortes dans l'eau induisant d'un côté une augmentation des taux de respiration (pertes de biomasses) et d'un autre une diminution brutale des productions brutes photosynthétiques (le modèle de Rosso est peu fiable au dessus de 26°C). La perte de biomasse dans les simulations peut également s'expliquer par des phénomènes de mortalité par accumulation et surdensité d'algues dans les cases.

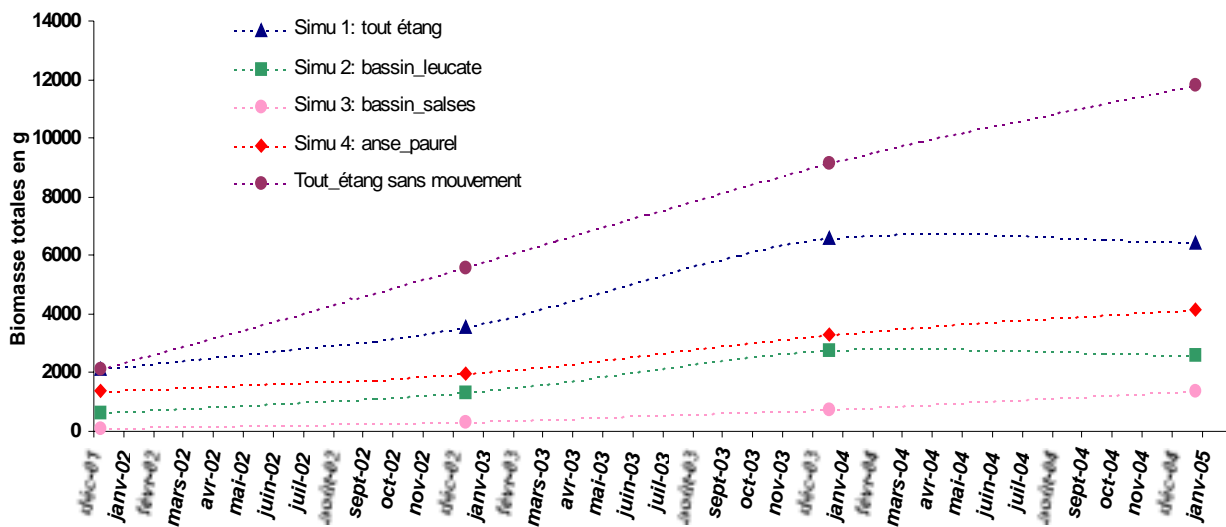


Figure V-18 : Evolution de la biomasse totale entre janvier 2002 et janvier 2005 pour 5 simulations.
(Conditions initiales*4 et sans mouvement de la biomasse)

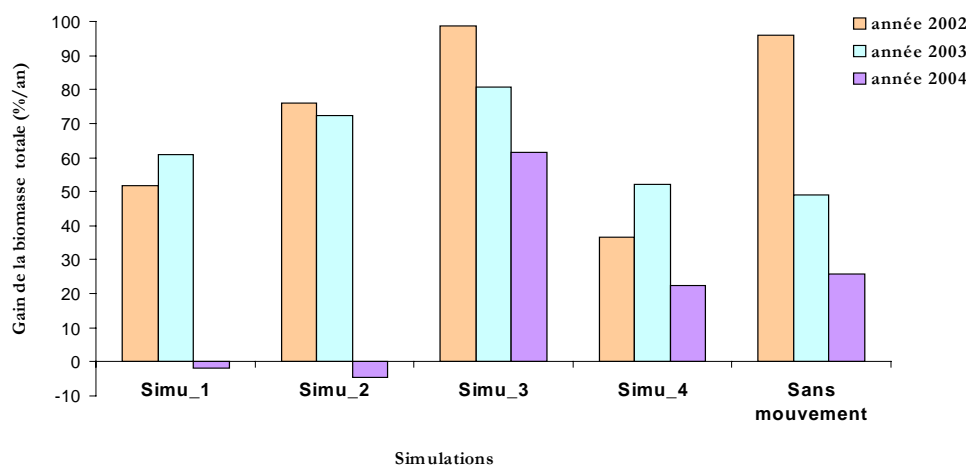


Figure V-19 : Taux de croissance de la biomasse (%/an) de la population d'algues des années 2002, 2003 et 2004 pour les 5 simulations réalisées

V.4. Scénario d'apports de phosphore dans le système

La lagune de Salses-Leucate présente de faibles concentrations en phosphore qui limitent fortement la production primaire. La croissance de *V. aegagropila* est également fortement limitée par le phosphore au cours de l'année. Notre modèle ne prend pas en considération le cycle du phosphore et de l'azote, ou encore l'ensemble des compétiteurs pour les ressources nutritives (plancton, macrophytes), mais il est tout de même intéressant d'étudier la capacité de croissance de l'algue sous de plus fortes concentrations de phosphore dans la lagune. Pour cela, une simulation a été réalisée entre 2002 et 2005 rassemblant les processus de croissance et de transport de l'algue. Les concentrations dans l'eau en ammonium et nitrates restent celles qui ont été observées (Figure III-4, p64) mais la concentration en phosphore est fixée constante au cours de l'année à 5 $\mu\text{mol/l}$. La biomasse initiale d'algues est fixée uniformément sur la lagune à 1 g/m^2 . La répartition de la biomasse est ensuite présentée en hiver 2002, en hiver 2003 et en hiver 2004 ainsi que le turnover (Figure V-21, Figure V-20).

La répartition de la biomasse d'algues est identique à celle simulée avec les concentrations de phosphore observées (Figure V-13, Figure V-14, p 153). La biomasse atteint des densités de 50 g/m^2 contre 10 g/m^2 lorsque le phosphore est limitant, et le turnover annuel atteint des valeurs de 10 contre 4 lorsque le phosphore est limitant. Le potentiel de croissance de la biomasse est multiplié environ par 2,5 sur une année lorsque le phosphore ne limite plus la croissance.

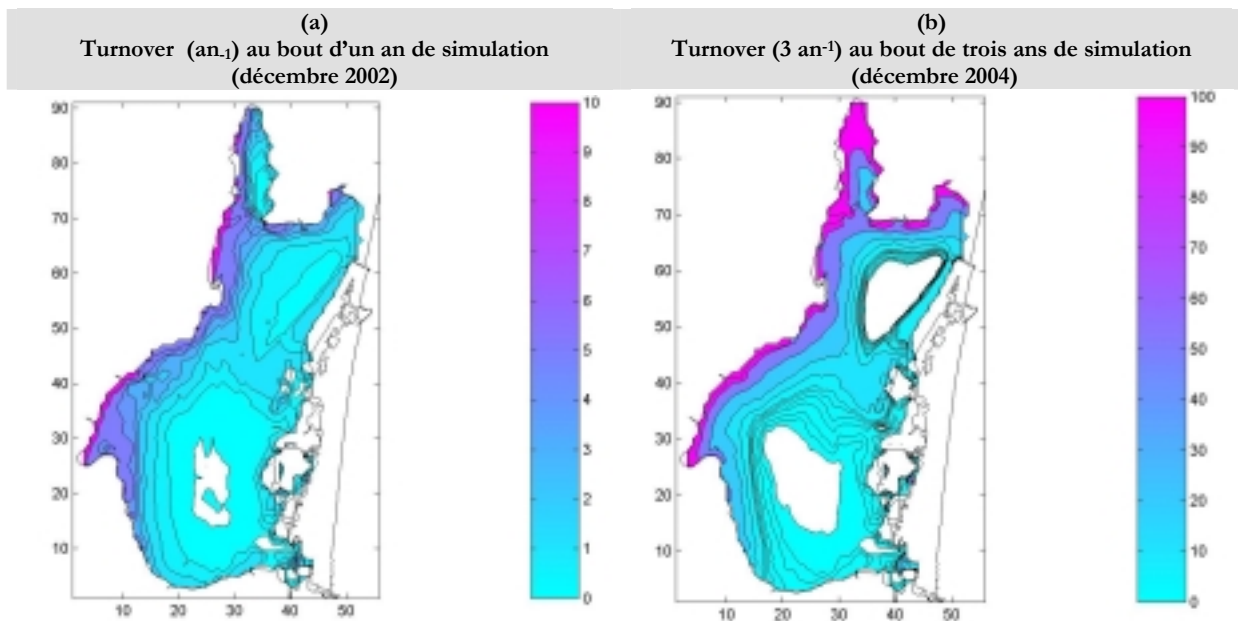
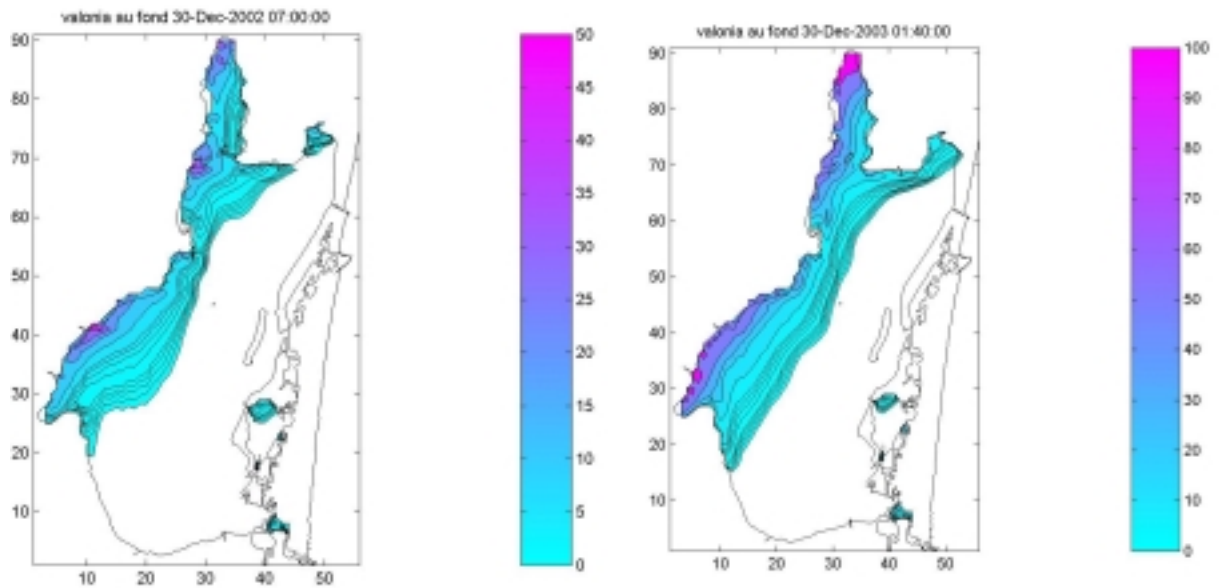


Figure V-20 : Répartition du turnover annuel (2002-2003) (a), et tri-annuel (2002-2005) (b)

Répartition de la Biomasse totale (g/m²) (décembre 2002) Répartition de la Biomasse finale(g/m²) (décembre 2003)



Répartition de la Biomasse totale (g/m²) (décembre 2004)

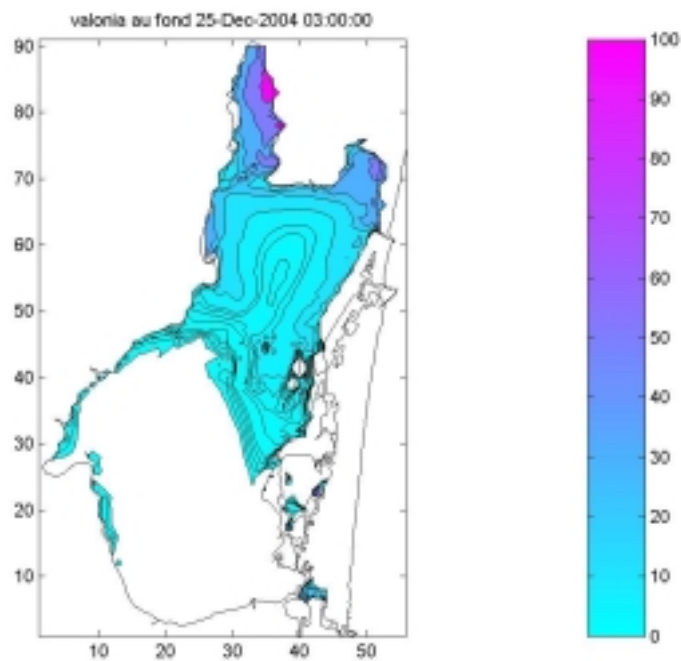


Figure V-21 : Répartition de la biomasse de *V. aegagropila* entre 2002 et 2005 avec l'apport de phosphore

V.5. Discussion

Le modèle de croissance à quota de *V. aegagropila* a été spatialisé sur l'ensemble de la lagune, et offre ainsi la possibilité de mettre en évidence les facteurs agissant sur la limitation de la croissance sur un plan spatial et sur un plan temporel.

Au niveau spatial (Figure V-23), c'est l'intensité lumineuse qui limite le plus fortement la croissance notamment à partir des profondeurs supérieures à 2m. En deuxième ordre, les teneurs en azote et phosphore sont plus rapidement limitantes dans les parties peu profondes (moins de 2 m) que dans les parties plus profondes. Cela est dû à la plus forte croissance de l'algue et l'utilisation de ses réserves dans les parties moins profondes.

Au niveau temporel (Figure V-22), la température est l'élément le plus limitant du mois d'octobre au mois de mars. En second lieu, la croissance de l'algue est principalement contrôlée par ses teneurs en phosphore et dans une moindre mesure par ses teneurs en azote. Dès la fin du printemps (fin mai) les teneurs en phosphore et en azote deviennent très contraignantes sur la croissance. Enfin, la lumière peut être limitante durant certaines périodes de l'année comme au printemps et en été où la turbidité de l'eau est importante.

La période de croissance optimale de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate se situe du début du mois d'avril jusqu'à la fin du mois de juin. Les zones où l'algue a de fortes capacités de production sont celles peu profondes surtout dans le nord de la lagune. Elles correspondent aux lieux où l'on peut déjà observer une forte colonisation par l'algue. Elles recoupent également les secteurs où l'herbier de zostère est le plus dense. Il apparaît certain que l'herbier et *V. aegagropila* sont en compétition directe pour l'occupation de ces secteurs.

La période hivernale permet à *V. aegagropila* de reconstituer ses stocks d'azote et de phosphore sur lesquels l'accroissement de la biomasse de la population se fera au printemps suivant. Pour les zostères, après la germination printanière, les absorptions de nutriments se réalisent durant la croissance et non trois mois avant comme pour *V. aegagropila*. Le turnover annuel des zostères peut être estimé à 8 (lagune de Thau, Laugier, 2001) contre seulement 1.5 à 2 pour *V. aegagropila* sur les zones de faibles profondeurs (<2m). Ce potentiel de croissance de *V. aegagropila* se distribue essentiellement suivant la bathymétrie de l'étang (disponibilité en lumière).

En hiver, *V. aegagropila* profite d'une absence des macrophytes concurrents pour stocker les nutriments et occuper le milieu. Au printemps, sur les zones fortement colonisées (plusieurs couches d'individus), les pousses d'herbiers ont sûrement des difficultés à traverser cette couches. Sur les berges de Fitou, les accumulations et les arrivages de *V. aegagropila* ont provoqué le recul de l'herbier qui année après année est moins dense. En été, les herbiers forment une canopée de 50 cm de haut et sont vraisemblablement plus compétitifs pour la ressource (lumière, sels nutritifs) que *V. aegagropila*. Les algues sont sous la canopée, au pied des pousses ou coincées dans les feuilles. La lumière est sans doute filtrée par les zostères

ce qui limite les productions photosynthétiques de l'algue. Des mesures *in situ* de photosynthèse à l'aide de cloches benthiques pourraient confirmer « l'avantage » de l'herbier en été. En revanche, *V. aegagropila* est une algue pérenne, et peut donc tirer profit des conditions nutritives du milieu tout au long de l'année en capitalisant les nutriments en hiver malgré ses faibles capacités d'absorption.

Concernant la mortalité des algues, peu d'informations sur les taux de mortalité sont présentes dans la bibliographie, et dans ce travail de thèse aucune expérimentations ou observations n'ont pu être réalisées sur le terrain ou en laboratoire. Lors des mesures de transports des algues, nous avons pu observer quelques fois des échouages importants sur les berges de *V. aegagropila*. Au niveau de la modélisation, les processus de mortalité sont importants dans l'approche puisqu'ils constituent le terme de perte de biomasse. L'échouage et l'empilement (surdensité) semblent être les principaux phénomènes responsables de la mortalité de l'algue. Au niveau biologique et vieillissement, l'algue semble très résistante à de nombreuses formes de stress, et se multiplie par bouturage, ce qui rend difficile l'estimation de l'âge des individus. Il ne semble pas exister dans l'écosystème de Sables-Leucate de brouteurs pour cette algue. Seuls les effets de surdensité ont été introduits dans le modèle en limitant les densités d'algue à 650 g sec/m^2 , valeurs maximales mesurées durant la cartographie de l'algue sur des zones à dominance *Valonia*.

Certaines espèces d'algue ont la capacité d'acquérir une flottabilité positive. Ces algues possèdent même des cellules spécialisées pour y arriver (flotteurs chez les cystoseires). Pour *V. aegagropila*, c'est sa forme et la disposition des vésicules dans sa structure intérieure qui lui donne cette capacité à flotter en piégeant de l'oxygène gazeux. Nous pouvons alors nous demander si cette faculté individuelle de flottaison peut avoir des effets avantageux ou pas, à l'échelle de la population de l'algue et de sa dynamique.

Avec une paramétrisation expérimentale du gain de flottabilité et numérique pour la perte, le modèle simule, sur l'ensemble de la lagune, les mouvements verticaux des algues entre janvier 2002 et janvier 2005. D'une manière générale (basse fréquence), le modèle reproduit bien la période d'avril à octobre où les algues se retrouvent souvent en surface et sont ensuite déplacées. A des échelles de temps plus courtes (2 jours) une forte variabilité des capacités de flottaison est observée. Les productions photosynthétiques peuvent quelques fois varier fortement entre deux journées du fait de la turbidité et de la disponibilité en lumière. Cependant, cette variabilité est principalement causée par le vent et la turbulence dans l'eau qui fait couler les individus présents en surface. Ces fortes variabilités à cette échelle de temps (2 jours) sont également remarquables sur les observations de transport d'algues dans l'étang. L'analyse des mesures *in situ* a montré que, les flux d'algues sont corrélés avec l'état du système pendant les deux jours précédents les observations. Le modèle reproduit donc bien cette variabilité haute fréquence mais avec des incertitudes et des imprécisions sur la paramétrisation de la perte de flottabilité. La comparaison entre les flux observés et simulés nous montre que le modèle ne reproduit pas correctement le processus de flottabilité à une courte échelle de temps (journalière). Il peut arriver que 100% des algues se retrouve en surface dans nos simulations, ce qui ne peut pas arriver dans le milieu. Les algues peuvent être piégées au fond par les zostères ou d'autres algues filamenteuses (*Chaetomorpha*).

Nous n'accordons qu'une faible confiance à la fiabilité et à la précision du modèle à de courtes échelles de temps, et une plus grande confiance quant à sa capacité de reproduire les phénomènes à plus grandes échelles (saisons). Les processus à petite échelle peuvent pourtant avoir des effets aux échelles supérieures.

En ce qui concerne la répartition de la biomasse au cours des simulations, les algues se retrouvent fréquemment dans les parties ouest de la lagune sous les vents dominants. Il semble exister des attracteurs mécaniques dans l'anse de Leucate, au niveau des berges de Fitou et au sud de l'anse de la Roquette. L'anse du Paurel est une zone ayant peu d'interaction avec le reste de la lagune en termes d'échanges d'algues. Les simulations de couplage ont été réalisées avec la grille à 160 m. Les simulations sur la grille à 80 m donneraient de meilleures informations sur les échanges de biomasse entre cette anse et le bassin de Leucate car l'anse du Paurel semble être une zone productrice et exportatrice de *V. aegagropila*.

Les échanges de biomasse entre le bassin sud et le bassin nord apparaissent peu importants suivant les simulations réalisées. Seule l'année 2004 voit d'importants échanges du sud vers le nord. Une année avec peu de Tramontane favoriserait donc un maintien et/ou une remontée des algues dans les parties nord de la lagune. Des années avec beaucoup de vent (Tramontane) pourraient déplacer de fortes quantités de *Valoniopsis* mais par des transports sur le fond et le long des berges, car les algues ne flottent pas en présence de vents forts.

Les simulations ont montré, d'une part que les transports d'algues vers le sud de la lagune sont limités et rares, et d'autre part que les capacités de croissance dans le bassin de Salses sont plus faibles que dans le bassin de Leucate. Sur le terrain, quelques individus se retrouvent transportés dans le sud de l'étang. Il est également possible d'observer quelques *V. aegagropila* sur le fond dans le bassin sud mais en très petit nombre.

Les facultés de mouvement de l'algue semblent finalement être un avantage certain dans l'occupation et la colonisation du milieu, mais peuvent par la suite constituer un rôle d'auto-régulation de la population.

Enfin, en modifiant la disponibilité du phosphore dans la lagune (non limitant), le turnover annuel de *V. aegagropila* dans Salses-Leucate passerait de 2 à 10. Sans limitation par le phosphore la croissance de l'algue serait multipliée par 5. Toutefois le modèle ne simule pas le cycle du phosphore et la croissance des macrophytes compétiteurs. A l'heure actuelle, le phosphore limite la production primaire dans l'étang de Salses-Leucate. Des algues à plus forte croissance pourraient être favorisées par de tels apports. Il faut toutefois rester extrêmement prudent quant à la dominance d'autres espèces d'algues sous des apports nutritifs augmentés, car *V. aegagropila* est déjà dominante dans certaines zones. En partant avec des conditions initiales de biomasses identiques, *V. aegagropila* pourrait être supplantée par ses compétitrices avec des apports nutritifs en phosphore et en azote plus élevés dans la lagune. Par contre, si les biomasses de *V. aegagropila* sont fortes et dominantes initialement, il est possible que, même avec des apports en nutriments élevés, les compétitrices ne prennent pas le dessus sur l'algue. Il serait très intéressant et envisageable de développer un modèle à quota pour les espèces compétitrices et simuler de tels scénarii.

- **Hiver** : pas de mouvement d'algues, reconstitution de réserves.
- **Printemps** : croissance optimale, mouvement de biomasse à partir d'avril.
- **Été** : croissance limitée par les quotas, les algues sont piégées dans les herbiers.
- **Automne** : croissance faible, importants transports de biomasse avec la perte des feuilles d'herbier.

Fenêtres temporelles importantes : Est-ce que l'algue au printemps possède sa croissance optimale avant les zostères?

Comment est redistribuée la biomasse avant l'hiver?

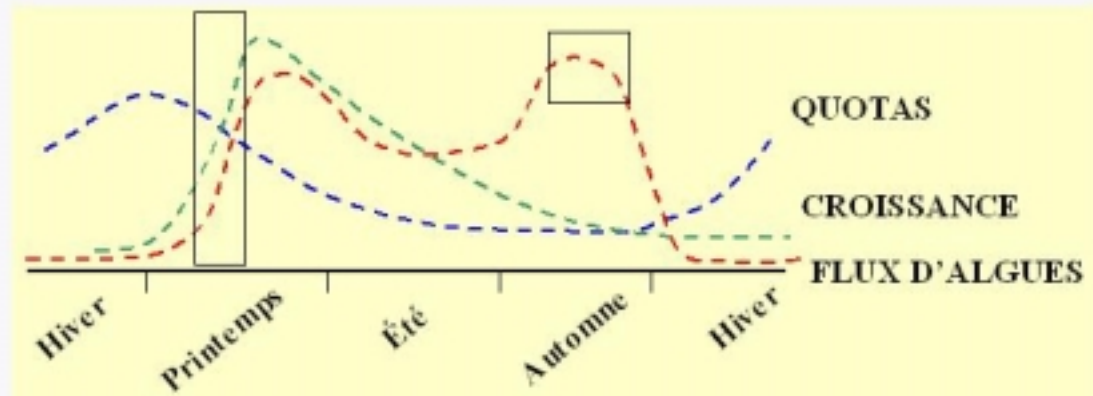
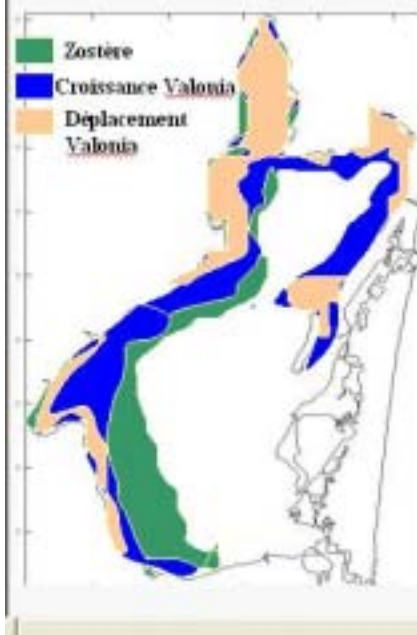


Figure V-22: Dynamique saisonnière de *V.aegagropila*



- On retrouve *V. aegagropila* sur les zones de niche écologique de l'herbier à zostère.
- *V. aegagropila* peut se développer dans les zones peu profondes de la lagune.
- *V. aegagropila* peut être transportée sur une partie des zones de croissance.
- faibles risques de colonisation de la partie sud de la lagune.
- *V. aegagropila* est adaptée aux milieux pauvres en phosphore.

Figure V-23 : Dynamique spatiale de *V.aegagropila*

VI. Conclusion générale et Perspectives

Ce travail a permis d'acquérir de nombreuses connaissances sur la physiologie de *V. aegagropila* et sur le fonctionnement de la dynamique de population de cette algue. Le travail expérimental a permis de mesurer ses principales caractéristiques physiologiques et d'estimer sa capacité de croissance dans son environnement ainsi que les principaux facteurs qui limitent cette croissance.

► Productions photosynthétiques

Les productions brutes photosynthétiques maximales de *V. aegagropila* sont faibles pour une algue verte (125 $\mu\text{mol/h/gPS}$), cependant elles correspondent à un taux de croissance proche de 10% par jour. Ces productions sont maximales autour de 25°C, montrant ainsi le caractère tropical de l'algue. L'intensité lumineuse de demi-saturation (I_k) est proche de 90 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ et ne montre pas de dépendance avec la température. Ces valeurs sont équivalentes à celles rencontrées chez d'autres espèces. Pourtant on peut imaginer que le faible rapport Surface/Volume de cette algue la défavorise au niveau de l'absorption de la lumière.

► Quotas internes

Au niveau des quotas internes de l'algue en azote et en phosphore, une capacité forte de stockage du phosphore a été identifiée. Les quotas en phosphore peuvent varier de 0,025% à 1%. Les quotas en azote sont toujours compris entre 0,4% et 2,2%. En milieu non limitant, l'expérience a montré que le rapport N/P chez *V. aegagropila* diminue de 45 à 18. L'algue privilégie une physiologie plus adaptée à l'absorption et à la mise en réserve du phosphore. Dans un milieu carencé en azote on s'aperçoit que les teneurs en azote chutent rapidement alors que les teneurs en phosphore diminuent plus régulièrement en cas de carence en phosphore.

► Capacités d'absorption des sels nutritifs

Par ailleurs, les capacités d'absorption des éléments nutritifs par l'algue sont faibles par rapport à d'autres espèces. L'expérience a été menée sur des individus entiers et la forme de l'algue (faible rapport Surface/volume) peut expliquer en partie ces faibles capacités d'absorption. L'ammonium est plus rapidement et facilement intégré que les nitrates. L'ensemble de ces expériences a permis d'une part de mettre en évidence certains traits physiologiques importants de l'algue (capacité de stockage du phosphore élevée, taux de croissance assez faible, température optimale élevée, capacités de pompage des sels nutritifs réduites) et d'autre part ont permis de paramétrer un modèle de croissance à quota (type modèle de Droop).

► Croissance de l'algue et facteurs limitants dans le milieu

Ce modèle a été utilisé pour simuler la croissance de l'algue et les quotas en azote et en phosphore entre avril 2003 et septembre 2004. Les quotas ont pu être comparés avec ceux observés dans les algues de l'étang sur la même période. *V. aegagropila* reconstitue ses stocks d'azote en hiver. Cependant, les teneurs

en phosphore restent faibles tout au long de l'année et constitue le facteur limitant de la croissance de l'algue. Au niveau spatial, la croissance de l'algue est limitée principalement par la lumière donc la profondeur. Ainsi, nous avons pu montrer que pour des profondeurs supérieures à 2m, les conditions de lumière sur l'année ne permettent pas à *V. aegagropila* de croître suffisamment pour s'implanter dans le milieu. Le bassin de Salses plus profond est donc moins propice au développement de l'algue. Dans les parties moins profondes, essentiellement dans le bassin de Leucate, le turnover annuel de l'algue varie entre 1,5 et 2 (an^{-1}) avec les conditions nutritives, de température et de lumière rencontrées dans ces zones. Ce turnover est faible comparativement à d'autres espèces de macrophytes. Cependant, la biomasse totale de *V. aegagropila* est estimée à 500 tonnes de masse sèche ce qui pourrait correspondre à une production annuelle d'algues de plus de 500 tonnes. Si ce travail permet d'estimer assez précisément la production d'algues selon les conditions du milieu, globalement ou à un endroit donné, en revanche le taux de mortalité de l'algue n'a pu être abordé. Si la production annuelle est de 500 tonnes, quelle est la quantité d'algues qui meurent ? Le bilan net entre production et mortalité nous donnerait une idée précise sur l'évolution de la population de l'algue. Malheureusement le taux de mortalité est bien difficile à estimer car il dépendrait de nombreux facteurs (Stress physico-chimique, compétition inter et intra-spécifique, empilement, échouage, vieillissement naturel, cf V.2.2, p 142). En modélisation ce taux est donc souvent « régler numériquement » pour reproduire correctement les processus mais au niveau expérimental ce taux est difficilement paramétrable.

► Flottabilité et transport de l'algue

Une autre hypothèse testée dans ce travail est le rôle important des processus de transports (verticaux et horizontaux) de l'algue dans la dynamique de la population de *V. aegagropila*. Tout d'abord, nous avons pu mettre en évidence d'une manière expérimentale que l'acquisition de flottabilité était un processus déterministe. En condition favorable de photosynthèse, les algues mettent environ 2 heures à remonter en surface. De nombreuses algues ont la capacité de retenir de l'oxygène puis de flotter. La variabilité observée dans les temps de remontée provient de la différence de forme des individus au sein de leur structure (réseaux de vésicules) ainsi que de leur état physiologique. La perte de flottabilité de l'algue résulte de la perte de l'oxygène piégé dans sa structure lors de l'agitation de l'algue dans un milieu turbulent. Cette perte d'oxygène n'a pu être mesurée expérimentalement et a donc été estimée numériquement. Ainsi, dans les conditions environnementales de l'étang, la flottabilité maximale des algues se situe au printemps et à l'automne. Le modèle mis en place pour la flottabilité restitue ces périodes de flottabilité. Cependant en période de croissance, des algues ayant une flottabilité positive sont souvent piégées dans la canopée de l'herbier à zostère ou par des algues filamenteuses (observations personnelles, Photo II-3, p 33). Les zostères semblent ainsi piéger une importante part de la biomasse de *V. aegagropila*. En outre, les observations de terrain dans l'anse du Paurel sur les transports d'algues ont permis de mesurer les quantités d'algues transportées ainsi que d'identifier les périodes propices aux mouvements importants de biomasses. Ces observations ont permis de comprendre le mode de fonctionnement saisonnier des transports de biomasse dans la lagune (IV.3, p 120). Les biomasses

transportées sont les plus importantes au mois de mai-juin et au mois septembre-octobre (600g d'algue/jour/m de section). En mai, les conditions de photosynthèse sont idéales et l'herbier pas encore très dense : de nombreuses algues peuvent se retrouver en surface et être transportées. Durant l'été, l'herbier plus dense limite la remontée d'algue. En septembre-octobre, la perte des feuilles des zostères et les conditions de photosynthèse encore suffisantes, favorisent la remontée importante de biomasse de *V. aegagropila*. Les transports sont alors importants. Cependant, le devenir de ces algues transportées demeure : ces algues vont-elles se ré-implanter dans une zone « d'atterrissage » ou bien meurent-elles en s'échouant sur les berges ?

► **Modèle couplé biologie-physique**

L'ensemble des observations et des expérimentations ont servi à paramétrer les modèles biologiques et physiques développés au cours de ce travail. Elles constituent également une base de comparaison et de validation avec les simulations numériques sur la dynamique de l'algue. En spatialisant le modèle à quotas, le modèle de flottabilité de l'algue ainsi que les différents forçages (courant, température, lumière), il a été possible de localiser les zones où les algues sont déplacées ainsi que les zones où les productions de biomasse sont les plus importantes. En effet, les algues en migrant au cours de l'année, peuvent induire une forte production à un endroit donné, biomasse qui peut ensuite être exportée dans une autre zone de l'étang. Ainsi, le turnover annuel en considérant les mouvements de biomasse montre que l'anse du Paurel et la berge de Fitou sont des zones où d'importantes quantités de biomasse sont produites. Ces zones correspondent aux endroits où l'on trouve massivement *V. aegagropila* aujourd'hui. De plus, les zones ouest de l'étang (sous les vents dominants) semblent être plus favorables à l'accumulation de la biomasse. Les zones exposées au vent et au courant ne permettent pas à la forme libre de *V. aegagropila* de s'implanter. Finalement, en croisant une carte de la capacité annuelle de croissance de l'algue (selon les conditions environnementales rencontrées) avec les zones où les algues sont transportées au cours de l'année, on obtient la distribution actuelle de la population. On peut alors penser que les processus de transport des algues (verticaux et horizontaux) permettent à la population de *V. aegagropila* d'être disséminée dans le milieu en fonction des caractéristiques du bassin et au gré des conditions hydrodynamiques. Par la suite, seules les zones favorables à la croissance seront colonisées. Enfin, lorsque la population a colonisé l'ensemble de ces zones, les processus de transports interviendraient plutôt comme des processus de régulation de la population, la mortalité des algues qui augmentant par l'échouage d'individus sur les berges ou par surdensité.

► **Dynamique de la population actuelle et prévisionnelle**

La distribution de la croissance potentielle simulée de *V. aegagropila* dans le bassin de Leucate est comparable à celle de la répartition de biomasse actuellement observée. Ainsi, la population de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate pourrait actuellement occuper la majorité des zones où elle peut être transportée et qui sont favorables à son développement. Les fortes densités de *V. aegagropila* peuvent coloniser l'espace de l'herbier à zostère (notamment en occupant le milieu dans une fenêtre

temporelle courte printannière et avoir de fort taux de croissance à ce moment là, Figure V-22, p 164), mais nous avons vu que la dynamique de l'algue est fortement liée à celle de l'herbier. Si l'herbier était moins dense, le taux de mortalité de *V. aegagropila* par échouage pourrait être plus élevé. La production de biomasse annuelle de cette algue dépend des apports nutritifs hivernaux liés à la pluviométrie sur cette période. L'algue reconstitue d'importants stocks d'azote et de phosphore au cours de l'hiver qui serviront à une augmentation de biomasse le printemps suivant. Pour le bassin sud, il est peu probable que *V. aegagropila* s'implante dans l'important herbier à zostère de la partie ouest du bassin de Salses. En effet, la capacité de croissance de l'algue dans ce bassin est plus faible que dans le bassin de Leucate et les algues y sont rarement transportées. Seuls les violents vents de Tramontane peuvent déplacer des algues dans la partie sud le long de la berge ouest de la lagune (observations personnelles, Photo II-6, p 43). Cependant l'importante présence d'ulves et d'algues opportunistes à la sortie de l'anse de la Roquette agit comme une barrière protégeant ainsi l'herbier de la partie sud. Si l'implantation massive de *V. aegagropila* est peu probable au vu de ce travail, une surveillance de l'herbier à zostère de la partie sud permettant de vérifier la stabilité spatiale de la population de l'algue est à envisager. Dans la partie nord de l'étang, il est important de limiter les apports nutritifs à proximité des zones à dominance de *V. aegagropila* afin de ne pas augmenter significativement ses capacités de croissance. Il n'est pas évident que d'autres algues (plus opportunistes à taux de croissance plus forts) prennent rapidement le dessus sur la population de *V. aegagropila* s'il y avait une plus grande disponibilité en sels nutritifs. N'oublions pas que la quantité de biomasse produite de *V. aegagropila* au cours d'une année est principalement contrôlée par la mise en réserve de stocks en phosphore et en azote au cours de l'hiver, et donc à la disponibilité en nutriments dans l'eau au cours de l'hiver.

► Remarques, critiques et limites de ce travail

Dans nos régions, comparativement à la mer, les lagunes sont des milieux où il existe de fortes variations des paramètres physico-chimiques au cours de l'année (température, lumière, salinité). Les effets de la salinité sur la croissance, la flottabilité de l'algue, sur la photosynthèse ou encore sur l'absorption des sels nutritifs n'ont pas été abordés dans ce travail. L'ensemble de ces effets de la salinité sur les processus pris en compte, peut avoir une influence non négligeable sur la dynamique de la population de l'algue. Nous avons pu également voir la limite de nos expérimentations au niveau de la température. Nous n'avons pas pu expérimenter l'effet des fortes températures (>26°C) sur les productions photosynthétiques et la croissance de l'algue avec le matériel disponible.

Si le modèle construit a pu révéler certains fonctionnements du système sous l'action des forçages environnementaux considérés, il n'a pas permis d'estimer des phénomènes existants des échelles de temps courtes (journées). Le modèle 0D sur la flottabilité n'a pu être validé avec des observations de terrain. Ce travail a montré la difficulté mais également la nécessité de bien paramétrer ce processus pour la dynamique de la population de *V. aegagropila*. C'est essentiellement la perte de flottabilité qui pose un réel problème expérimental et de paramétrisation. Une meilleure description de ce processus pourrait

améliorer la validité des simulations. Dans le milieu, de nombreux facteurs peuvent empêcher une algue de flotter. Ces processus peuvent être très hétérogènes. De plus, nous n'avons pas apporté dans ce travail, d'informations sur le fonctionnement et le rôle réel du processus de fragmentation. De meilleures connaissances sur les processus de fragmentation et de flottabilité sont à acquérir et pourraient être utilisées dans une autre approche de modélisation. En effet, la variabilité individuelle des individus (état physiologique, taille, réserves en azote et en phosphore), les processus stochastiques tel que la fragmentation pourraient être intégrés dans un modèle Lagrangien pour étudier les trajectoires des algues et la dynamique de la population. Le modèle Eulérien dans une même case de la grille ne peut traduire cette variabilité individuelle des individus. Les équations aux dérivées partielles d'advection-diffusion n'est également pas adéquate pour décrire le mouvement d'objet particulière comme les algues. Cette méthode oblige d'advecter-diffuser avec les courants toutes les variables propres aux algues (comme dans notre cas les quotas en azote et en phosphore) ce qui a pour effet de tamponner les variabilités individuelles des algues à un même instant.

► Perspectives et nouvelles pistes de recherches

Sur un plan plus large, il serait intéressant de ne plus se limiter à la dynamique de la population de *V. aegagropila*, mais aussi de construire un modèle écologique sur la lagune de Salses-Leucate. Ce modèle ambitieux utiliserait les travaux de Plus (2001) pour simuler la dynamique des zostères, les travaux de Coffaro et Bocci (1997) pour le compartiment algues vertes, ce travail pour le compartiment *V. aegagropila*, les travaux de Chapelle *et al* (2000) pour le compartiment phytoplanctonique, les travaux de Bec (2005) pour le compartiment picoplancton, nanoplancton et microzooplancton et l'ensemble des variables biogéochimiques (cycle de l'azote et du phosphore colonne d'eau et sédiment), oxygène, bactéries et boucle microbienne) ainsi que les données du laboratoire (LER/LR) pour toutes les données d'apports en azote et en phosphore des stations d'épuration et des sources karstiques. Ce modèle global pourrait appréhender les processus de compétition sur la ressource en sels nutritifs, permettre de mieux comprendre le fonctionnement global de la lagune avec la place et le rôle que prend chacun des compartiments dans l'écosystème. Il serait également intéressant de pouvoir étudier avec un tel outil la compétition des macrophytes au travers de l'efficacité des espèces selon leur forme et leur physiologie ainsi que l'adaptation de chaque espèce aux conditions environnementales. Enfin, comme le modèle développé dans ce travail, le modèle global écologique se baserait sur une approche en dérivées partielles et un couplage avec le modèle hydrodynamique MARS 3D.

Toujours sur un plan écologique mais cette fois ci basé sur des d'observations de terrain, il conviendrait d'estimer la réelle influence de la population de *V. aegagropila* sur l'altération biochimique des sédiments, sur la compétition avec l'herbier à zostère pour l'espace et les ressources nutritives et enfin de l'impact sur la faune benthique (indice de diversité, quantité). Cette investigation permettrait de qualifier et quantifier l'impact d'importantes biomasses d'algue sur l'ensemble du compartiment benthique de l'écosystème.

Si ce travail a montré que la population de *V. aegagropila* semble actuellement avoir colonisé l'ensemble des niches qui lui sont favorables, nous avons vu également que des forts épisodes de Tramontane peuvent transporter des algues dans le bassin sud de la lagune. Il semble alors important de surveiller l'herbier de zostère du bassin de Salses afin de détecter éventuellement une implantation d'individus de *V. aegagropila*. Le ramassage de ces individus pourrait alors être entrepris. Par contre dans la partie nord, les fortes biomasses présentes sont difficilement ramassables. Il faudrait mettre au point une technique de ramassage efficace qui n'abîme pas les fonds. Ramasser 50% de la biomasse totale (soit près de 2000 tonnes d'algue fraîche) ne serait pas suffisant puisqu'en une année la biomasse peut doubler (turnover annuel de 1,5).

Au cours de ce travail, un premier contact a été pris avec le Centre d'Etude de Valorisation des Algues à Pleubian. Des premières analyses chimiques sont menées sur des échantillons de *V. aegagropila*, en attendant des recherches plus approfondies. Les algues peuvent être utilisées dans des compléments alimentaires pour animaux, dans des engrais, dans l'agro-alimentaire (algues rouges et brunes principalement) ainsi que dans les cosmétiques (Soteras, 2002). D'autre part, les travaux de Mtolera et Semesi en 1996 ont montré la forte capacité antibactérienne des extraits de *V. aegagropila* sans pouvoir identifier le principe actif.

Enfin un travail sur la génétique de la population pourrait se révéler utile, intéressant, et nécessaire afin de connaître la provenance de *V. aegagropila* dans la lagune de Salses-Leucate. Cette enquête génétique pourrait amener des réponses aux questions suivantes :

- Cette algue a-t-elle été introduite, vient elle des populations de la méditerranée orientale, occidentale, de l'océan Indien ou Pacifique ?
- Cette algue est-elle bien l'algue connue sous le nom de *V. aegagropila* ou bien est-elle issue d'un écotype lagunaire de *V. utricularis* ?
- Existe-il dans la lagune une diversité génétique entre individus qui traduirait l'existence de reproduction sexuée ?

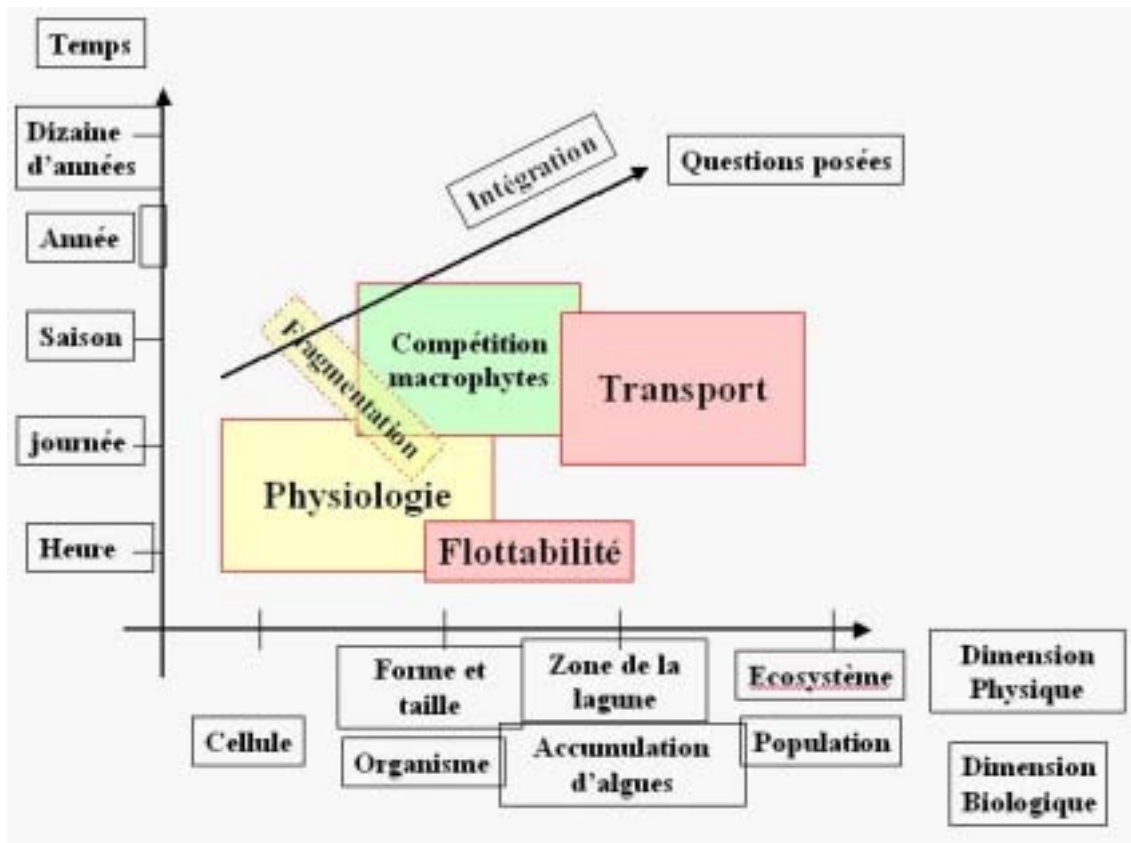


Figure VI-1 : Echelles caractéristiques des processus étudiés dans ce travail

VII. Bibliographie & Tables

VII.1. Bibliographie

- [1]. Abbayes H., Chadefaud M., Feldman J., Ferré Y., Gaussen H., Grassé P.P., Prévot A.R., 1978. Précis de botanique, édition Masson, 719 p.
- [2]. Aberg P., 1992 (a). A demographic study of two population of the seaweed *Ascophyllum nodosum* . Ecology, 73: 1473-1487.
- [3]. Aberg P., 1992 (b). Size-based demography of the seaweed *Ascophyllum nodosum* . in stochastic environments. Ecology, 73: 1488-1501.
- [4]. Abbott I.A., Huisman J.M., 2004. Marine green and brown algae of the Hawaiian Islands. Honolulu: Bishop Museum Press, 259 p.
- [5]. Agardh C.A., 1823. Species algarum. Lund, Sweden, 1: 399-531.
- [6]. Agostini S., Capiomont A., 2003. Distribution and estimation of basal area coverage of subtidal seagrass meadows in a Mediterranean coastal lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 56 (5-6): 1021-1028.
- [7]. Aleem A., 1993. Marine algae of Alexandria. Alexandria: Privately published, 135 p.
- [8]. Aminot A., Chaussepied M., 1983. Manuel des analyses chimique en milieu marin. CNEXO Brest.
- [9]. Ang P.O., Wreede R.E., 1990. Matrix models for algal life history stages. Marine Ecology Progress Series, 59: 171-181.
- [10]. Anonyme, 1980(a). Ecologie de l'étang de Salses-Leucate en 1980. Rapport du laboratoire ARAG, Banyuls sur mer, 30p.
- [11]. Anonyme, 1980(b). Rapport sur le phénomène des "eaux brunes" dans l'étang de Salses-Leucate. Rapport *ISTPM* et laboratoire Arago, 19p.
- [12]. Anonyme, 1982. Commune de Barcarès - épuration des eaux usées. Impact du rejet des effluents sur le milieu récepteur : suivi écologique. Rapport étude BCEOM-SMNLR, 22p.
- [13]. Anonyme., 1984(a). Etang côtier du Languedoc-Roussillon – vol 1- situation actuelle –C.E.E.- programme,méditerranée intégré – Enquête préparatoire. CEPRALMAR Languedoc-Roussillon, Fiom secrétariat d'état de la mer, 297p.
- [14]. Anonyme, 1984(b). Etang de Salses-Leucate. Etude courantologique, échanges d'eau avec la mer. Rapport BCEOM pour la DATAR, 76p.

-
- [15]. Ascencio E., 1984. Aspects climatologiques des départements de la région Languedoc-Roussillon. Ministère des Transports (direction météorologie), Monographie 4 Boulogne, 94p.
- [16]. Atkinson M.J., Smith S.V., 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnology and Oceanography*, 28:568-574.
- [17]. Bakker Freek T., Olsen Jeanine L., Stam Wytze T., Van Den Hoek C., 1994. The Cladophora Complex, Chlorophyta: New Views Based on 185 rRNA Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3 (4): 365-382.
- [18]. Ballesteros E., Martin D., Uriz M.J., 1992. Biological activity in mediterranean macrophytes. *Botanica Marina*, 35: 481-485.
- [19]. Bec B., 2005. Dynamique du picophytoplancton dans les lagunes méditerranéennes du Languedoc-Roussillon et de Corse. Thèse de Doctorat, Université de Toulouse III, 207p.
- [20]. Belsher T., Boudouresque C.F., Lauret M., Riouall R., 1984. L'invasion de l'étang de Thau (France) par la grande Pheophyceae *Sargassum muticum*. *Rapp. Commis. Internat. Explor. Sci. Mer Médit.*, 30(4) : 33-36.
- [21]. Belsher T., Meinesz A., 1995. Deep-water dispersal of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *Aquatic Botany*, 51(1-2): 163-169.
- [22]. Bendoricchio G., Coffaro G., Di Luzio M., 1993. Modelling the photosynthetic efficiency for *Ulva rigida* growth. *Ecological Modelling*, 67: 221-232.
- [23]. Ben Maiz N., Boudouresque C.F., Quahchi F., 1987. Inventaire des algues et phanérogames marines benthiques de la Tunisie. *Giornale Botanico Italiano*, 121: 259-304.
- [24]. Bernard O., Gouze J.L., 1995. Transient behavior of biological loop models with application to the Droop model. *Mathematical Biosciences*, 127 (1): 19-43.
- [25]. Bernard O., Sciandra A., Sallet G., 2001. A non-linear software sensor to monitor the internal nitrogen quota of phytoplanktonic cells. *Oceanologica Acta*, 24: 435-442.
- [26]. Børgesen F., 1940. Some marine algae from Mauritius. I. Chlorophyceae. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser*, 15(4): 81 p.
- [27]. Bottalico A., 1999. Biologia di due specie mediterranee del genere VALONIA C. AGARDH, chlorophyta, chladophorophyceae. Thèse de Doctorat, 150p.
- [28]. Boudouresque C.F., 1984. Inventaire des algues marines benthiques dans les pyrénées orientales, Méditerranée (France). *Vie et Milieu*, 34: 41-59.

-
- [29]. Boudouresque C.F., Verlaque M., 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 32-38.
- [30]. Boutière H., De Bovée F., Dellile D., Fiala M., Gros C., Jacques G., Knoepffler M., Labat J.P., Panouse M., Soyer J., 1982. Effet d'une crise dystrophique dans l'étang de Salses-Leucate. *Océanologica Acta*, n° sp:231-242.
- [31]. Calado G., Duarte P., 2000. Modelling growth of *Ruppia cirrhosa*. *Aquatic Botany*, 68: 29-44.
- [32]. Campbell S.J., 1999. Uptake of ammonium by four species of macroalgae in Port Philip Bay, Victoria, Australia. *Journal of Marine Freshwater Research*, 50: 515-520.
- [33]. Carpenter R.C., 1990. Competition among marine macroalgae: a physiological perspective. *Journal of Phycology*, 26: 6-12.
- [34]. Carlton T.J., Geller B.J., 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 261: 78-82.
- [35]. Ceccherelli G., Cinelli F., 1999. The role of vegetative fragmentation in dispersal of the invasive alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology Progress Series*, 182: 299-303.
- [36]. Cépralmar., 2000. Bilan écologique et diagnostic de l'étang de Salses-Leucate. Rapport contrat pour l'étang de Salses-Leucate, volet II.B, 100p.
- [37]. Cerco C.F., Noel M.R., Tillman D.H., 2004. A practical application of Droop nutrient kinetics (WR 1883). *Water Research* 38 (20): 4446-4454.
- [38]. Cesmat L., 2002. Application du modèle hydrodynamique MARS 3D sur la lagune de Leucate. Rapport de DEA, Université de Marseille II, 35p.
- [39]. Chanzy H., Henrissat B., 1983. Electron microscopy study of the enzymic hydrolysis of *Valonia* cellulose. *Carbohydrate Polymers*, 33: 161-173.
- [40]. Chanzy H., Henrissat B., Vuong R., Schulein M., 1983. The action of 1,4-[beta]-D-glucan cellobiohydrolase on *Valonia* cellulose microcrystals: An electron microscopic study. *FEBS Letters*, 153 (1): 113-118.
- [41]. Chanzy H., Henrissat B., 1985. Unidirectional degradation of *Valonia* cellulose microcrystals subjected to cellulase action. *FEBS Letters*, 184 (2): 285-288.
- [42]. Chapelle A., Lazure P., Souchu P., 2001. Modélisation numérique des crises anoxiques (malaïgues) dans la lagune de Thau (France). *Océanologica Acta*, 24 : 87-97.

-
- [43]. Chapelle A., Menesguen A., Deslous-Paoli J.M., Souchu P., Mazouni N., Vaquer A., Millet B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling*, 127: 161-181.
- [44]. Clanzig S., 1987. Inventaire des invertébrés d'une lagune méditerranéenne des côtes de France, biocénose et confinement : l'étang de Salses-Leucate (Roussillon). Thèse de doctorat, Ecole pratique des hautes études Sciences de la vie et de la terre, 460p.
- [45]. Clanzig S., 1989. Pressions environnementales s'exerçant sur l'étang de Leucate : état des lieux. *Bulletin A.I.L.*, 30p.
- [46]. Coffaro G., Sfriso A., 1997. Simulation model of *Ulva rigida* growth in shallow water of the lagoon of Venice. *Ecological Modelling*, 102: 55-66.
- [47]. Coffaro G., Bocci M., 1997. Resources competition between *Ulva rigida* and *Zostera marina* a quantitative approach applied to the lagoon of Venice. *Ecological Modelling*, 102: 81-95.
- [48]. Cohen I., Neori A., 1991. *Ulva lactuca* biofilters for Marine Fishpond Effluents, Ammonia Uptake Kinetics and Nitrogen Content. *Botanica Marina*, 34: 475-482.
- [49]. Cohen I., Risa A., Fong P., 2004. Nitrogen uptake and assimilation in *Enteromorpha intestinalis*, L. Link, Chlorophyta: using ¹⁵N to determine preference during simultaneous pulses of nitrate and ammonium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 309 (1): 67-77.
- [50]. Coquillard P., Hill D., 1997. Modélisation et simulation d'écosystèmes: Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Edition Masson, 273p.
- [51]. Cosby B.J., Hornberger G.M., 1984. Identification of photosynthesis-light models for aquatic systems. *Ecological Modelling*, 23: 1-24.
- [52]. Cugier P., Menesguen A., Guillaud J.F., 2005. Three-dimensional 3D ecological modelling of the Bay of Seine English Channel, France. *Journal of Sea Research*, 54 (1): 104-124.
- [53]. Davis F.R., 1981. Electrical Properties of the Plasmalemma and Tonoplast in *Valonia ventricosa*. *Plant Physiology*, 67:825-831.
- [54]. Dilorenzo J.L., 1988. The overtide and filtering response on small inlet/bay systems. *Lecture Notes on Coastal and Estuarine studies*, 29: 24-53.
- [55]. Drago M., Cescon B., Loveniti L., 2001. A three-dimensional numerical model for eutrophication and pollutant transport. *Ecological Modelling*, 145 (1): 17-34.
- [56]. Droop M.R., 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*, 9: 264-272.

-
- [57]. Duarte P., Ferreira J.G., 1997. A model for the simulation of macroalgal population dynamics and productivity. *Ecological Modelling*, 98: 199-214.
- [58]. Duarte C.M., 1992. Nutrient concentration of aquatic plants :patterns across species. *Limnology and Oceanography*, 37: 882-889.
- [59]. Dupré N., 2003. Les apports des bassins versant en relation avec l'état d'eutrophisation des lagunes du Languedoc-Roussillon. Application à l'étang de l'Or. Rapport de DESS, Université de Montpellier II, 150p.
- [60]. Dupré N., 2002. Rôle des rejets des stations d'épuration dans l'eutrophisation des lagunes du Languedoc-Roussillon. Exemple du complexe palavasien. Rapport de stage de DES, Université de Montpellier 2, 201p.
- [61]. Dy D.T., Yap H.T, 2001. Surge ammonium uptake of the cultured seaweed, *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty (Rhodophyta: Gigartinales). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 265(1): 89-100.
- [62]. Eggert A., Van Hasselt P.M., Breeman A.M., 2003(a). Differences in thermal acclimation of chloroplast functioning in two ecotypes of *Valonia utricularis*, Chlorophyta. *European Journal of Phycology*, 38 (2): 123-131.
- [63]. Eggert A., Burger E.M.A., Breeman M., 2003(b). Ecotypic differentiation in thermal traits in the tropical to warm temperate green macrophyte *Valonia utricularis*. *Botanica Marina*, 46: 69-81.
- [64]. Eilers P.H.C, Peeters J.C.H., 1988. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling*, 42 : 199-215.
- [65]. Fasham M.J.R., Ducklow H.W., McKelvie S.M., 1990. A nitrogen based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48: 591-639.
- [66]. Feldmann G., 1953. Contribution à l'étude biologique des étangs méditerranéens, la végétation de Salses-Leucate(rive Sud). *Vie et Milieu*, 4(4) :685-700.
- [67]. Ferreira F.G., Ramos L., 1989. A model for the estimation of annual production rates of macrophytes algae. *Aquatic Botany*, 33: 53-70.
- [68]. Fiandrino A., Martin Y., Got P., Bonnefont J.L., Troussellier M., 2003. Bacterial contamination of Mediterranean coastal seawater as affected by riverine inputs: simulation approach applied to a shellfish breeding area (Thau lagoon, France). *Water Research*, 37(8): 1711-1722.
- [69]. Furnari G., Cormaci M., Serio D., 1999. Catalogue of the benthic marine macroalgae of the Italian coast of the Adriatic Sea. *Boccone*, 12: 1-214.

-
- [70]. Furnari G., Giaccone G., Cormaci M., Alongi G., Serio D., 2003. Biodiversita marina delle coste Italiane : Cataloo del macrofitobenthos. Societ Italiana di Biologia Marina, 10 (1) : 1-483.
- [71]. Gadel F., Buscail R., Monaco A., 1984. Aspects sédimentaologiques et géochimiques de quelques lagunes du Languedoc-Roussillon (Golfe du Lion). Vie et Milieu, 34(4):161-172.
- [72]. Gallardo T., Gomez Garreta A., Ribera M.A., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G., Boudouresque C.F., 1993. Check-list of Mediterranean Seaweeds. Botanica Marina, 36: 399-421.
- [73]. Gallardo T., Gómez Garreta A., Ribera M.A., Alvarez M., Conde F., 1985. A preliminary checklist of Iberian benthic marine algae, Madrid: Real Jardín Botánico, 83 p.
- [74]. Ganesan E.K., 1990. A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela. Caracas: Fondo Editorial Conicit, 237 p.
- [75]. Giaccone G., 1974. Lineamenti della vegetazione lagunare dell'alto adriatico ed evoluzione dell'inquinamento. Boll. Mus. Civ Venezia, 26: 87-98.
- [76]. Gil-Rodríguez M.C., Afonso-Carrillo J., 1980. Catálogo de las algas marinas bentónicas (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta) para el archipiélago Canario. Santa Cruz de Tenerife: Aula de Cultura. Cabildo de Tenerife, 65 p.
- [77]. Glibert P., Capone D.G., 1993. Mineralization and assimilation in aquatic, sediment, and wetland systems. In Kowles, R. & Blackburn, T.H [Eds] Nitrogen isotopic techniques. Academic Press San Diego, 243-272.
- [78]. Gordon D.M., Birch P.B., McComb A.J., 1980. The effect of light, Temperature, and Salinity on photosynthetic rates of an estuarine Chladophora. Botanica Marina, 23: 749-755.
- [79]. Gordon D.M., McComb A.J., 1989. Growth and production of the green alga *Cladophora montagneana* in an eutrophic australian estuary and its interpretation using a computer program. Water Research, 23: 633-645.
- [80]. Gras A.F., Koch M.S., Maden S.M., Christopher J., 2003. Phosphorus uptake kinetics of a dominant tropical seagrass *Thalassia testudinum*. Aquatic Botany, 76 (4): 299-315.
- [81]. Grasshoff K., Kermling K., Ehrhardt M., 1976. Methode of Seawater Analysis. WILEY-VCH.
- [82]. Hader D., Porst M., Lebert M., 2000. On site photosynthetic performance of atlantic green algae. Journal of Photochemistry and Photobiology, 57: 159-168.
- [83]. Haroun R.J., Gil-Rodríguez M.C., Díaz de Castro J., Prud'homme van Reine W.F., 2002. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (central eastern Atlantic Ocean). Botanica Marina, 45(2): 139-169.

-
- [84]. Healey F.P., 1980. Slope of the monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. *Microbiology Ecology*, 5: 281-286.
- [85]. Heidecker M., Wegner L.H., Zimmermann U., 1999. A Patch-Clamp Study of Ion Channels in Protoplasts Prepared from the Marine alga *Valonia utricularis*. *The Journal of Membrane Biology*, 172: 235-247.
- [86]. Heinrich E., 1988. Contribution à l'étude de la capacité biotique de la partie sud de l'étang de Salses-Leucate, Thèse de doctorat, Université de Paris 6, 254p.
- [87]. Heller R., Esnault R., Lance C., 1998. *Physiologie végétale : nutrition*, édition Masson, tome 1 : 323p.
- [88]. Henley W.J., Levasseur G., Franklin L.A, Barry Osmond C., Ramus J., 1991. Photoacclimation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta*, 184: 235-243.
- [89]. Henley W.J., 1992. Growth and photosynthesis of *Ulva rotundata*, Chlorophyta as a function of temperature and square wave irradiance in indoor culture. *Journal of Phycology*, 28: 625-634.
- [90]. Hervé P., 1978. Ichtyofaune comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-Saint-Nazaire et Salses-Leucate. *Ecologie générale et biologie des diverses espèces de poissons*. Thèse de doctorat, Université de Paris 6, 253p.
- [91]. Hervé P., Bruslé J., 1980. L'étang de Salses-Leucate : écologie et ichtyofaune. *Vie et Milieu*, 19 (2c) :275-283.
- [92]. Hill D., Coquillard P., Vaugelas J., Meinesz A., 1998. An algorithmic model for invasive species: Application to *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh development in the northern-western Mediterranean Sea. *Ecological Modelling*, 109: 251-265.
- [93]. Hinshelwood C.N., 1946. Influence of temperature of the growth of bacteria. *The Chemical Kinetics of Bacterial Cell*, 254-277.
- [94]. Huang S.F., 2000. *Seaweeds of Northeastern Taiwan*. Taipei: National Taiwan Museum, 12 : 233 p.
- [95]. Ifremer, 2004. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2003. Rapport RSL-02/2004, 523 p.
- [96]. Ifremer 2003. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2002. Rapport RSL-03/2003, 523 p.
- [97]. Ifremer, 2002. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2001. Rapport RSL-02/2002, 366 p.

-
- [98]. Ifremer, 2001. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2000. Rapport RSL-01/2001, 200 p.
- [99]. Ifremer, Créocéan, Université Montpellier II, 2000. Mise à jour d'indicateurs du niveau d'eutrophisation des lagunes méditerranéennes. Tome 1 et 2. Rapport marché publication n°909851, 412p.
- [100]. Jacques G., Cahet G., Fiala M., Neveux J., Panouse M., 1975. Caractéristiques du milieu pélagique de l'étang de Bages-Sigean et de Salses-Leucate pendant l'été 1974. *Vie et milieu*, 25 (1) : 1-18.
- [101]. Jang S. R.-J., Baglama J., in press. Droop models of nutrient-plankton interaction with intratrophic predation. *Applied Mathematics and Computation* In Press, Corrected Proof.
- [102]. Jassby A., Platt T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21: 540-547.
- [103]. John D.M., Prud'homme van Reine W.F., Lawson G.W., Kostermans T.B., Price J.H., 2004. A taxonomic and geographical catalogue of the seaweeds of the western coast of Africa and adjacent islands. *Beihefte zur Nova HePSigia*, 127: 1-339.
- [104]. Johnson F.H., Eyring H., Stover B.J., 1974. *The theory of rate processes in biology and medicine*. New York, USA: Wiley-interscience, 175-272.
- [105]. Kessler H., 1980. On the selective adsorption of cations in the cell wall of the green alga *Valonia utricularis*. *Helgolander Meeresunters*, 34: 151-158.
- [106]. Kirst G. O., 1980. $^{14}\text{CO}_2$ -fixation in *Valonia utricularis* subjected to osmotic stress. *Plant Science Letters*, 18 (2): 155-160.
- [107]. Lagdanous H., 1993. Essai de localisation de sources de contamination bactériologique d'un site conchylicole (Etang de Salses-Leucate). Rapport de stage, IUT Perpignan, 52p + annexes.
- [108]. Lagdanous H., Le Bec C., 1997. Lagune de Salses-Leucate. Rapport interne IFREMER, 50 p.
- [109]. Larkum A.W.D., Douglas S.E., Raven J.A., 2002. *Advance in Photosynthetic and Respiration*, edition Kluwer Academic Publishers, vol 14, 479p.
- [110]. Laugier T., 1998. Ecologie de deux phanérogames marines sympatriques *Zostera marina* L. et *Z. noltii* (HORNEM) dans l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse de l'Université de Montpellier II, 162p.
- [111]. Lazure P., 1992. Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique tridimensionnel. *Vie et Milieu*, 42: 137-145.

-
- [112]. Lazure P., Dumas F., coms pers. A 3D hydrodynamical Model for Applications at the Regional Scale (MARS3D). Application to the Bay of Biscay.
- [113]. Leliaert F., Rousseau F., De Revier B., Coppejans E., 2003. Phylogeny of the cladophorophyceae (Chlorophyta) inferred from partial LSU rRNA gene sequences: is the recognition of a separate order Siphonocladales justified? *European Journal of Phycology*, 38: 233-246.
- [114]. Le Pape O., Menesguen A., 1997. Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. *Journal of Marine Systems*, 12(1-4): 171-186.
- [115]. Linda E.G., Lee W., 1996. *Algae*, edition Prentice Hall, 650p.
- [116]. Littler M., Litter S., 1979. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *America Naturalist*, 116: 25-44.
- [117]. Littler M., Littler S., 1985. Ecological, field methods, *Macroalgae hand book of physiological method*, 600p.
- [118]. Littler S., Littler M., 2000. *Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Washington: Offshore Graphics, 542 p.
- [119]. Littler S., Litter M., 2003. *South Pacific Reef Plants. A diver's guide to the plant life of the South Pacific Coral Reefs*. Washington, DC: OffShore Graphics, 331 p.
- [120]. Longo R.L., Giaccone G., Princi M., Tortul V., 1982. Variazioni dell'attività metabolica di alghe marine bentoniche in coltura in presenza di liquami industriali. *Naturalista Sicila*, 4: 61-69.
- [121]. Loubersac L., 1974. La télédétection des radiations infrarouges appliquée à l'étude hydrologique et hydrodynamique de l'étang de Leucate (Roussillon). Centre National pour l'Exploitation des Océans (C.N.E.X.O.): 23 p. + 22 annexes.
- [122]. Luyten P.J., Jones J.E., Proctor R., Tabor A., Tett P., Wild-Allen K., 1999. COHERENS – A Coupled Hydrodynamical-Ecological Model for Regional and Shelf Seas: User Documentation. MUMM Report, Management Unit of the Mathematical Models of the North Sea, 914 p.
- [123]. Magruder W.H., Hunt J.W., 1979. *Seaweeds of Hawaii*. Honolulu, Oriental Publication, 116 p.
- [124]. Martin R., 1978. Evolution holocène et actuelle des conditions de sédimentation dans le milieu lagunaire de Salses-Leucate. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, 210p.
- [125]. Martins I., Marques J.C., 2002. A model for the growth of Opportunistic Macroalgae, *Enteromorpha sp* in Tidal Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55: 247-257.

- [126]. Marx-Figini M., 1969. Untersuchungen zur biosynthese der cellulose in der alge valonia*1: Studies of the biosynthesis of cellulose in the algae *Valonia*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 177 (1): 27-34.
- [127]. Marzano N.C., Liaci L.S., Fianchini A., Gravina F., Mercurio M., Corriero G., 2003. Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic Sea). *Oceanologica Acta*, 26: 57-66.
- [128]. McGlathery K.J., Krause-Jensen D., Rysgaard S.C, Bondo P., 1997. Patterns of ammonium uptake within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum*. *Aquatic Botany*, 59 (1-2): 99-115.
- [129]. Menendez M., Sanchez A., 1998. Seasonal variations in P-I responses of *Chara hispida* L. and *Potamogeton pectinatus* L. from stream mediterranean ponds. *Aquatic Botany*, 61: 1-15.
- [130]. Menzel D.W., Corwin N., 1965. The measurement of total phosphorus in sea water on the liberation of organically bound fraction by persulfate oxidation. *Limnol.Oceanogre*.
- [131]. Millet B., 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Ecothau). *Oceanologica Acta*, 12: 37-46.
- [132]. Mimietz S., Heidecker M., Krohne G., Wegner L.H., Zimmermann U., 2003. Impact of hypoosmotic challenges on spongy of the cytoplasm of the giant marine alga: *Valonia utricularis*. *Protoplasm*, 222: 117-128.
- [133]. Moline M.A., Schofield O., Boucher N.P., 1998. Photosynthetic parameters and empirical modelling of primary production: a case study on the Antarctic Peninsula shelf. *Antarctic Science*, 10: 45-54.
- [134]. Mtolera M.S.P., Semesi A.K., 1996. Antimicrobial activity of extracts from six green algae from Tanzania. *Marine Botanical Research in the East African Region*, 211-217.
- [135]. 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 eutrophic coastal lagoon, Sacca di Goro, Po river Delta, Italy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 269: 65-83.
- [136]. N'Yeurt R., South G., Keats W., 1996. A revised checklist of the benthic marine algae of the Fiji Islands, South Pacific (including the island of Rotuma). *Micronesica*, 29: 49-98.
- [137]. Olsen J.L., West J.A., 1988. Ventricaria, Siphonocladales-Cladophorales complex, *Chlorophyta*, a new genus for *Valonia ventricosa*. *Phycologia*, 27: 103-108.
- [138]. Olsen-Stojkovic J., 1985. A phylogenetic look at genera in the Siphonocladales/cladophorales complex using immunological data. *Proceedings of the Fifth Coral Reef Congress*, 5: 59-62.

-
- [139]. Olsen-Stojkovic J., West J.A., Lowenstein J.M., 1986. Phylogenetics and biogeography in the chladophorales complex, *Cholorophyta*; Some insights from immunological distance data. *Botanica Marina*, 29: 239-249.
- [140]. Pakker H., Breeman A.M., 1996. Temperature responses to tropical to warm-temperate Atlantic seaweeds. II. Evidence for ecotypic differentiation in amphi-Atlantic tropical-Mediterranean species. *Europe journal of phycology*, 31: 133-141.
- [141]. Papenfuss G.F., 1968. A history, catalogue, and bibliography of the Red Sea benthic algae. *Israel Journal of Botany*, 17: 1-118.
- [142]. Payri C., N'Yeurt, A.D.R., Orempuller J., 2000. *Algae of French Polynesia. Algues de Polynésie française*. Tahiti: Au Vent des Iles Editions, 320 p.
- [143]. Peckol P., Demeo-Anderson B., Rivers J., Valiela I., Maldonado M., Yates J., 1994. Growth, nutrient uptake capacities and tissue constituents of the macroalgae *Chladophora vagabunda* and *Gracilaria tikvahiae* related to site-specific nitrogen loading rates. *Marine Biology*, 121: 175-185.
- [144]. Peckol P., Rivers J.S., 1996. Contribution by Macroalgal Mats to Primary Production of the Shallow Embayment Under High and Low Nitrogen-loading Rates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43: 311-325.
- [145]. Pham-Hoàng, H., 1969. Rong biển Việt Nam. *Marine algae of South Vietnam*. pp. (VI +) 558 , 67 + 224 + 88 + 119, 2 figs. Saigon.
- [146]. Phillips J.A., 1997. Algae. In: *Queensland Plants: Names and Distribution*. (Henderson, R.J.F. Eds), pp. 223-240. Indooroopilly, Queensland: Queensland Herbarium, Department of Environment.
- [147]. Phillips J.A., 2002. Algae. In: *Names and distribution of Queensland plants, algae and lichens*. (Henderson, R.J.F. Eds). Brisbane: Queensland Government Environmental Protection Agency, 228-244. p.
- [148]. Pilon J., Santamaria L., 2001. Seasonal acclimatation in the photosynthetic and respiratory temperature responses of three submerged freshwater macrophyte species. *New Physiologist*, 151: 659-670.
- [149]. Plus M., Chapelle A., Menesguen A., Deslous-Paoli J.M., Auby I., 2003. Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow, *Zostera noltii* (Hornem): application to the Thau lagoon, French Mediterranean coast. *Ecological Modelling*, 161 (3): 211-236.
- [150]. Plus M., 2001. Etude et modélisation des populations de macrophytes dans la lagune de Thau, Hérault, France. Thèse de doctorat université de Paris 6, 369p.

-
- [151]. Plus M., Auby I., Verlaque M., Levasseur G., 2005. Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon. *Aquatic Botany*, 81(2): 157-173.
- [152]. Raffaelli D.G., Raven J.A, Poole L.J., 1998. Ecological impact of green macroalgal blooms. *Oceanography and Marine biology*, 36: 97-125.
- [153]. Ratkowsky D.A., Lowry R.K., McMeekin T.A., Stockes A.N., Chandler R.E., 1983. Model for Bacterial Culture Growth Rate Throughout the Entire Biokinetic Temperature Range. *Journal of Bacteriology*, 154: 1222-1226.
- [154]. Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of the sea water. *The sea. Ideas and Observations on Progress*, Wiley, London 26-27 p.
- [155]. Reviere B., 2002. *Biologie et Phylogénétique des algues*, édition Belin, tome1 et 2, 350p.
- [156]. Ribera G., Coloreu M., Rodriguez-Prieto C., Ballesteros E., 1997. Phytobenthic assemblages of Addaia Bay (Menorca, Western Mediterranean): Composition and distribution. *Botanica Marina*, 40: 523-532.
- [157]. Riley G.A., 1956. *Oceanography of Long Island Sound 1952-54. II; Physical oceanography.* Bulletin of the Bingham Oceanographic collection, 15: 15-46.
- [158]. Rindi F., Sartoni G., Cinelli F., 2002. A floristic account of the benthic marine algae of Tuscany (Western Mediterranean Sea). *Nova HePSigia*, 74(1-2): 201-250.
- [159]. Rosso L., Lobry J.R., Flandrois J.P., 1993. An Unexpected Correlation between Cardinal Temperature of Microbial Growth Highlighted by a new Model. *Journal of theoretical Biology*, 162: 447-463.
- [160]. Runcie J.W., Ritchie R.J., Larkum A., 2003. Uptake kinetics and assimilation of inorganic nitrogen by *Catenella nipae* and *Ulva lactuca*. *Aquatic Botany*, 76 (2): 155-174.
- [161]. Sahoo D., Nivedita D., 2001. *Seaweeds of Indian coast*. New Delhi: A.P.H. Publishing, 283 p.
- [162]. Salomensen J., Flindt M.R., Geertz-Hansen O., 1997. Significance of advective transport of *Ulva lactuca* for a biomass budget on a shallow water location. *Ecology Modelling*, 102: 128-132.
- [163]. Salomon J., Lazure P., Breton M., 1989. Modèles de courant côtier, un outil indispensable pour l'aide à la décision de l'aménageur. *Equinoxe*, 27: 4-13.
- [164]. Santamaria L., Van Vierssen W., 1997. Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes: a review. *Aquatic Botany*, 58 (2): 135-150.

-
- [165]. Satge C., 2002. Etude de nouvelles stratégies de valorisation de mono et polysaccharides, Université de Limoges, 300p.
- [166]. Sfriso A., Facca C., Ghetti P.F., 2002. Temporal and spatial changes of macroalgae and phytoplankton in a Mediterranean coastal area: the Venice lagoon as a case study. Marine Environmental Research in Press.
- [167]. Shepherd V.A., Beilby M.J., Bisson M.A., 2004. When is a cell not a cell? A theory relating coenocytic structure to the unusual electrophysiology of *Ventricaria ventricosa* (*Valonia ventricosa*). *Protoplasm*, 223:79-91.
- [168]. Silva P.C., Meñez E.G., Moe R.L., 1987. Catalog of the benthic marine algae of the Philippines. *Smithsonian Contributions to Marine Sciences*, 27: 179 p.
- [169]. Silva P.C., Basson P.W., Moe R.L., 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany*, 79: 1-1259.
- [170]. Simon C., Ar Gall E., Levasseur G., Deslandes E., 1999. Effect of short term variations of salinity and temperature on the photosynthetic response of the red alga *Grateloupia dorypha* from brittany (France). *Botnica marina*, 42: 437-440.
- [171]. Singh S., Jose G. , Chowdary, 1981. Observation on the citology of VALONIA Ginnani. *Phycos*, 20: 65-69.
- [172]. Skelton P.A., South G.R., 2004. New records and notes on marine benthic algae of American Samoa - Chlorophyta & Phaeophyta. *Cryptogamie Algologie*, 25: 291-312.
- [173]. Smith C.M., Walters L.J., 1999. Fragmentation as a strategy for *Caulerpa* species: Fates of fragments and implications for Management of an Invasive Weed. *Marine Ecology*, 20: 307-319.
- [174]. Smith H.L., 1997. The periodically forced Droop model phytoplankton growth in a chemostat. *Journal of Mathematical Biology*, 35: 545-556.
- [175]. Solidoro C., Brando V.E., Dejak C., Franco D., Pastres R., Pecenic G., 1997. Long term simulations of population dynamics of *Ulva r.* in the lagoon of Venice. *Ecological Modelling*, 102: 259-272.
- [176]. Solidoro C., Dejak C., Franco D., Pastres R., Pecenic G., 1995. A model for macroalgae and phytoplankton growth in th Venice lagoon. *Environnement International* 21: 619-626.
- [177]. Soteras G., 2002. Valorisation des macro-algues collectées en bordure des étangs héraultais, étude préliminaire, Rapport d'étude du CEREMHER, 62p.

- [178]. Soto J., Conde F., 1989. Catálogo florístico de las algas bentónicas marinas del litoral de Almería (Sureste de España). *Bot Complutense*, 15: 61-83.
- [179]. South G.R., Skelton P.A., 2003. Catalogue of the marine benthic macroalgae of the Fiji Islands, South Pacific. *Australian Systematic Botany*, 16: 699-758.
- [180]. Stirk W.A., Van Staden J., 1997. Screening of some South African seaweeds for cytokinin-like activity, *South African journal of Botany*, 63 (3):161-164.
- [181]. Sugiyama J., Harada H., Saiki H., 1987. Crystalline morphology of *Valonia macrophysa* cellulose III revealed by direct lattice imaging. *International Journal of Biological Macromolecules*, 9 (3): 122-130.
- [182]. Talarico L., Maranzana G., 2000. Light and adaptive responses in red macroalgae: an overview. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 56(1): 1-11.
- [183]. Taylor W.R., 1930. A synopsis of the marine algae of Brazil. *Revue Algologique*, 5: 1-35.
- [184]. Taylor W.R., 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. The University of Michigan Press, 870 p.
- [185]. Teromitsu Hory, 1994. An illustrated Atlas of the Life History of Algae, green algae. Edition Uchida Rokakuho Publishing, vol 1, 150 p.
- [186]. Thorhaug A., 1971. Temperature effects on *valonia* bioelectric potential*1. *Biochimica et Biophysica Acta BBA – Biomembranes*, 225 (1): 151-158
- [187]. Thibaut T., 2001. Etude fonctionnelle, contrôle et modélisation de l'invasion d'une algue introduite en Méditerranée: *Caulerpa taxifolia*. Thèse de doctorat, Université de Paris 6, 340p.
- [188]. Torres A.; Rico I. Gil, Moacutenica N. Esteves, Joseacute; L., 2004. Nutrient uptake rates by the alien alga *Undaria pinnatifida* Phaeophyta, Nuevo Gulf, Patagonia, Argentina when exposed to diluted sewage effluent. *Hydrobiologia*, 520 (1-3): 1-6.
- [189]. Touchette B.W., Burkholder J.M., 2000. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1-2): 133-167.
- [190]. Trancoso A. R., Saraiva S., Fernandez L., Pina P., Leitao P., Neves R., *in proof*. Modelling macroalgae using a 3D hydrodynamic-ecological model in a shallow, temperate estuary. *Ecological Modelling In Press, Corrected Proof*.
- [191]. Treguer P., Le Corre P., 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'Auto-Analyseur II TECHICON®). Laboratoire d'Océanologie Chimique. Université de Bretagne Occidentale.

-
- [192]. Tseng C.K., 1984. Common Seaweeds of China. Beijing: Science Press.
- [193]. Tusseau M.-H., Lancelot C., Martin J.-M., Tassin B., 1997. 1-D coupled physical-biological model of the northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research II*, 44: 851-880.
- [194]. Verheij E., Prud'homme van Reine W.F., 1993. Seaweeds of the Spermonde Archipelago, SW Sulawesi, Indonesia. *Blumea*, 37: 385-510.
- [195]. Verlaque M., 1994. Inventaire des algues introduites en Méditerranée: origine et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta*, 17: 1-23.
- [196]. Verlaque M., 2000 (a). Checklist of the macroalgae of the Thau lagoon, Hérault, France, a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta*, 24: 29-49.
- [197]. Verlaque M., 2000 (b). Actualisation de la flore macrophytique des étangs de Thau (Hérault) et Salses-Leucate (Aude-Pyrénées orientales): PNEC "lagunes méditerranéennes", thème 1, le compartiment macrophyte. Rapport GIS Posidonie-Ifremer, Marseille, 63p+annexes.
- [198]. Villares R., Carballeira A., 2003. Seasonal variation in the concentrations of nutrients in two green macroalgae and nutrient levels in sediments in the Rias Baixas, NW Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58 (4): 887-900.
- [199]. Villegas L., 1967. Changes in volume and turgor pressure in *Valonia* cells. *Biochimica et Biophysica Acta*, BBA - General Subjects, 136 (3): 590-593.
- [200]. Vlag D.P., 1992. A model for predicting waves and suspended silt concentration in a shallow lake. *Hydrobiologia*, 235/236: 119-131.
- [201]. Wallentinus I., 1984. Comparison of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Marine Biology*, 80: 215-225.
- [202]. Wang J., Benz R., Zimmermann U., 1995. Effects of light and inhibitors of ATP-synthesis on the chloride carrier of the alga *Valonia utricularis*: is the carrier a chloride pump? *Biochimica et Biophysica Acta*, 1233: 185-197.
- [203]. Weykam G., Gomez I., Wiencke C., Iken K., Kloser H., 1996. Photosynthetic characteristics and C:N ratios of macroalgae from King George Island, Antarctica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 204 (1-2): 1-22.
- [204]. Wilke M., 1998. Spatio-temporal dynamics of physico-chemical and chemical factors in the water of a heavily transformed Mediterranean coastal lagoon, the Etang de Salses-Leucate (France). *Vie et Milieu*, 49 (2-3) : 177-191.

-
- [205]. Womersley H.B.S., Bailey A., 1970. Marine algae of the Solomon Islands. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences, 259: 257-352.
- [206]. Yoshida T., Nakajima Y., Nakata Y., 1990. Check-list of marine algae of Japan (revised in 1990). Japanese Journal of Phycology, 38: 269-320.
- [207]. Yoshida T., 1998. Marine algae of Japan.. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing, 22 p.
- [208]. Yoshimori A., Kono T., Iizumi H. 1998. Mathematical models of population dynamics of the kelp *Laminaria religiosa*, with the emphasis on temperature dependance. Fisheries Oceanography, 7: 136-146.
- [209]. Zaldivar J.M., Cattaneo E., Plus M., Murray N., Giordani G., Viaroli P., 2003. Long term simulation of main biological events in a coastal lagoon: Sacca di Goro (Northern Adriatic Coast, Italy). Cont. Shelf Res, 23: 1847-1875.
- [210]. Zwietering M.H., Koos J.T., Hasenack B.E., Wit J.C., Riet K., 1991. Modeling of Bacterial Growth as a Function of Temperature. Applied and Environmental Microbiology, 57: 1094-1101.

VII.2. Liste des figures

Figure II-1 : Différents types morphologiques de lagune	16
Figure II-2 : La lagune de Salses-Leucate, morphologie et bathymétrie	19
Figure II-3 : L'étang de Salses-Leucate et son bassin versant.....	20
Figure II-4 : Rose des vents sur la région de l'étang de Salses-Leucate	21
Figure II-5 : Variations saisonnières et pluriannuelles de la température de l'eau, de la salinité et de la turbidité à la station REPHY Parc Leucate dans la lagune de Salses-Leucate. L'année 2005 est représentée en noir. Les graphes de droite (boîte à moustaches) présentent la distribution statistique de la température de l'eau, de la salinité et de la turbidité sur les dix dernières années (IFREMER, 2005)	22
Figure II-6 : Cycle annuel dans le bassin de Leucate pour l'ammonium, les nitrates et les phosphates, observé en 1998-99 (Cépralmar, 2000).....	23
Figure II-7 : Lagune de Salses-Leucate, pourcentage de 2 types de sédiment de surface en 2004 (Ifremer, 2005).	24
Figure II-8 : Lagune de Salses-Leucate, distribution spatiale de la matière organique, de l'azote et du phosphore total dans les sédiments superficiels en 2004 (Ifremer, 2005).....	26
Figure II-9 : Concentration en chlorophylle (a) dans le bassin de Leucate entre 1995 et 2003 (Données REPHY, Ifremer)	28
Figure II-10 : Répartition des macrophytes dans l'étang de Salses-Leucate en 2004.....	30
Figure II-11 : Biogéographie mondiale de <i>Valonia aegagropila</i> d'après les références reportées ci-dessous :	32
Figure II-12 : Schéma de la structure des vésicules de l'algue, mode de croissance.	34
Figure II-13 : Cycle de reproduction de <i>V. aegagropila</i> (Tiramitsu, 1994).....	38
Figure II-14 : Répartition de la biomasse de <i>V. aegagropila</i> dans la lagune de Salses-Leucate (a) en 1999, (b) en 2004, et (c) évolution entre 1999 et 2004.	40
Figure II-15 : Modèle conceptuel de la dynamique de <i>V. aegagropila</i>	44
Figure III-1 : Exemple d'une courbe de mesures obtenues dans la chambre de réaction	49
Figure III-2 : Rayonnement global entre le 25 avril et le 13 novembre 2003 en micro-moles de photons par seconde et par m ²	60
Figure III-3: Evolution de la température et de la salinité durant l'année 2003 dans l'étang de Salses-Leucate (données REPHY).....	60

Figure III-4 : Forçages appliqués pour l'année 2002-2003: (a) en température. (b) en lumière (1m de fond, coefficient d'absorption=0,5 m ⁻¹). (c) forçage en nutriments dans l'étang de Leucate (nord de l'étang). (d) forçage en nutriments dans l'étang de Salses (sud de l'étang).	64
Figure III-5 : Courbes P/I obtenues en avril (en rouge) et en octobre (en bleu) à différentes températures	67
Figure III-6 : Evolution des paramètres estimés selon la température (P _{max} , I _k , rapport P _{max} /I _k , respiration)	68
Figure III-7 : Modèle de Rosso ajusté aux paramètres P _{max} en fonction de la température	69
Figure III-8 : Taux de croissance (%/j) au cours de l'expérience dans les 4 aquariums	70
Figure III-9 : Evolution des teneurs internes massique en phosphore (% de poids sec) et du taux de croissance dans les aquariums.....	71
Figure III-10 : Evolution des teneurs massique en azote des algues (% de poids sec) et du taux de croissance dans les aquariums.....	72
Figure III-11 : Evolution des teneurs massique en Carbone des algues (% de poids sec) et du taux de croissance dans les Aquariums.....	73
Figure III-12 : Evolution des rapports N/P et C/N dans les tissus des algues des différentes expériences	74
Figure III-13 : Evolution des rapports C/N/P (P=1 unité) pour les aquariums avec apports.....	75
Figure III-14 : Teneur en éléments métalliques dans les algues durant l'expérience des Quotas et dans la population naturelle.....	77
Figure III-15 : Concentration en nitrates dans le milieu au cours de l'expérimentation 1 sur la cinétique d'absorption des nitrates par <i>V. aegagropila</i> : (a) Aquarium 1 à 8 ; (b) Aquarium 9 à 16.....	79
Figure III-16 : (a) Cinétique d'absorption des phosphates ; (b) des nitrates ; (c) de l'ammonium (toutes les observations) (d) de l'ammonium (faibles concentrations seulement).....	80
Figure III-17 : <i>Comparaison des taux de croissance simulés et observés</i>	82
Figure III-18 : Evolution des teneurs en azote	83
Figure III-19 : Evolution des teneurs en carbone	83
Figure III-20 : Evolution des teneurs en phosphore	84
Figure III-21 : Evolution du rapport C/N.....	84
Figure III-22 : Evolution du rapport N/P.....	85
Figure III-23 : Résultats de la simulation du modèle de Droop.....	87

Figure III-24 : Evolution du rapport atomique N/P dans conditions nutritives (Leucate et Salses), dans les tissus des algues (simulation Leucate et simulation Salses) et observée.....	88
Figure IV-1 : Dispositif expérimental pour l'étude du gain de flottabilité.....	98
Figure IV-2 : Grille de calcul sur l'étang de Salses-Leucate à 160m de résolution (à gauche) et à 80m de résolution (à droite)	102
Figure IV-3 : Temps de remonté moyen des algues sous différentes intensités lumineuses (431 observations).....	103
Figure IV-4 : Quantité produite d'O ₂ / g d'algue pour remonter en fonction de la masse de l'algue	104
Figure IV-5 : Distribution des 431 observations de quantité d'oxygène nécessaire pour acquérir la flottabilité	104
Figure IV-6 : Ajustement d'un polynôme de degré 4 sur la distribution cumulée de la Quantité d'oxygène piégée dans les algues pour acquérir une flottabilité positive	105
Figure IV-7 : Distribution moyenne d'algues transportées en taille par secteur.....	106
Figure IV-8 : Flux d'algues observé entre juin 2003 et septembre 2004 dans l'anse du Paurel	106
Figure IV-9 : Observations avec des forts flux de surface et de colonne venant du sud et hodographes de vent (km soufflés) moyennés sur 2 jours avec projection (330°-150°N) et sans projection.	109
Figure IV-10 : Observations avec des forts flux de surface venant du sud et du Nord et hodographes de vent (km soufflés) moyennés sur 2 jours avec projection (330°-150°N) et sans projection.	110
Figure IV-11 : Observations de faibles flux d'algues en périodes estivales et hodographes de vent (km soufflés) moyennés sur 2 jours avec projection (330°-150°N) et sans projection.	111
Figure IV-12 : Circulation au bout de 2h par Tramontane (315°N 15m/s), moyenne sur la verticale (a), au fond (b), à la surface (c)	113
Figure IV-13 : Circulation stationnaire par Tramontane (315°N 15m/s), moyenne sur la verticale (a), au fond (b), à la surface (c)	113
Figure IV-14 : Circulation stationnaire par vents d'est (90°N 15m/s) moyenne sur la verticale (a) ; au fond (b), à la surface (c).....	114
Figure IV-15 : Circulation stationnaire par vent marins de sud est (135°N 15m/s) moyenne sur la verticale (a) ; au fond (b), à la surface (c)	114
Figure IV-16 : Circulation stationnaire par vent de fetch maximal (nord 15m/s) moyenne sur la verticale (a) ; au fond (b), à la surface (c)	115
Figure IV-17 : Courant moyen de fond annuel (en cm/s) (a) 2002-2003 (b) 2003-2004 (c) 2004-2005...	115

Figure IV-18: Courant moyen de surface annuel (en cm/s) (a) 2002-2003 (b) 2003-2004 (c) 2004-2005	116
Figure IV-19 : Energie cinétique turbulente (E_{CT} m^2/s^2) au fond par vent 315N, 15 m/s (a), 315N, 5 m/s (b)	117
Figure IV-20 : Energie cinétique turbulente (E_{CT} en m^2/s^2) au fond par vent 90N, 15 m/s (a), 90N, 5 m/s (b)	117
Figure IV-21 : Comparaison des valeurs simulées et observées (station de parc leucate) de la température dans l'étang entre 2002 et 2005.....	119
Figure IV-22 : Comparaison statistique des valeurs de température observées et simulées.....	119
Figure IV-23 : Température dans l'étang et en mer (Observations REPHY, janvier 2002 -janvier 2005)	119
Figure IV-24 : Exemples de champ de température simulé par le modèle MARS 3D le 29 mai 2004 (a) et le 13 novembre 2004 (b).....	120
Figure IV-25 : Intensité lumineuse de surface (a) comparaison statistique des valeurs de l'intensité de surface simulée et observée (b).....	121
Figure IV-26 : (a) Concentration en Chlorophylle a et en Turbidité (NTU) entre 2002 et 2005 (b) Coefficient d'absorption de la lumière estimé entre 2002 et 2005.....	122
Figure V-1 : Schématisation du modèle couplé physique-biologie	129
Figure V-2 : Forçage en sels nutritifs dans l'étang de Leucate entre 2002 et 2005	133
Figure V-3 : Comparaison entre les simulations des teneurs tissulaires des algues en azote et en phosphore et les observations réalisées des algues de l'anse du Paurel, pour les trois modèles de croissance testés	137
Figure V-4 : Répartition du turnover pour les années 2002, 2003 et 2004 pour les trois modèles de croissance testés	138
Figure V-5: Taux de croissance brut (a) et net (b) simulé pour les trois modèles testés entre janvier 2003 et octobre 2004 (case sub-surface)	139
Figure V-6 : Fonction de limitation de la croissance entre 2002 et 2005 pour la température, l'intensité de lumière, Q_N et Q_P (a) sub-surface, (b) profondeur 2,5m.....	141
Figure V-7 : Répartition de la biomasse (g/m^2) en janvier 2003, en juin 2003 et 2004 et en décembre 2004	145
Figure V-8 : Répartition du turnover annuel (année 2002) avec mouvement de biomasse(a), sans mouvement de biomasse (b)	147
Figure V-9 : Pourcentage d'algue en flottaison au cours de la simulation entre 2002 et 2005.....	148

Figure V-10 : Evolution de la densité moyenne par zone (g/m ²) entre 2002 et 2005 dans le bassin nord et sud pour des profondeurs supérieures à 2m et inférieures à 2m	148
Figure V-11 : Hodographe des vents des années 2002, 2003 et 2004.....	149
Figure V-12 : Comparaison des flux nord et sud de surface simulés (en noir) et observés (en blanc) entre juin 2003 et septembre 2004 en moyennant les flux simulés a) 10 jours avant les observations ; b) 5 jours avant ; c) 2 jours avant.	150
Figure V-13 : Répartition de la biomasse en décembre 2002 pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)	152
Figure V-14 : Répartition de la biomasse en décembre 2004 pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)	153
Figure V-15 : Répartition du turnover annuel (2002-2003) pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)...	155
Figure V-16 : Répartition du turnover tri-annuel (2002-2005) pour les 4 conditions initiales testées (C.I.)	156
Figure V-17 : Densité moyenne d'algues dans le bassin sud et le bassin nord en partie profonde et peu profonde entre (2002-2005)	157
Figure V-18 : Evolution de la biomasse totale entre janvier 2002 et janvier 2005 pour 5 simulations. (Conditions initiales*4 et sans mouvement de la biomasse).....	158
Figure V-19 : Taux de croissance de la biomasse (%/an) de la population d'algues des années 2002, 2003 et 2004 pour les 5 simulations réalisées.....	158
Figure V-20 : Répartition du turnover annuel (2002-2003) (a), et tri-annuel (2002-2005) (b)	159
Figure V-21 : Répartition de la biomasse de <i>V. aegagropila</i> entre 2002 et 2005 avec l'apport de phosphore	160
Figure V-22: Dynamique saisonnière de <i>V.aegagropila</i>	164
Figure V-23 : Dynamique spatiale de <i>V.aegagropila</i>	164
Figure VI-1 : Echelles caractérisitiques des processus étudiés dans ce travail	171
Figure VIII-1 :Concentration en Chlorophylle a (µg/gPS) pour 28 échantillons d'algues prélevées durant juillet 2004.....	203
Figure X-1: <i>Relation taille-poids pour V. aegagropila</i>	223
Figure X-2 :Action possible de molécules antibactériennes sur le développement de bactéries	224
Figure X-3 : Boite de pétri et culture des bactéries (Témoin, sans extrait d'algues)	226
Figure X-4 : Boite de pétri des cultures bactériennes (concentration la plus forte des extraits de l'algue)	227
Figure X-5 : Echogramme au sondeur acoustique 200 KHz sans <i>V. aegagropila</i> (à gauche) et avec <i>V. aegagropila</i> sur le fond (à droite).....	228

Figure X-6 :Evolution de la concentration en carbone organique dissous dans chacun des aquariums au cours de l'expérience	230
Figure XI-1 : Courbe d'étalonnage Absorbance-turbidité pour 3 longueurs d'onde ((a) :Chl a,665nm ;(b) : Chl b,645 nm ;(c) : Chl c, 630 nm).....	232

VII.3. Liste des tableaux

Tableau 1 : Intensité lumineuse au cours de l'expérience.....	48
Tableau 2 : Modèles reliant l'intensité lumineuse à la production photosynthétique	49
Tableau 3 : Modèles de relation entre la croissance ou la production photosynthétique et la température	51
Tableau 4 : Concentrations initiales ajoutées à l'eau de référence pour les cinétiques de chacun des nutriments	55
Tableau 5 : Temps (en minutes) des prélèvements au cours de l'expérience de consommation des nitrates de l'ammonium et des phosphates.....	56
Tableau 6 : Temps des prélèvements au cours de l'expérience de consommation des nitrates (expérience 2) en minutes.....	57
Tableau 7 : Modèle de Michaelis-Menten, vitesse d'absorption d'un substrat X selon la concentration de ce substrat dans le milieu	58
Tableau 8 : Listes des paramètres, des variables et des forçages appliqués au modèle de croissance à quota	63
Tableau 9 : Taux de respiration et paramètres du modèle Michaelien pour les réplicats de toutes les températures testées de.....	65
Tableau 10 : Valeur des paramètres des modèles ajustés aux vitesses d'absorption. V_{max} : vitesse maximale d'absorption ; C_k : concentration de demi-saturation	81
Tableau 11 : Valeurs des paramètres et des forçages utilisés pour la simulation du modèle de Droop	86
Tableau 12 : Comparaison des capacités photosynthétiques d'autres macrophytes avec <i>V. aegagropila</i>	90
Tableau 13: Matrice de corrélation entre les flux Sud et Nord de surface et de colonne (Nombre d'observations égal à 18, valeur significative de corrélation $>0,4$).....	107
Tableau 14 : Matrice de corrélation entre les quantité de vent par secteur sur les 2 derniers jours avant l'échantillonnage et les flux d'algues.	108
Tableau 15 : Listes des paramètres, des variables et des forçages appliqués au modèle de croissance à quota pour le modèle couplé physique-biologie	130
Tableau 16 ; Prise en compte du transport horizontal dans le modèle couplé physique-biologie.....	131
Tableau 17 : Prise en compte de la flottabilité dans le modèle couplé physique-biologie	132
Tableau 18 :Formulation des fonctions de limitation de croissance par l'azote et le phosphore.....	135
Tableau 19 : Paramètres des simulations réalisées pour l'étude de la croissance de <i>V. aegagropila</i> dans la lagune de Leucate entre 2002 et 2005.....	136

Tableau 20 : Paramètres des simulations 1, 2, 3 et 4.....	151
Tableau 21 : Mesures de productions photosynthétiques pour tous les réplicats et tous les éclairagements .	209
Tableau 22 : Paramètres du modèle Michaelien ajusté aux réplicats	210
Tableau 23 : Paramètres des ajustements du modèle de Webb <i>et al.</i>	211
Tableau 24 : Concentrations en nitrates dans les aquariums pour tous les temps de prélèvements (expérimentation1).....	212
Tableau 25 : Concentrations en phosphates pour les aquariums en début et en fin d'expérience (expérimentation1).....	212
Tableau 26 : Concentrations en nitrates dans les aquariums pour tous les temps de prélèvements (expérimentation2).....	213
Tableau 27 : Concentrations en phosphates dans les aquariums pour tous les temps de prélèvements	213
Tableau 28 : Concentrations en nitrates pour les aquariums en début et fin d'expérience.....	214
Tableau 29 : Concentrations en ammonium dans les aquariums pour tout les temps de prélèvements	214
Tableau 30 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 1 (+N, +P)	215
Tableau 31 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 2 (sans apports)	215
Tableau 32 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 3 (+N).....	216
Tableau 33 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 4 (+P).....	216
Tableau 34 : Observations de temps de remonté pour 431 algues de différentes masses et sous différentes intensités lumineuses	218
Tableau 35 : Nombre d'individus de <i>V. aegagropila</i> transportés par la surface du Sud vers le Nord dans l'anse du Paurel.....	220
Tableau 36 : Nombre d'individus de <i>V. aegagropila</i> transportés par la surface du Nord vers le Sud dans l'anse du Paurel.....	220
Tableau 37 : Nombre d'individus de <i>V. aegagropila</i> transportés par la colonne d'eau du Sud vers le Nord dans l'anse du Paurel	220
Tableau 38 : Nombre d'individus de <i>V. aegagropila</i> transportés par la colonne d'eau du Nord vers le Sud dans l'anse du Paurel	221
Tableau 39 : Réponses antibactériennes des extraits de l'algues sur les différentes souches utilisées (+ pas d'inhibition de croissance, ++ inhibition de croissance observée, +++ forte inhibition de croissance)	227

Tableau 40 :Conditions initiales en nutriments et masse d'algue dans chacun des aquariums de l'expérimentation	229
Tableau 41 :Absorption des nitrates et des phosphates par <i>V. aegagropila</i> durant les 2 premières de l'expérience (phase claire)	230
Tableau 42 : Matrice de corrélation entre la quantité de vent par secteur entre les échantillonnages et les flux d'algues.	231
Tableau 43 : Matrice de corrélation entre la quantité de vent par secteur sur les 10 derniers jours avant l'échantillonnage et les flux d'algues.	231
Tableau 44 : Matrice de corrélation entre la quantité de vent par secteur sur les 5 derniers jours avant l'échantillonnage et les flux d'algues.	231
Tableau 46 :Séquence du gène LSU r-ARN pour <i>V. aegagropila</i> et <i>V. utricularis</i> (Leliaert <i>et al.</i> , 2003)	236

VIII. Annexes 1 : Méthodes analytiques

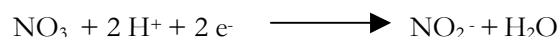
VIII.1. Analyses des sels nutritifs et cinétiques d'absorption par l'algue

Les analyses des nitrates et des phosphates sont réalisées par réaction colorimétrique mesurée à partir d'un auto-analyseur Technicon. L'ammonium est analysé à partir d'un spectromètre dont la réaction colorimétrique est décrit plus loin. L'ensemble de ces méthodes se retrouvent de manière détaillée dans les travaux de Grasshoff *et al* (1976).

VIII.1.1. Méthode de dosage des nitrates

► Principe de dosage des nitrates

La méthode utilisée est fondée sur le dosage des ions nitrites obtenus par réduction quantitative (inf. 95 %) des ions nitrates. On mesure donc en réalité la somme des concentrations des ions NO_2^- et NO_3^- . La réduction s'effectue par passage de l'échantillon sur une colonne de cadmium traité au sulfate de cuivre.

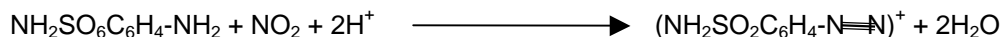


Du point de vue de l'appareil, on utilise deux canaux de l'Auto-Analyseur simultanément. Le canal des nitrites permet de calculer la quantité de nitrites présents dans l'échantillon et le canal des nitrates permet de calculer la somme des concentrations des ions nitrates et nitrites. La concentration des ions nitrate se déduit donc de la différence :

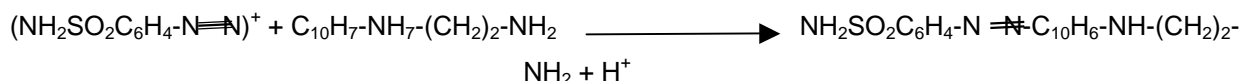
$$\text{NO}_3^- = (\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-) - \text{NO}_2^-$$

► Principe de dosage des nitrites

La méthode utilisée, fondée sur la réaction de Griess, a été appliquée à l'eau de mer par Bendscheinder et Robinson (1952), c'est l'une des plus sensibles et des plus spécifiques pour l'analyse des eaux naturelles. Les ions nitrites forment un diazoïque avec la sulfanilamide en milieu acide (pH inf. 2) selon la réaction :



Puis le diazoïque réagit avec le N_naphtyl-éthylènediamine pour former un colorant :



Le colorant obtenu est rose et absorbe à la longueur d'onde de 543 nm.

► Appareillage

Pour ce dosage on utilise un AutoAnalyseur à flux continu AA3 de Bran + Luebbe selon la méthode d'analyse en flux continu de Tréguer et Le Corre (1975). Les gammes d'analyses sont de 0,1 à 100 $\mu\text{mol/l}$.

► Préparation des échantillons

Les échantillons sont filtrés sur un filtre GF/F 2 microns et peuvent être congelés en attendant les analyses. Un volume de 5 ml est utilisé pour les analyses.

VIII.1.2. *Méthode de dosage des phosphates*

► Principe

La méthode utilisée est celle de Murphy et Riley (1962) (Aminot et Chaussepied, 1983 ; Treguer et Le Corre, 1975) qui est aujourd'hui encore l'une des plus rapides et des plus simples pour le dosage des phosphates dans l'eau de mer.

Les ions phosphate réagissent avec le molybdate d'ammonium, en présence d'antimoine (III), pour former un complexe $(\text{NH}_4)_3[\text{PO}_4(\text{MoO}_3)_{12}]$ que l'on réduit par l'acide ascorbique. Cette forme réduite de coloration bleue a un maximum d'absorption à 885 nm.

► Domaine d'application

Cette méthode permet de travailler dans des gammes de 0,01 à 20 μM . Au delà de ces concentrations, la loi de Beer-Lambert n'est plus suivie. Il faut donc effectuer des dilutions pour les concentrations supérieures à 20 $\mu\text{mol/l}$. Par cette méthode la précision de la mesure est de l'ordre de plus ou moins 2,5 %.

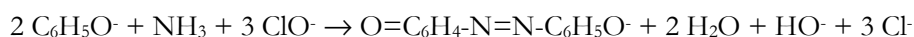
► Appareillage

Pour ce dosage on utilise un AutoAnalyseur à flux continu AA3 de Bran + Luebbe selon la méthode d'analyse en flux continu de Tréguer et Le Corre (1975).

VIII.1.3. *Méthode de dosage de l'ammonium*

En solution, l'azote ammoniacal est présent sous deux formes l'ammoniac NH_3 et l'ion ammonium NH_4^+ dont les proportions relatives sont fonction de la température, du pH et de la salinité. Dans les eaux marines, l'ammonium est prédominant, c'est pourquoi par abus de langage on désigne l'azote ammoniacal par le terme général *ammonium*.

La méthode mesure la totalité de l'azote ammoniacal (N- $\text{NH}_{3,4}$). Il s'agit de la méthode de Koroleff (1969) qui est simple et offre une bonne précision. C'est une application à l'eau de mer de la réaction de Berthelot:



On forme le bleu d'indophénol qui absorbe à 630 nm. La réaction est accélérée par un dérivé du nitroprussiate formé en milieu basique. On remplace l'hypochlorite par le dichloroisocyanurate de potassium ($\text{K}_3\text{C}_3\text{N}_3\text{O}_3\text{Cl}_2$) pour éviter d'avoir à titrer l'hypochlorite à chaque analyse. De plus, étant donné le pH élevé de la réaction, on évite la précipitation des ions alcalinoterreux de l'eau par complexation avec du citrate trisodique ($\text{COONa-COH-(CH}_2\text{COONa)}_2$).

On utilise un spectrophotomètre d'absorption moléculaire Milton-Roy spectronic 1201 pouvant accepter des cuves de 10 cm de trajet optique. On utilise de telles cuves pour des concentrations très faibles pour lesquelles les cuves de 1 cm n'offrent plus la précision nécessaire.

VIII.2. Mesures des teneurs tissulaires en C/N/P

VIII.2.1. Analyses C/N

Pour l'azote et le carbone total, l'analyse a pu être réalisée sur un analyseur élémentaire LECO CN 2000. Le principe général de l'analyse du carbone et de l'azote consiste à effectuer un dosage après combustion totale sèche de la matière organique dans un four chauffé à 1100°C sous un courant d'oxygène pur. La combustion de la matière entraîne la transformation des formes organiques et inorganiques de carbones contenues dans l'échantillon en CO et CO₂ et en N₂ pour l'azote. La méthode d'analyse comprend une pesée, une décarbonatation acide (mesure du carbone organique) et l'analyse proprement dite.

Pesée :

Pour chaque échantillon environ 300 mg de matière sèche sont pesés et placés dans des coupelles en nickel.

Décarbonatation :

Quelques gouttes d'acide sulfurique (2N) sont placées sur les échantillons dans les coupelles. Le but est d'éliminer le carbone inorganique.

Analyses :

Les gaz produits par la combustion passent ensuite au travers d'un réseau de filtration comprenant un piège à poussière, un piège à soufre et à chlore et un piège à catalyse qui transforme du CO en CO₂ et toutes les formes d'azote en N₂. Le CO₂ est analysé quantitativement par un détecteur infrarouge. L'azote est analysé quantitativement par conduction thermique (catharomètre). La précision de mesure est estimée à 0,3% avec le LECO CN 2000.

VIII.2.2. Analyses P

Deux méthodes ont été utilisées pour déterminer les teneurs en phosphores dans les algues.

► Première méthode utilisée

Les analyses des teneurs tissulaires en phosphore ont été réalisées au laboratoire du LER/LR. Le principe est de minéraliser le phosphore organique de l'algue avec une oxydation à chaud sous pression. La méthode utilisée est celle de Menzel et Corwin (1965).

10 mg de poudre des échantillons sont pesés et sont placés dans un flacon en téflon. 20 ml d'eau déminéralisée et 2ml d'une solution contenant de la soude et du persulfate de sodium (transformant le phosphore organique en phosphates) sont ajoutés. La transformation se fait dans l'autoclave à 2 bars et

120°C. Les rendements d'oxydation du phosphore sont efficaces, puisque après des tests plus de 95% du phosphore organique est oxydé. Après l'oxydation, les phosphates sont analysés à l'aide d'un auto-analyseur Technicon. La quantité de phosphore dans les 10 mg pesés est obtenu à partir de la concentration mesurée à l'auto-analyseur., d'où la déduction de la teneur dans l'échantillon initial.

► **Deuxième méthode utilisée**

En éliminant la matière organique et la silice des échantillons, cette méthode permet de mettre en solution, en vue de leur dosage, des éléments minéraux tels que P, K, Ca, Mg, Na, B, Cu, Fe, Zn, Mn, Al, Ni, Cr, Mo, Cd, Pb, Co. Elle s'applique à toutes matrices végétales et environnementales.

500 mg de matériel végétal préalablement séché, sont introduits dans une capsule en platine. La capsule est placée dans un four dont la température est augmentée progressivement jusqu'à 500°C et qui est ainsi maintenue pendant 2 heures. Un pallier est effectué aux alentours de 200°C jusqu'à la fin du dégagement de fumées. Après refroidissement, les cendres sont humectées avec quelques gouttes d'eau puis on ajoute 2ml de HCl au 1/2 . On évapore à sec sur plaque chauffante. Après avoir ajouté 2ml de HCl au 1/2, on laisse en contact 10 minutes et on filtre dans des fioles jaugées de 50ml. Le filtre contenant le résidu est alors calciné à 500°C. De l'acide fluorhydrique est ajouté sur les cendres puis évaporé sur plaque chauffante, la silice contenue dans les cendres est volatilisée sous forme de SiF₆. Le résidu est repris par 1ml de HCl 6N puis filtré dans la même fiole de 50ml. Après avoir ajusté au trait de jauge puis homogénéisé par agitation manuelle, les solutions sont transvasées dans des godets préalablement rincés avec la solution et sur lequel le numéro de l'échantillon est inscrit.

La mesure est faite par spectrométrie d'émission plasma I.C.P. VARIAN-VISTA. Lorsque les échantillons sont mis en solution selon la procédure de minéralisation par voie sèche, les solutions sont prêtes à analyser par spectrométrie d'émission plasma à couplage inductif (ICP). Le spectromètre, de marque Varian Vista, est équipé du détecteur CCD (Coupled Charge Device) qui autorise la détermination simultanée, à plusieurs longueurs d'ondes, de tous les éléments de la classification périodique des éléments à l'exception des corps gazeux. Cet appareil permet l'analyse rétrospective des résultats. Les dosages sont effectués en réalisant un étalonnage qui respecte les conditions du milieu analysé : matrice, acidité. Les calculs sont effectués par interpolation par rapport à la gamme d'étalonnage. La validation des résultats analytiques repose sur l'analyse d'échantillons de référence internes, baptisés témoins, dont la teneur en éléments minéraux est connue. Ces témoins sont introduits à raison de 1 pour 20 échantillons dans les grandes séries. Un témoin au minimum est incorporé lorsque le nombre d'échantillons est inférieur à 20. Les références suivent rigoureusement le même cheminement analytique que les échantillons.

VIII.3. Teneur pigmentaire de la population naturelle

► Variabilité inter-individu

Les mesures ont été réalisées à partir des protocoles existant pour la mesure de la chlorophylle a pour le plancton (Aminot *et al.*, 1983). La quantité de Chlorophylle a est standardisé par rapport à la masse d'algue utilisée au lieu du volume d'eau filtrée pour le plancton. Les concentrations pigmentaires mesurées ont des valeurs de 29 à 200 $\mu\text{g/g PS}$. La moyenne est 106 $\mu\text{g/g PS}$ et l'écart type est de 50 $\mu\text{g/g PS}$. Il apparaît une forte variabilité bien que les algues aient été prélevées à la même période. Cette forte variabilité s'exprime au sein même d'un individu. Les thalles jeunes (localisés proche de la surface de la sphère que représente un individu) contiennent une plus grande quantité de pigments. Au contraire les thalles à l'intérieur de l'individu sont dépigmentés.

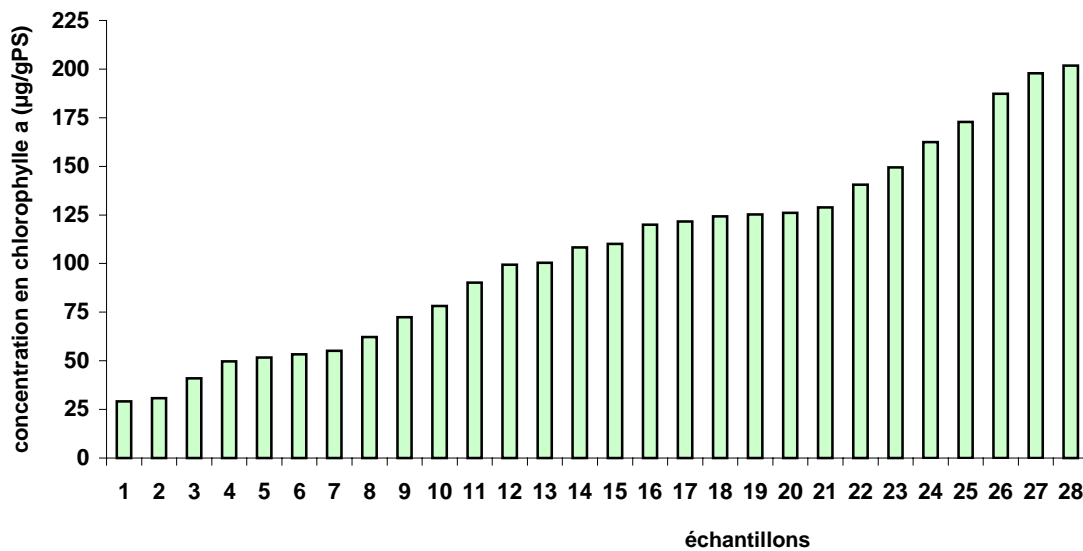


Figure VIII-1 : Concentration en Chlorophylle a ($\mu\text{g/gPS}$) pour 28 échantillons d'algues prélevées durant juillet 2004.

► Variabilité temporelle

La forte variabilité de la concentration en Chlorophylle a ($\pm 50 \mu\text{g/gPS}$) au sein même d'un individu ne permet pas d'étudier ou d'identifier des tendances saisonnières de la concentration en Chl a au sein de la population naturelle de *V. aegagropila*.

VIII.4. Modèle hydrodynamique MARS 3D

L'équation de Navier-Stokes est présentée de manière générale (Équation 7) puis développée dans un repère cartésien (Équation 11) avec un changement de variable sur la verticale (Équation 8).

Les termes F_x et F_y ainsi que π_x et π_y sont respectivement les termes de frictions horizontales (opérateur de diffusion turbulente horizontale, terme non linéaire) suivant les axes Ox et Oy , et les termes ou composantes du gradient de pression mode barocline suivant x et y . Ces termes sont formulés dans les travaux de Lazure et Dumas (2005, soumis ; com. pers.). Au niveau de la paramétrisation de la turbulence, le modèle offre la possibilité d'ajouter 0, 1 ou 2 équations supplémentaires pour fermer les équations. L'énergie cinétique turbulente est déterminée par la variable k (Équation 13).

$$\text{Équation 7 : } \frac{d\vec{U}}{dt} = \text{rot}\vec{U} \wedge \vec{k}_{\text{terre}} - \frac{1}{\rho} \vec{\nabla}P + \Delta\vec{U}$$

$$\text{Dans un repère cartésien : } \vec{U} = \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \end{pmatrix}; \vec{k}_{\text{terre}} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ \Omega_{\text{terre}} \end{pmatrix} \text{ et } \frac{d\vec{U}}{dt} = \frac{\partial\vec{U}}{\partial t} + \vec{U} \cdot \vec{\nabla}(\vec{U})$$

$$\text{Équation 8 : Changement de variable sur la vertical } \sigma = \frac{z+H}{\zeta+H} \text{ et } D = H + \zeta$$

$$\text{Équation 9 : hydrostaticité : } \frac{\partial p}{\partial z} = -\rho g \text{ ou en coordonnées sigma : } \frac{1}{H + \zeta} \frac{\partial p}{\partial \sigma} = -\rho g$$

$$\text{Équation 10 : Fluide incompressible } \text{div}\vec{U} = 0$$

$$\text{Équation 11 : } \text{axe } x \quad \frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial \sigma} - fv = -g \frac{\partial \zeta}{\partial x} - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial Pa}{\partial x} + \pi_x + \frac{1}{D} \frac{\partial (\frac{n_z}{D} \frac{\partial u}{\partial \sigma})}{\partial \sigma} F_x$$

$$\text{axe } y \quad \frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + w \frac{\partial v}{\partial \sigma} + fu = -g \frac{\partial \zeta}{\partial y} - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial Pa}{\partial y} + \pi_y + \frac{1}{D} \frac{\partial (\frac{n_z}{D} \frac{\partial v}{\partial \sigma})}{\partial \sigma} + F_y$$

Pour la première ligne de l'Équation 11 (suivant l'axe Ox, composante u du courant):

$\frac{\partial u}{\partial t}$ Taux local de variation temporelle de la composante u du courant

$u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w^a \frac{\partial u}{\partial \sigma}$ Transport advectif et inertie du courant

$-fv$ Force de Coriolis s'exerçant sur la composante u du courant

$-g \frac{\partial \zeta}{\partial x}$ Variation de la surface libre suivant l'axe Ox

$-\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial Pa}{\partial x}$ Variation de la pression atmosphérique suivant l'axe Ox

$\pi_x = \frac{\partial}{\partial x} [D \int_{\sigma}^d b d\sigma] + b(\sigma) \left(\frac{\partial D}{\partial x} - \frac{\partial H}{\partial x} \right)$ Composante suivant Ox du gradient de pression lié aux baroclines (lignes d'iso-pression suivant la verticale selon la densité de l'eau)

$-\frac{1}{D} \frac{\partial \left(\frac{n_z}{D} \frac{\partial u}{\partial \sigma} \right)}{\partial \sigma}$ Terme de diffusion turbulente de la composante u suivant la verticale

$F_x = \frac{1}{D} \frac{\partial}{\partial x} [D v_x \frac{\partial u}{\partial x}] + \frac{1}{D} \frac{\partial}{\partial x} [v_x \left(\frac{\partial H}{\partial x} - \sigma \frac{\partial D}{\partial x} \right) \frac{\partial u}{\partial \sigma}] +$
 $\frac{1}{D} \frac{\partial}{\partial \sigma} [v_x \left(\frac{\partial H}{\partial x} - \sigma \frac{\partial D}{\partial x} \right) \frac{\partial u}{\partial x}] + \frac{1}{D} \frac{\partial}{\partial \sigma} \left[\frac{v_x}{D} \left(\frac{\partial H}{\partial x} - \sigma \frac{\partial D}{\partial x} \right)^2 \frac{\partial u}{\partial \sigma} \right]$ Terme de friction

horizontale et de diffusion turbulente horizontale suivant l'axe Ox.

Équation 12 : $\frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial Du}{\partial x} + \frac{\partial Dv}{\partial y} + \frac{\partial Dw^a}{\partial \sigma} = 0$ (équation de continuité en coordonnée sigma)

Équation 13 : Energie cinétique turbulente $k \frac{\partial k}{\partial t} + u \frac{\partial k}{\partial x} + v \frac{\partial k}{\partial y} + w^a \frac{\partial k}{\partial \sigma} = \frac{1}{D} \frac{\partial \left(\frac{n_z}{s_k D} \frac{\partial k}{\partial \sigma} \right)}{\partial \sigma} + P + D - \varepsilon$

Pour l'énergie cinétique turbulente (Équation 13)

$\frac{\partial k}{\partial t}$ Taux local de variation temporelle de l'Énergie cinétique turbulente

$u \frac{\partial k}{\partial x} + v \frac{\partial k}{\partial y} + w^a \frac{\partial k}{\partial \sigma}$ Transport advectif et inertie de l'Ect

$-\frac{1}{D} \frac{\partial (n_z \frac{\partial k}{\partial \sigma})}{\partial \sigma}$ Terme de diffusion turbulente de l'E_{CT} suivant la verticale

P: terme de production d'énergie cinétique turbulente (travail des tensions de Reynolds) (Lazure et Dumas, 2005)

$D = -k_z \frac{\partial b}{\partial z}$ terme de dissipation de l'E_{CT} par flottabilité

ε est le deuxième terme de dissipation (dissipation visqueuse) de l'E_{CT}, qui lorsqu'on ferme à 2 équations, suit une équation équivalente à k.

Définition des termes des équations au-dessus :

$\vec{U} = \begin{pmatrix} u \\ v \\ w^a \end{pmatrix}$ composantes du courant

$H(x, y)$ Profondeur dans le domaine

S,T,P Salinité, Température et Pression

$f = 2\Omega \sin\phi$ paramètre de Coriolis

$\Omega = 2\pi/86164$ rad/s est la fréquence de rotation de la terre

$\vec{k}_{terre} = \begin{Bmatrix} 0 \\ 0 \\ \Omega \end{Bmatrix}$: vecteur de rotation de la terre

g gravité

$b = -g(\rho - \rho_0)/\rho_0$: flottabilité

$\rho = \rho(S, T, p)$: densité de l'eau de mer

ρ_0 : densité de référence

n_z viscosité turbulente suivant la verticale

k_z diffusion turbulente suivant la verticale

ν_x et ν_y viscosité turbulente suivant l'horizontale

k_x et k_y diffusion turbulente suivant l'horizontale

ζ : hauteur de la surface libre

D : profondeur totale (profondeur H et surface libre)

Pa : pression atmosphérique

p : pression locale et ρ_a : densité de l'air

Conditions aux limites (surface, fond et limites du domaine)

-en surface : tension générée par le vent $\tau_{(x,y)} = \rho_a \cdot C_d \cdot V$ (V vitesse du vent)

-Au fond : tensions du courant sur le fond

-Aux frontières du domaine : forçage par la hauteur d'eau (surface libre) provenant de prévision de la hauteur d'eau de la marée et de la loi du baromètre inversé.

IX. Annexes 2 : Données brutes

IX.1. Mesures brutes de la photosynthèse

Les données brutes des mesures de l'activité photosynthétiques sont exposées dans les tableaux suivants :

Réplicats	Mois	Temp (°C)	Respiration ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	Production brute ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)						
				I=10 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)	I=30 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)	I=50 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)	I=100 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)	I=200 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)	I=350 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)	I=500 ($\mu\text{mol Ph}/\text{m}^2/\text{s}$)
1	Oct	9	6,478	3,65	7,22	7,23	9,60	10,05	12,97	12,51
2	Oct	9	6,533	5,67	8,10	12,25	14,99	17,48	19,89	22,11
3	Oct	9	3,634	7,27	8,54	7,39	10,93	10,41	11,89	18,32
1	Oct	12	8,03	3,26	6,36	8,79	11,60	14,26	16,49	16,56
2	Oct	12	6,273	3,55	8,84	9,03	6,21	13,16	15,05	18,23
3	Oct	12	4,688	7,35	9,58	13,25	17,24	20,29	20,68	16,06
1	Oct	16	9,907	9,77	25,17	34,29	41,88	44,06	41,08	48,27
2	Oct	16	7,865	5,69	8,00	15,77	17,62	19,01	22,20	23,50
3	Oct	16	11,76	3,89	9,45	15,50	20,49	28,32	29,60	30,28
1	Oct	20	12,62	9,01	15,76	20,56	34,25	44,19	48,20	50,05
2	Oct	20	16,09	14,20	26,97	38,45	51,10	55,29	56,51	55,02
3	Oct	20	12,84	8,98	23,54	36,52	44,43	48,23	49,25	51,86
1	Oct	22	18,93	9,55	22,23	35,90	48,26	63,92	70,63	73,56
2	Oct	22	14,8	11,25	33,67	39,56	62,29	67,51	72,63	80,20
3	Oct	22	17,49	9,29	24,15	36,03	52,99	64,09	73,74	70,14
1	Oct	25	21,19	17,45	31,71	51,95	70,93	94,27	115,11	104,25
2	Oct	25	31,93	24,92	52,41	70,96	71,75	100,93	106,22	104,63
3	Oct	25	30,58	6,24	26,24	43,41	89,06	90,45	105,56	113,82
1	Oct	26	23,23	8,26	39,67	55,47	77,31	97,71	98,81	101,54
2	Oct	26	28,74	12,21	32,74	40,93	64,05	82,32	84,34	87,63
3	Oct	26	21,2	11,95	39,24	66,64	83,37	109,36	105,67	105,78
1	Avril	9	0,75	1,87	3,19	5,48	8,04	9,82	10,42	11,84
2	Avril	9	1,22	0,59	1,19	2,66	4,31	6,37	8,23	8,75
1	Avril	12	0,984	1,55	4,87	8,95	13,92	15,58	19,11	20,38
2	Avril	12	4,37	4,20	9,16	11,93	15,83	19,17	20,42	20,21
3	Avril	12	-0,13	0,85	2,98	6,97	12,37	16,35	16,91	15,07
1	Avril	16	1,16	1,81	5,68	10,44	16,25	18,19	22,30	23,79
2	Avril	16	5,189	3,01	6,69	10,73	17,42	24,73	28,99	30,52
3	Avril	16	13,69	9,94	14,43	19,52	22,47	27,84	30,72	31,80
1	Avril	20	5,27	1,16	8,83	14,84	21,45	28,12	32,33	33,97
2	Avril	20	5,054	2,71	8,37	16,10	15,66	23,04	28,38	31,16
3	Avril	20	4,44	2,63	10,02	16,38	24,15	31,13	34,40	35,06
1	Avril	22	8,04	3,81	9,25	16,12	24,79	33,05	39,64	41,74
2	Avril	22	8,04	5,43	10,78	14,96	21,85	28,22	31,50	31,81
1	Avril	25	7,1	4,73	12,14	17,51	25,52	33,85	37,42	38,32
2	Avril	25	5,5	3,72	9,35	13,78	21,28	29,44	33,89	34,98
3	Avril	25	7,54	5,60	10,55	15,63	23,07	30,98	34,95	37,25

Tableau 21 : Mesures de productions photosynthétiques pour tous les réplicats et tous les éclairagements

Les ajustements des différents modèles utilisés pour décrire la relation Production-Intensité lumineuse sont exposés dans les tableaux suivants :

N ^o	T (°C)	RESP ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	P _{max} ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	Erreur st ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	I _k ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$)	Er st ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$)	R ² (%)	RESP ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	P _{max} ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	Er-st ($\mu\text{mol O}_2/\text{h/gPS}$)	I _k ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$)	Er-st ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2/\text{s}$)	R ² (%)
1	9	6,478	13,0	0,67	0,29	0,06	96,9	0,75	13,3	0,50	73,9	9,00	99,2
2	9	6,533	22,9	0,99	0,35	0,05	98,4	1,22	12,4	0,60	193,9	21,80	99,6
3	9	3,634	14,2	1,99	0,41	0,19	76,0						
1	12	8,03	18,6	0,33	0,24	0,02	99,8	0,98	24,1	0,34	91,8	2,50	98,9
2	12	6,273	18,0	2,81	0,18	0,06	84,4	2,44	22,7	2,34	43,6	30,89	99,8
3	12	4,688	20,3	1,48	0,51	0,10	93,1	1,55	20,4	1,40	87,4	13,87	94,6
1	16	9,907	49,4	2,28	1,24	0,11	97,6	1,16	28,1	0,97	91,8	8,61	98,9
2	16	7,865	24,7	1,37	0,43	0,07	97,2	5,19	39,1	1,23	126,9	5,37	99,8
3	16	11,76	35,8	1,26	0,39	0,02	99,3	13,69	33,2	1,77	35,6	12,52	98,5
1	20	12,62	59,1	2,06	0,58	0,04	99,3	5,27	41,3	2,82	98,3	22,54	99,3
2	20	16,09	62,0	2,12	1,32	0,05	98,7	5,05	36,0	1,58	96,2	9,64	97,3
3	20	12,84	56,3	2,22	1,15	0,07	98,5	4,44	42,3	1,20	82,2	7,53	99,3
1	22	18,93	85,9	1,69	0,88	0,04	99,8	8,04	52,2	0,73	116,3	4,52	99,8
2	22	14,8	86,6	3,10	1,26	0,11	99,0	8,04	37,2	0,84	70,1	4,65	99,8
3	22	17,49	84,1	2,87	0,97	0,04	99,3						
1	25	21,19	129,9	6,67	1,27	0,11	98,6	7,10	45,5	0,86	78,4	6,02	99,8
2	25	31,93	113,9	4,88	2,14	0,32	98,1	5,50	43,3	0,77	103,1	4,78	99,8
3	25	30,58	135,6	11,76	1,25	0,17	96,8	7,54	44,0	0,50	89,3	9,00	99,9
1	26	23,23	117,6	5,22	1,55	0,08	98,7						
2	26	28,74	101,7	3,37	1,20	0,05	99,3						
3	26	21,2	124,3	7,04	1,79	0,13	97,7						

Tableau 22 : Paramètres du modèle Michaelien ajusté aux réplicats

°Z	T (°C)	RESP	P _{max}	Erreur st	I _k	Er st	RESP	P _{max}	Erreur st	α	Er st	R ²
		(μmol O ₂ /h/gPS)	(μmol O ₂ /h/gPS)	(μmol O ₂ /h/gPS)	(μmol photons/m ² /s)	(μmol photons/m ² /s)	(μmol O ₂ /h/gPS)	(μmol O ₂ /h/gPS)	(μmol O ₂ /h/gPS)	(μmol photons/m ² /s) ⁻¹	(μmol photons/m ² /s) ⁻¹	(%)
1	9	6,478	11,62	0,71	40,59	6,80	0,75	11,10	0,35	0,14	0,0116	98,25
2	9	6,533	19,95	1,03	57,76	7,67	1,22	9,22	0,23	0,056	0,002	99,31
3	9	3,634	12,86	1,72	31,74	10,21						
1	12	8,03	16,04	0,51	66,84	5,52	0,98	19,61	0,74	0,211	0,019	98,63
2	12	6,273	15,96	2,19	88,50	23,08	2,44	19,96	0,39	0,368	0,0215	99,39
3	12	4,688	18,82	1,09	36,84	6,03	1,55	16,68	0,93	0,19	0,027	97,15
1	16	9,907	44,62	1,18	35,94	2,97	1,16	22,89	0,87	0,247	0,0231	98,64
2	16	7,865	21,67	1,10	49,94	6,73	5,19	30,78	0,26	0,256	0,0046	99,95
3	16	11,76	30,15	0,53	77,78	3,50	13,69	29,64	1,49	0,62	0,0977	95,39
1	20	12,62	49,35	1,19	84,43	4,93	5,27	33,48	0,89	0,341	0,022	99,37
2	20	16,09	55,82	0,71	42,30	1,67	5,05	29,55	2,03	0,2878	0,0465	95,06
3	20	12,84	50,04	0,91	43,66	2,39	4,44	34,96	0,48	0,409	0,014	99,81
1	22	18,93	71,87	1,38	81,94	3,92	8,04	41,53	0,73	0,211	0,019	99,75
2	22	14,8	74,79	2,31	59,49	4,89	8,04	31,44	0,63	0,368	0,0215	99,51
3	22	17,49	71,31	1,15	73,39	3,07						
1	25	21,19	108,77	3,73	85,96	6,92	7,10	37,93	0,45	0,45	0,013	99,91
2	25	31,93	101,52	4,87	47,47	6,15	5,50	34,98	0,35	0,338	0,0079	99,45
3	25	30,58	110,17	5,79	88,42	10,35	7,54	36,26	0,85	0,387	0,022	98,25
1	26	23,23	100,85	1,92	65,15	3,32						
2	26	28,74	86,57	1,31	72,01	2,85						
3	26	21,2	107,73	2,75	60,27	4,15						

Tableau 23 : Paramètres des ajustements du modèle de Webb *et al.*

IX.2. Résultats et données brutes des cinétiques d'absorption

IX.2.1. Cinétique des Nitrates

Expérience 1 :

Les analyses des concentrations de nitrates dans les aquariums pour tous les prélèvements de l'expérience 1 des cinétiques des nitrates sont exposées dans le tableau suivant.

Aquariums	[NO ₃] (μmol/L))T0	[NO ₃] (μmol/L))T1	[NO ₃] (μmol/L))T2	[NO ₃] (μmol/L))T3	[NO ₃] (μmol/L))T4	[NO ₃] (μmol/L))T5	[NO ₃] (μmol/L))T6	[NO ₃] (μmol/L))T7	[NO ₃] (μmol/L))T8
Aq1	2,92	4,40	5,23	5,75	7,19	8,29	9,01	9,65	9,54
Aq2	2,98	3,71	3,98	4,23	4,56	4,92	5,03	5,19	5,26
Aq3	3,28	4,13	4,74	4,75	5,58	6,12	6,38	6,08	5,42
Aq4	3,59	5,16	5,71	5,96	6,71	7,31	6,90	6,79	6,37
Aq5	3,56	5,59	6,24	6,44	7,31	7,71	8,43	7,95	7,51
Aq6	3,16	4,90	5,55	5,98	6,84	7,25	7,41	7,18	7,10
Aq7	4,12	6,78	7,59	8,10	9,58	10,56	11,12	11,11	10,59
Aq8	4,45	9,13	10,56	10,83	12,50	13,69	14,16	15,04	15,39
Aq9	7,21	9,42	9,19	9,46	9,42	9,44	9,07	7,00	5,29
Aq10	7,60	10,28	10,96	10,94	10,98	10,65	10,30	8,45	6,53
Aq11	12,32	15,38	16,19	16,52	16,64	16,52	16,10	13,87	11,98
Aq12	13,14	14,09	14,55	14,20	14,11	13,58	13,18	11,16	9,04
Aq13	51,04	53,44	54,20	54,50	55,25	54,74	54,17	53,26	Xxx
Aq14	51,93	55,81	56,97	57,10	57,70	xxx	56,91	55,45	53,03
Aq15	13,69	13,46	13,33	13,39	13,36	13,30	13,37	13,44	13,38
Aq16	13,71	13,64	13,72	13,73	13,63	13,67	13,99	14,23	13,71

Tableau 24 :Concentrations en nitrates dans les aquariums pour tous les temps de prélèvements (expérimentation1)

Aquariums	[PO ₄] ⁻ (μmol/L) T0	[PO ₄] ⁻ (μmol/L) T8
Aq1	9,25	4,02
Aq2	8,72	3,69
Aq3	9,08	3,81
Aq4	8,75	3,81
Aq5	8,96	3,35
Aq6	8,96	3,74
Aq7	9,21	4,41
Aq8	9,19	3,81
Aq9	9,08	1,57
Aq10	8,91	1,97
Aq11	9,16	1,87
Aq12	9,2	2,02
Aq13	9,38	2,28
Aq14	9,17	1,7
Aq15	9,21	8,96
Aq16	8,79	8,96

Tableau 25 :Concentrations en phosphates pour les aquariums en début et en fin d'expérience (expérimentation1)

Expérience 2 :

Les concentrations en nitrates dans les aquariums au cours l'expérience 2 (cinétique avec prélèvements décalés de 90mn) sont présentées ci dessous :

Aquariums	[NO ₃] (μmol/L))T0	[NO ₃] (μmol/L))T1	[NO ₃] (μmol/L))T2	[NO ₃] (μmol/L))T3	[NO ₃] (μmol/L))T4	[NO ₃] (μmol/L))T5	[NO ₃] (μmol/L))T6	[NO ₃] (μmol/L))T7	[NO ₃] (μmol/L))T8
Aq1	5,40	4,20	2,70	2,86	2,25	1,97	1,22	0,66	0,44
Aq2	6,39	5,55	5,26	4,04	3,60	3,16	3,35	2,05	1,81
Aq3	1,58	1,06	1,21	1,00	0,67	0,63	0,45	0,35	0,22
Aq4	1,10	1,40	1,28	1,16	0,89	0,84	0,74	0,57	0,53
Aq5	1,55	0,87	0,72	0,43	0,35	0,29	0,11	0,09	0,04
Aq6	1,39	1,67	1,34	0,99	0,87	0,78	0,56	1,39	0,30
Aq7	3,59	3,12	2,84	2,33	1,83	1,88	1,20	0,87	0,52
Aq8	3,78	2,80	3,45	3,25	2,33	2,45	1,88	1,27	0,82
Aq9	8,29	7,31	6,49	6,26	7,16	6,57	5,72	4,72	3,98
Aq10	14,93	17,23	16,22	16,90	16,96	14,84	13,87	14,58	13,51
Aq11	16,23	15,93	18,01	13,67	13,01	14,52	14,63	13,24	11,60
Aq12	14,94	17,76	17,32	15,31	14,50	13,27	15,39	10,19	13,45
Aq13	40,00	33,39	32,44	31,81	31,92	31,46	29,76	29,30	25,66
Aq14	32,08	38,91	30,19	28,11	33,50	29,84	29,42	36,22	28,55
Aq15	8,36	7,42	6,41	7,06	5,12	6,11	6,30	6,07	5,02
Aq16	9,07	10,14	8,39	9,71	10,89	7,52	7,97	8,41	9,01

Tableau 26 : Concentrations en nitrates dans les aquariums pour tous les temps de prélèvements
(expérimentation2)

IX.2.2. *Cinétique des Phosphates*

Aquariums	[PO ₄] (μmol/L))T0	[PO ₄] (μmol/L))T1	[PO ₄] (μmol/L))T2	[PO ₄] (μmol/L))T3	[PO ₄] (μmol/L))T4	[PO ₄] (μmol/L))T5	[PO ₄] (μmol/L))T6	[PO ₄] (μmol/L))T7	[PO ₄] (μmol/L))T8
Aq1	0,29	0,34	0,33	0,35	0,33	0,33	0,34	0,31	0,26
Aq2	0,38	0,40	0,42	0,40	0,33	0,38	0,24	0,20	0,16
Aq3	0,7	0,70	0,68	0,65	0,59	0,54	0,48	0,40	0,31
Aq4	0,72	0,71	0,70	0,68	0,58	0,50	0,49	0,35	0,28
Aq5	1,05	1,05	1,00	0,95	0,86	0,77	0,68	0,56	0,43
Aq6	1,03	1,00	0,94	0,91	0,78	0,68	0,58	0,47	0,35
Aq7	2,48	2,30	2,23	2,13	1,86	1,66	1,45	1,14	0,90
Aq8	2,50	2,38	2,26	1,77	2,09	1,93	1,83	1,59	1,48
Aq9	5,14	4,47	4,15	3,53	3,18	2,56	2,07	1,32	0,90
Aq10	4,57	4,52	3,90	3,61	3,18	2,75	2,25	1,60	1,08
Aq11	8,96	7,96	7,11	6,49	5,77	4,61	3,71	2,55	1,72
Aq12	9,39	8,93	7,96	7,41	6,96	6,01	5,29	4,22	3,3
Aq13	18,55	16,7	15,33	13,56	12,06	11,02	10,27	7,88	5,95
Aq14	18,69	16,2	15,58	13,87	12,36	11,62	10,08	7,79	5,90
Aq15	5,44	5,39	5,50	5,42	5,54	5,56	5,59	5,63	5,57
Aq16	4,87	4,82	4,91	4,96	4,91	5,08	5,45	5,06	5,11

Tableau 27 : Concentrations en phosphates dans les aquariums pour tous les temps de prélèvements

Aquariums	[NO ₃ ⁻] (μmol/L) T0	[NO ₃ ⁻] (μmol/L) T8
Aq ₁	29,30	36,63
Aq ₂	29,70	37,52
Aq ₃	29,03	40,84
Aq ₄	28,72	38,16
Aq ₅	28,68	36,23
Aq ₆	30,45	33,87
Aq ₇	29,22	33,87
Aq ₈	29,10	35,82
Aq ₉	28,32	33,20
Aq ₁₀	28,99	28,54
Aq ₁₁	28,64	39,73
Aq ₁₂	29,65	38,35
Aq ₁₃	28,4	42,13
Aq ₁₄	29,33	51,46
Aq ₁₅	29,75	29,95
Aq ₁₆	28,17	28,99

Tableau 28 : Concentrations en nitrates pour les aquariums en début et fin d'expérience

IX.2.3. Cinétique des l'ammonium

Aquariums	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T0	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T1	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T2	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T3	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T4	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T5	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T6	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T7	[NH ₄ ⁺] (μmol/L))T8
Aq ₁	0,02	0,40	0,40	0,75	0,61	0,73	0,75	0,61	0,51
Aq ₂	0,02	0,18	0,40	0,52	0,52	0,60	0,76	0,74	0,80
Aq ₃	0,44	0,71	0,82	1,04	0,97	1,31	1,20	1,10	0,98
Aq ₄	0,42	0,66	0,69	1,18	0,89	1,11	1,02	0,93	0,74
Aq ₅	0,79	1,05	1,16	1,31	1,35	1,46	1,54	1,35	1,18
Aq ₆	0,86	1,07	1,17	1,19	1,22	1,22	1,24	1,20	1,04
Aq ₇	1,55	1,81	1,91	1,84	1,91	1,90	1,88	1,70	1,53
Aq ₈	1,62	1,69	1,81	1,85	1,87	1,94	2,07	1,89	1,77
Aq ₉	4,03	4,31	4,39	4,37	4,20	4,07	3,20	2,98	2,08
Aq ₁₀	3,83	4,03	3,98	3,91	3,73	3,46	3,17	2,28	1,11
Aq ₁₁	7,11	7,23	7,17	6,99	7,11	6,06	5,53	4,36	4,07
Aq ₁₂	7,11	7,87	7,05	7,05	6,76	4,77	4,71	5,41	4,06
Aq ₁₃	34,19	32,67	32,73	32,37	27,64	24,01	23,72	24,36	26,29
Aq ₁₄	34,65	33,25	32,43	32,55	31,61	30,39	30,80	26,64	23,49
Aq ₁₅	7,58	7,58	7,52	7,64	7,40	7,52	3,84	7,75	7,81
Aq ₁₆	7,87	7,64	7,46	7,75	7,99	7,17	7,87	8,81	7,75

Tableau 29 : Concentrations en ammonium dans les aquariums pour tout les temps de prélèvements

IX.3. Données brutes sur l'expérience des Quotas minimas de croissance

Pour les quatre milieux de culture, un tableau présente les dates d'échantillonnage et les teneurs C/N/P dans les tissus des algues.

date	%P	%N	%C org	%C min	%C tot	N/P massique	C/N massique
22-avr	0.1	1.7	11.8	1.3	13.1	18.3	7.7
28-avr	0.1	1.7	10.9	0.8	11.7	11.9	6.8
05-mai	0.3	1.6	10.3	0.4	10.7	5.7	6.6
12-mai	0.3	1.5	9.3	0.3	9.5	5.2	6.3
19-mai	0.3	1.4	9.3	0.3	9.6	4.1	6.8
26-mai	0.5	1.9	13.7	0.5	14.2	4.2	7.5
02-juin	0.3	1.6	12.2	0.3	12.5	5.0	7.8
16-juin	0.6	1.5	11.3	0.1	11.4	2.5	7.5
30-juin	0.6	1.8	11.7	0.2	11.9	2.9	6.8
15-juil	0.5	1.8	11.4	0.2	11.5	3.5	6.5
29-juil	0.3	1.9	12.6	0.2	12.8	6.8	6.6
13-août	0.2	2.0	13.5	0.1	13.6	8.2	6.8
01-sept	0.3	1.9	13.0	0.4	13.4	7.0	7.2
25-sept	0.2	1.8	13.2	0.1	13.3	7.7	7.4

Tableau 30 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 1 (+N, +P)

date	%P	%N	%C org	%C min	%C tot	N/P massique	C/N massique
22-avr	0.1	1.9	12.8	0.5	13.3	20.6	7.2
28-avr	0.1	1.4	10.9	0.5	11.4	22.5	7.9
05-mai	0.1	1.1	10.0	0.6	10.6	18.8	9.2
12-mai	0.1	1.0	10.9	1.0	11.8	19.3	11.8
19-mai	0.0	0.9	12.0	0.6	12.5	19.3	14.5
26-mai	0.1	0.9	15.8	0.8	16.6	18.2	18.2
02-juin	0.0	0.6	12.2	0.7	12.9	18.6	21.7
16-juin	0.0	0.5	14.4	0.6	15.1	18.2	30.7
30-juin	0.0	0.5	15.9	-0.3	15.5	17.4	28.8
15-juil	0.0	0.5	15.4	0.6	16.1	16.0	33.6
29-juil	0.0	0.5	17.2	0.8	18.0	16.8	35.7
13-août	0.0	0.5	17.7	0.9	18.6	14.0	39.0
01-sept	0.0	0.4	17.9	0.3	18.2	13.4	45.1
25-sept	0.0	0.4	16.1	0.4	16.5	13.6	46.7

Tableau 31 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 2 (sans apports)

date	%P	%N	%C org	%C min	%C tot	N/P massique	C/N massique
22-avr	0.1	1.5	11.2	1.1	12.3	17.5	8.3
28-avr	0.1	1.6	9.7	0.8	10.6	23.0	6.7
05-mai	0.1	1.6	9.8	0.5	10.3	13.0	6.3
12-mai	0.1	1.8	10.4	0.4	10.9	14.1	6.0
19-mai	0.1	1.8	10.4	0.1	10.6	13.4	5.8
26-mai	0.2	2.2	13.7	0.6	14.3	13.4	6.5
02-juin	0.1	1.6	10.4	0.5	10.9	15.1	6.8
16-juin	0.1	1.8	12.0	0.4	12.3	21.4	7.0
30-juin	0.1	2.1	12.6	0.3	13.0	16.8	6.2
15-juil	0.1	1.8	12.8	0.4	13.2	15.2	7.5
29-juil							
13-août	0.1	1.9	14.6	0.0	14.6	17.2	7.8

Tableau 32 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 3 (+N)

date	%P	%N	%C org	%C min	%C tot	N/P massique	C/N massique
22-avr	0.1	1.3	12.2	0.7	12.9	16.3	9.8
28-avr	0.1	1.2	11.2	0.6	11.9	9.7	10.1
05-mai	0.1	1.1	10.8	0.2	11.0	8.2	10.2
12-mai	0.4	0.9	11.4	0.1	11.5	2.5	12.6
19-mai	0.4	0.7	11.3	-0.7	10.6	1.8	14.2
26-mai	0.7	0.9	13.6	0.4	14.1	1.3	15.7
02-juin	0.5	0.4	11.7	0.0	11.8	0.7	32.0
16-juin	0.6	0.5	11.5	-0.2	11.3	0.8	22.2
30-juin	0.8	0.7	12.2	0.6	12.8	0.9	18.4
15-juil	0.9	0.7	13.3	0.6	13.9	0.8	20.9
29-juil	1.0	0.5	15.0	0.7	15.6	0.5	30.0
13-août	0.8	0.5	15.9	1.2	17.1	0.6	33.6
01-sept	0.9	0.5	14.9	1.0	15.9	0.5	33.6
25-sept	1.2	0.5	17.0	0.9	17.9	0.4	38.3
14-oct	175	1.8	0.4	16.5	0.8	17.2	0.2

Tableau 33 : Teneur en C/N/P dans les algues de l'aquarium 4 (+P)

IX.4. Données brutes sur l'expérimentation de flottabilité de l'algue

Les mesures de temps de remontées sont exposées dans le tableau suivant ainsi que la masse des individus et l'intensité de lumière dans l'aquarium. La température de l'eau et de la pièce était de 22°C pour l'ensemble des observations.

N°	I (µm de photons /m ² /s)	M(g)	Temps (mn)	N°	I (µm de photons /m ² /s)	M(g)	temps(mn)	N°	I (µm de photons /m ² /s)	M(g)	temps(mn)	N°	I (µm de photons /m ² /s)	M(g)	temps(mn)
1	170	9	553	111	255	38	316	221	187	36	225	331	187	76	170
2	365	6	553	112	196	89	316	222	187	69	225	332	152	10	170
3	97	12	490	113	360	7	314	223	255	39	225	333	239	30	168
4	365	31	487	114	141	73	313	224	142	43	225	334	239	67	168
5	260	48	474	115	260	15	306	225	151	63	225	335	315	37	168
6	360	21	474	116	205	15	306	226	342	12	220	336	320	7	168
7	265	38	474	117	196	38	304	227	170	22	220	337	320	16	168
8	265	10	474	118	245	28	304	228	250	18	220	338	210	55	167
9	265	12	474	119	140	37	304	229	250	18	220	339	239	32	167
10	265	81	474	120	360	21	301	230	265	37	220	340	255	18	162
11	255	36	474	121	360	17	301	231	255	21	220	341	260	16	161
12	187	20	474	122	265	11	300	232	365	13	220	342	260	6	161
13	208	13	474	123	265	76	299	233	265	62	220	343	170	32	161
14	208	26	474	124	187	16	299	234	227	8	218	344	170	19	161
15	260	22	468	125	255	11	298	235	170	6	217	345	365	26	161
16	260	57	468	126	260	28	297	236	205	32	216	346	360	30	161
17	175	13	455	127	265	17	297	237	175	32	216	347	360	63	161
18	225	35	447	128	265	33	297	238	260	8	215	348	360	31	161
19	225	20	446	129	265	40	297	239	365	38	215	349	360	16	161
20	265	17	444	130	187	5	297	240	365	10	215	350	255	51	161
21	342	147	440	131	187	9	297	241	220	37	213	351	255	14	161
22	260	32	439	132	187	22	297	242	317	52	212	352	187	65	161
23	255	32	439	133	205	13	297	243	265	34	211	353	255	35	158
24	210	76	437	134	260	45	296	244	265	9	211	354	208	75	158
25	148	20	432	135	170	28	294	245	170	31	210	355	205	50	158
26	210	17	428	136	365	40	294	246	365	6	210	356	255	16	157
27	250	6	422	137	250	36	294	247	365	17	210	357	360	33	156
28	357	25	421	138	97	13	294	248	250	22	210	358	309	41	156
29	280	17	421	139	208	10	294	249	250	19	210	359	315	45	153
30	205	21	414	140	205	17	294	250	250	62	210	360	210	13	153
31	170	43	411	141	205	18	294	251	360	51	210	361	320	88	153
32	250	25	411	142	250	35	293	252	360	31	210	362	170	69	150
33	250	13	409	143	255	26	293	253	360	15	210	363	205	45	146
34	171	40	407	144	255	22	293	254	360	67	210	364	330	38	146
35	171	38	407	145	260	40	290	255	265	33	210	365	250	15	144
36	148	10	402	146	255	32	290	256	255	21	210	366	360	32	144
37	265	9	400	147	227	55	287	257	255	25	210	367	97	14	144
38	255	18	400	148	317	12	287	258	255	18	210	368	365	16	143
39	212	26	392	149	342	25	285	259	187	21	210	369	360	20	143
40	148	11	392	150	205	47	285	260	187	33	210	370	187	13	143
41	250	10	389	151	360	26	284	261	187	63	210	371	196	16	140
42	265	22	389	152	360	10	284	262	148	18	210	372	170	33	138
43	187	13	389	153	250	90	280	263	208	21	210	373	170	14	135
44	208	18	389	154	250	38	280	264	151	10	210	374	220	61	135
45	208	13	389	155	250	7	280	265	360	37	206	375	210	51	134
46	151	15	389	156	365	19	278	266	265	15	204	376	239	10	133
47	106	13	389	157	360	21	277	267	187	10	204	377	260	32	131
48	106	23	389	158	152	35	275	268	170	24	204	378	260	25	131
49	255	12	385	159	320	28	275	269	170	32	202	379	260	7	131

50	360	10	383	160	255	87	275	270	365	32	202	380	260	32	131
51	242	12	371	161	200	51	274	271	170	28	202	381	148	50	131
52	212	18	371	162	170	27	273	272	360	29	202	382	142	22	131
53	280	15	371	163	187	18	273	273	255	32	202	383	142	14	131
54	250	6	371	164	317	40	272	274	187	21	202	384	170	53	130
55	148	33	370	165	330	11	272	275	187	40	202	385	315	35	130
56	148	65	370	166	140	11	272	276	175	55	202	386	309	28	127
57	170	14	367	167	365	8	270	277	317	69	195	387	365	54	127
58	265	11	359	168	360	17	265	278	317	14	195	388	285	18	126
59	170	20	355	169	330	27	260	279	250	21	194	389	250	23	125
60	365	11	355	170	357	23	258	280	187	9	194	390	260	42	124
61	250	17	355	171	210	20	257	281	187	14	194	391	365	28	124
62	255	16	355	172	205	28	257	282	205	16	194	392	365	31	124
63	255	16	355	173	330	46	255	283	205	11	194	393	250	14	124
64	255	25	355	174	187	13	253	284	320	67	192	394	255	18	124
65	265	41	355	175	255	26	253	285	250	52	187	395	255	51	124
66	265	9	355	176	315	37	251	286	148	31	187	396	255	23	124
67	170	18	351	177	205	9	251	287	205	78	185	397	205	17	124
68	170	22	351	178	208	9	251	288	171	37	185	398	365	15	121
69	360	38	351	179	357	61	250	289	260	33	182	399	365	30	121
70	148	33	351	180	365	26	250	290	260	22	182	400	365	15	121
71	97	28	351	181	365	17	250	291	260	15	182	401	365	26	121
72	208	43	351	182	360	89	250	292	260	7	182	402	250	41	121
73	208	12	351	183	360	13	250	293	260	22	182	403	250	30	121
74	142	34	351	184	360	23	250	294	365	26	182	404	360	48	121
75	205	10	351	185	142	30	250	295	187	24	182	405	360	6	121
76	151	24	351	186	170	25	248	296	152	12	182	406	360	13	121
77	151	30	351	187	250	17	248	297	171	9	182	407	265	25	121
78	151	13	351	188	360	10	248	298	152	53	181	408	265	22	121
79	145	26	351	189	187	32	248	299	171	42	181	409	255	9	121
80	145	43	351	190	317	8	247	300	205	9	179	410	255	13	121
81	145	33	351	191	196	32	247	301	205	20	179	411	187	36	121
82	106	32	351	192	152	87	244	302	265	20	175	412	285	56	121
83	106	30	351	193	142	27	243	303	260	7	175	413	330	35	121
84	106	18	351	194	145	12	243	304	260	16	175	414	365	23	120
85	260	33	350	195	205	52	242	305	260	24	175	415	365	26	120
86	250	59	350	196	205	10	242	306	170	24	175	416	220	5	117
87	250	29	350	197	205	9	242	307	365	20	175	417	309	47	113
88	250	9	350	198	205	74	242	308	365	9	175	418	239	14	113
89	255	70	350	199	227	20	241	309	365	27	175	419	285	10	112
90	255	39	350	200	260	11	240	310	365	61	175	420	205	18	111
91	255	43	350	201	205	25	239	311	365	64	175	421	210	9	109
92	255		350	202	170	30	237	312	250	28	175	422	220	13	106
93	255	8	345	203	170	29	237	313	250	19	175	423	210	26	106
94	148	8	340	204	365	26	237	314	360	11	175	424	309	7	105
95	315	19	340	205	187	26	234	315	360	26	175	425	285	37	104
96	255	49	340	206	210	36	234	316	265	11	175	426	220	9	102
97	175	39	340	207	142	24	234	317	265	22	175	427	210	16	96
98	250	20	332	208	225	74	233	318	265	20	175	428	175	38	94
99	360	57	332	209	365	38	233	319	255	21	175	429	309	17	90
100	255	19	332	210	227	14	230	320	255	12	175	430	210	30	84
101	170	58	332	211	260	35	228	321	255	20	175	431	260	10	73
102	342	10	330	212	170	19	228	322	187	14	175				
103	260	16	322	213	250	21	228	323	187	31	175				
104	187	16	322	214	360	12	228	324	187	12	175				
105	260	15	316	215	360	12	228	325	260	32	173				
106	365	23	316	216	265	12	228	326	260	26	173				
107	250	28	316	217	187	9	228	327	170	61	173				
108	250	38	316	218	315	56	228	328	360	17	173				
109	250	11	316	219	360	62	227	329	142	13	173				
110	265	27	316	220	320	41	226	330	255	10	170				

Tableau 34 : Observations de temps de remonté pour 431 algues de différentes masses et sous différentes intensités lumineuses

IX.5. Données de transport de biomasse dans l'étang de Salses-Leucate

La fabrication des parcs a demandé préalablement une autorisation des affaires maritimes.

REPUBLICQUE FRANCAISE	Port-Vendres, le
<p>DIRECTION INTERDEPARTEMENTALE DES AFFAIRES MARITIMES DES PYRENEES-ORIENTALES ET DE L'AUDE 1, rue des paquebots 66600 Port-Vendres (caik5.doc)</p>	
<p>COMMISSION DE CULTURES MARINES DE PORT-VENDRES SESSION DU : 17/04/03</p>	

FICHE N° 6

Nature de l'opération : création

Lieu : Lotissement de Leucate -

Activité envisagée : Etude de l'algue verte invasive *Valoniopsis aegagropila*

Identité du demandeur : IFREMER – Laboratoire de Sète

Observations : Parcs expérimentaux constitués de filets sur piquets sur 50 m².

AVIS DE LA COMMISSION TECHNIQUE

FAVORABLE

DEFAVORABLE

AVIS DE LA COMMISSION DES CULTURES MARINES

FAVORABLE

DEFAVORABLE

Observations : Sous réserve que cette étude ne soit pas mise en concurrence avec l'étude primordiale concernant la toxicité du *Dinophysis* sur l'huître.

Pour extrait conforme.
Le Préfet des Pyrénées-Orientales
et par délégation

L'Administrateur en Chef de 2ème classe
Directeur Interdépartemental des Affaires Maritimes
des Pyrénées-Orientales et de l'Aude.

G. SERVANTON

Les données brutes du nombre d'algues transportées au cours des années 2003 et 2004 sont exposées dans les tableaux ci après.

Classe de taille (cm)	18-juin-03	2-juil-03	16-juil-03	30-juil-03	13-août-03	27-août-03	17-sept-03	1-oct-03	17-oct-03	13-nov-03	17-déc-03	8-avr-04	29-avr-04	10-juin-04	1-juil-04	5-août-04	3-sept-04	27-sept-04
0\2	53	58	140	120	45	40	620	145	22	1	12	13	1	100	45	46	18	22
2\3	36	60	134	44	43	96	266	227	35	1	11	6	49	760	357	34	68	43
3\4	36	60	140	34	24	39	223	238	70	1	9	3	70	830	247	71	48	40
4\5	16	70	75	10	5	12	26	80	10	0	2	1	18	72	108	14	14	8
5\6	8	33	19	0	0	4	3	14	0	0	0	0	10	20	45	9	3	6
6\7	0	8	5	0	1	1	0	4	0	0	0	0	3	10	7	0	0	1
7\8	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	4	1	3	0	0	0
8\10	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10\12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tableau 35 : Nombre d'individus de *V. aegagropila* transportés par la surface du Sud vers le Nord dans l'anse du Paurel.

Classe de taille (cm)	18-juin-03	2-juil-03	16-juil-03	30-juil-03	13-août-03	27-août-03	17-sept-03	1-oct-03	17-oct-03	13-nov-03	17-déc-03	8-avr-04	29-avr-04	10-juin-04	1-juil-04	5-août-04	3-sept-04	27-sept-04
0\2	9	10	21	72	35	25	80	24	0	3	5	60	18	50	27	72	47	20
2\3	11	105	9	80	18	23	60	12	4	6	5	143	612	332	358	132	147	80
3\4	10	105	10	101	18	22	28	6	1	0	2	39	555	342	248	141	138	55
4\5	5	84	3	26	7	5	6	1	2	3	0	8	264	32	107	30	35	12
5\6	7	22	0	8	2	2	1	1	1	0	0	1	51	11	45	10	7	5
6\7	5	5	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	9	6	7	0	0	0
7\8	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	3	0	0	0
8\10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
10\12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Tableau 36 : Nombre d'individus de *V. aegagropila* transportés par la surface du Nord vers le Sud dans l'anse du Paurel.

Classe de taille (cm)	18-juin-03	2-juil-03	16-juil-03	30-juil-03	13-août-03	27-août-03	17-sept-03	1-oct-03	17-oct-03	13-nov-03	17-déc-03	8-avr-04	29-avr-04	10-juin-04	1-juil-04	5-août-04	3-sept-04	27-sept-04
0\2	0	19	91	39	18	23	100	60	6	1	11	13	1	100	5	0	20	0
2\3	1	10	79	12	17	22	130	198	7	2	9	6	20	760	6	12	40	6
3\4	1	10	70	18	7	27	83	170	2	0	9	3	17	830	5	14	30	5
4\5	0	4	33	3	4	6	19	46	1	2	5	1	20	72	4	7	9	1
5\6	0	2	4	1	0	2	3	9	0	0	1	0	11	20	1	6	2	0
6\7	0	1	0	1	0	0	2	5	0	0	0	0	0	10	1	4	0	0
7\8	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
8\10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10\12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tableau 37 : Nombre d'individus de *V. aegagropila* transportés par la colonne d'eau du Sud vers le Nord dans l'anse du Paurel.

Classe de taille (cm)	18-juin-03	2-juil-03	16-juil-03	30-juil-03	13-août-03	27-août-03	17-sept-03	1-oct-03	17-oct-03	13-nov-03	17-déc-03	8-avr-04	29-avr-04	10-juin-04	1-juil-04	5-août-04	3-sept-04	27-sept-04
0\2	1	33	3	49	13	10	20	15	3	1	0	11	9	50	30	20	30	0
2\3	2	20	2	30	10	13	40	30	5	2	9	9	307	332	53	20	70	3
3\4	1	20	2	10	14	2	6	22	13	2	8	5	290	342	54	40	80	2
4\5	0	4	0	2	4	2	3	12	6	1	5	1	181	32	33	13	9	1
5\6	0	1	0	3	4	1	0	2	1	2	1	0	26	11	13	3	8	0
6\7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	6	5	0	1	0
7\8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0
8\10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10\12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tableau 38 : Nombre d'individus de *V.aegagropila* transportés par la colonne d'eau du Nord vers le Sud dans l'anse du Paurel.

X. Annexes 3 : Expérimentations complémentaires

X.1. Eléments de biométrie

La caractérisation *in situ* des distributions des individus doit obéir à un protocole fiable, simple et rapide. Les mesures de taille en cm, s'avèrent être sur le terrain plus rapide que des mesures de masse. Ainsi, une expérience visant à trouver les relations taille-poids de l'espèce a été faite.

X.1.1. Descriptif du protocole

Les individus sont assimilés à des ellipsoïdes. Les paramètres de longueur, largeur, hauteur, masse fraîche et masse sèche ont été mesurés sur une centaine d'individus prélevés dans l'Anse du Paurel durant l'hiver 2002-2003. La reproduction de mesure de la masse fraîche est rendue délicate du fait de la structure de l'algue (rétention d'eau) et de la difficulté de l'essorer efficacement sans l'endommager. Pour mesurer la masse fraîche, l'algue est « secouée » 10 fois afin de l'essorer.

X.1.2. Résultats

La proportion moyenne de matière sèche dans la matière fraîche est de 8,52%. Les relations taille-poids sont présentées sur la figure suivante :

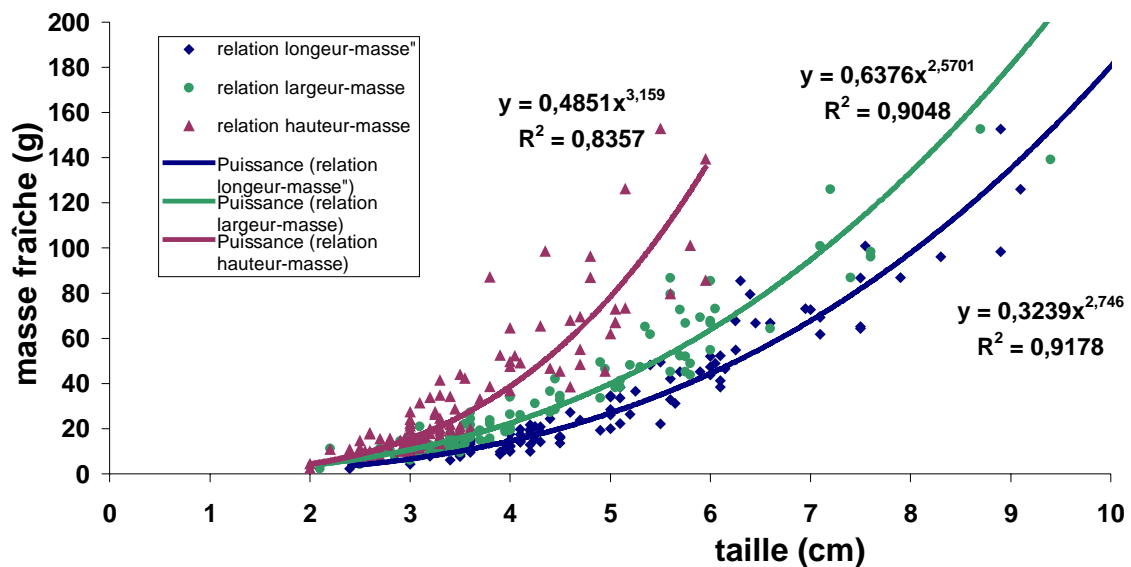


Figure X-1: Relation taille-poids pour *V. aegagropila*

Les relations taille-masse ont pu être mises à jour. Elles permettent donc de faire le lien entre les mesures *in situ* de taille et le modèle de dynamique des populations dans lequel les individus sont caractérisés par leur masse.

X.2. Expérience capacités antibactériennes

X.2.1. Généralités

Au cours de l'évolution, les végétaux, les bactéries et les champignons ont développé de nombreuses défenses moléculaires face aux compétiteurs et aux prédateurs. Les molécules bactéricides peuvent intervenir à plusieurs niveaux (Figure ci-dessous). De nombreux travaux ont étudié les activités antibactériennes ou anti-virales chez des extraits d'algues (Stirk et al, 1997)

Les capacités antibactériennes de *V. aegagropila* et *V. utricularis* ont déjà été abordées sur 4 souches de bactéries (Mtolera et Semesi, 1996). Nous nous proposons de les tester sur 20 souches bactériennes à intérêt médical, pour le spectre d'activité de l'extrait. Le protocole d'étude et les résultats sont exposés plus loin.

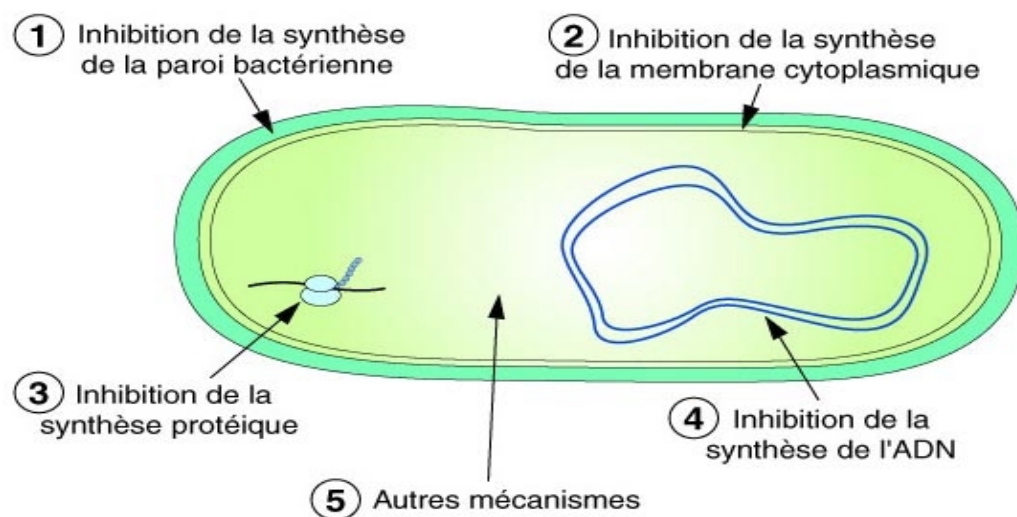


Figure X-2 : Action possible de molécules antibactériennes sur le développement de bactéries

X.2.2. Protocole

► Algues et extraction

Les algues ont été récoltées le 8 juin 2005 dans l'Anse du Paurel (Etang de Salses-Leucate). Uniquement les algues entières et en bon état physiologique (vert prononcé) ont été choisies. 500g de matière fraîche a été pesée et séchée durant 72 heures dans une étuve à 60°C. La matière sèche est ensuite pesée et broyée à l'aide d'un mixeur. Dans un récipient hermétique, de l'éther a été rajouté avec une proportion de 10ml d'éther pour 1g de matière sèche. L'extraction dure 24 heures avec un agitateur placé dans le récipient pour améliorer l'extraction en homogénéisant le milieu. L'extrait ainsi obtenu a été filtré sur un filtre GF/F 2 µm, puis laissé à l'air libre afin que l'éther s'évapore.

► **Milieu de culture et mesures**

Le milieu de culture utilisé est celui de Mueller Hinton, milieu de référence pour les mesures CMI (Concentration minimale inhibitrice). La concentration de l'extrait est considérée à 1000 µg/ml, les différentes concentrations testées sont : 200, 100, 10, 1 et 0,1 µg/ml. Pour la préparation du milieu de culture, l'eau est chauffée à 45°C puis le milieu de culture déshydraté est rajouté. A partir de la souche *Staphylococcus aureus atcc 6538*, un tube présentant une absorbance de 75% à 570nm est réalisé. A cette absorbance il y a 10⁸ unités formant une colonie par ml. Les boîtes sont ensemencées puis mis en culture pendant 18 h à 37°C. Les lectures spectrométriques ont ensuite été réalisées.

► **Bactéries utilisées**

21 souches bactériennes ont été utilisées :

1. *Bacillus subtilis atcc (american type culture collection) 6633*
2. *Bacillus cereus cip(collection institut pasteur) 5832*
3. *Staphylococcus aureus atcc 6538*
4. *Staphylococcus aureus sauvage 82*
5. *Staphylococcus aureus sauvage 83*
6. *Staphylococcus aureus sauvage 84*
7. *Staphylococcus aureus sauvage 85*
8. *Escherichia coli atcc 8739*
9. *Escherichia coli sauvage 163*
10. *Escherichia coli sauvage 164*
11. *Escherichia coli sauvage 165*
12. *Escherichia coli sauvage 166*
13. *Pseudomonas aeruginosa atcc 9027*
14. *Pseudomonas aeruginosa sauvage 1*
15. *Pseudomonas aeruginosa sauvage 2*
16. *Pseudomonas aeruginosa sauvage 3*
17. *Pseudomonas aeruginosa sauvage 4*
18. *Salmonella typhimurium cip 6062T*
19. *Salmonella species*
20. *Enterococcus hirae atcc 10541*
21. *Enterococcus faecalis*

X.2.3. Résultats

Aucune activité antibactérienne de l'extrait aqueux n'a pu être observée qu'elle que soit la concentration de l'extrait (Figure X-3, Figure X-4 et Tableau 39). Si les travaux de Mtolera en 1996 montrent de forts pouvoirs antibactériens pour *V. aegagropila* (issu de Tanzanie) et *V. utricularis*, et que de nombreuses algues de Méditerranée montrent également des capacités antibactériennes (Ballesteros *et al.*, 1992), nous n'avons

pu observé ces pouvoirs de la population de *V. aegagropila* de l'étang de Leucate à cette période de prélèvement (été). Il est possible que les algues de Leucate n'aient pas ces capacités antibactériennes ou encore que les algues récoltées en juin ne présentent pas ces capacités à cette période. Il faudrait reproduire cette expérience sur des individus prélevés dans des zones où elles sont en train de se dégrader (dans un milieu stressant), les algues présenteraient éventuellement des caractéristiques antibactériennes comme décrit dans les travaux de Mtolera et Semesi (1996).

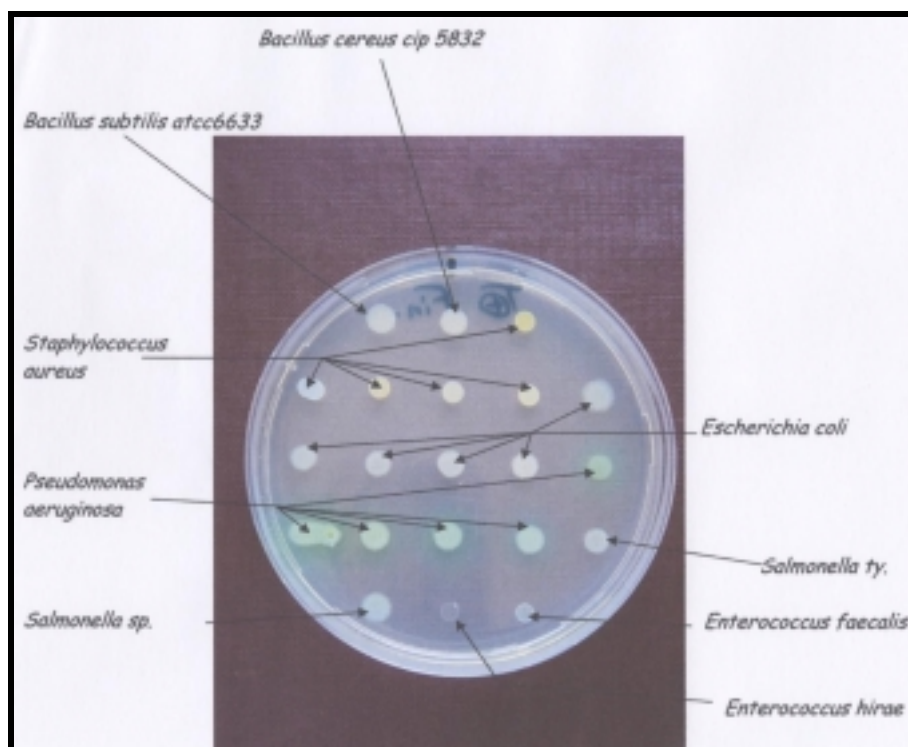


Figure X-3 : Boite de pétri et culture des bactéries (Témoin, sans extrait d'algues)

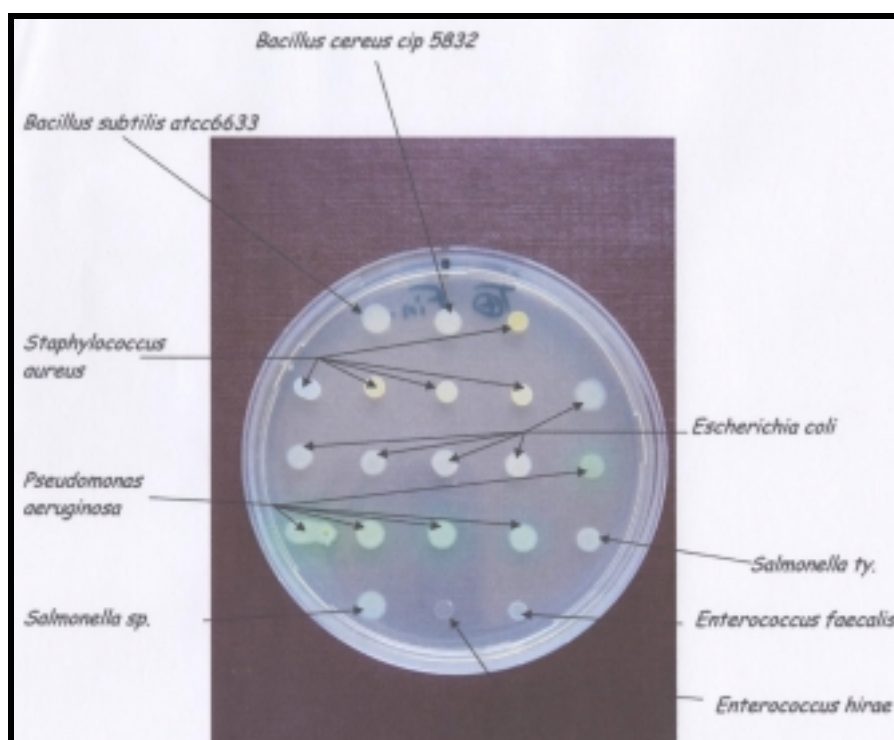


Figure X-4 : Boîte de pétri des cultures bactériennes (concentration la plus forte des extraits de l'algue)

	Témoin début	Témoin 4ml	200µl	100µl	10µl	1µl	0,1µl	Témoin fin
<i>Bacillus subtilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bacillus cereus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Staphylococcus aureus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Escherichia coli</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Salmonella typhimurium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Salmonella species</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Enterococcus hirae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Enterococcus faecalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+

14

Tableau 39 : Réponses antibactériennes des extraits de l'algues sur les différentes souches utilisées (+ pas d'inhibition de croissance, ++ inhibition de croissance observée, +++ forte inhibition de croissance)

X.3. Propriétés acoustiques, approche de cartographie par sondeur

X.3.1. *Protocole d'étude*

La cartographie des macrophytes a pu faire appel à des techniques halieutiques généralement réservées à l'étude des bancs de poissons. Récemment certains auteurs se sont intéressés à l'application de ces techniques pour cartographier les macrophytes (Agostini *et al.*, 2003).

En vue d'une éventuelle cartographie de *V. aegagropila* durant la campagne macrophyte de 2004 au sein du programme RSL, nous avons tenté d'identifier la réponse de l'algue au faisceau d'un sondeur acoustique. Une expérience *in vitro* a été montée en disposant un « tapis de *V. aegagropila* » dans un bac de 2500 litres de 1 mètre de profondeur. Un sondeur acoustique de 200 KHz a été utilisé afin de permettre un enregistrement de plusieurs échogrammes sans algue et avec un tapis d'algue de plus de 10cm de hauteur.

X.3.2. *Résultats*

Il apparaît de manière importante une réponse acoustique de *V. aegagropila*, réponse spécifique de -30 à -32 Db. L'échogramme présenté à droite (avec algue, Figure ci-dessous) permet une estimation de l'épaisseur du tapis et donc une estimation de la biomasse présente. Les tests *in vitro* sont ainsi concluants sur la possibilité d'approche cartographique de l'algue par sondeur.

D'autre part un test a été réalisé *in situ* durant une journée mais a été moins convaincant. En effet, la forte turbidité de l'eau ainsi que le mouvement du bateau, ont bruité fortement le signal. Il n'a pas été possible d'identifier ou bien de spécifier *V. aegagropila* du fond ou des autres macrophytes présents dans le milieu. De plus le mélange des populations d'algues observées durant la campagne 2004 (Ifremer, 2004) est très importants, avec des algues de différentes morphologie (filamenteuse, plates, buissonnantes...). Les limites de l'approche par sondeur se situent sur la quantification d'une couche de biomasse, mais ne permettent pas pour le moment de spécifier les macrophytes.

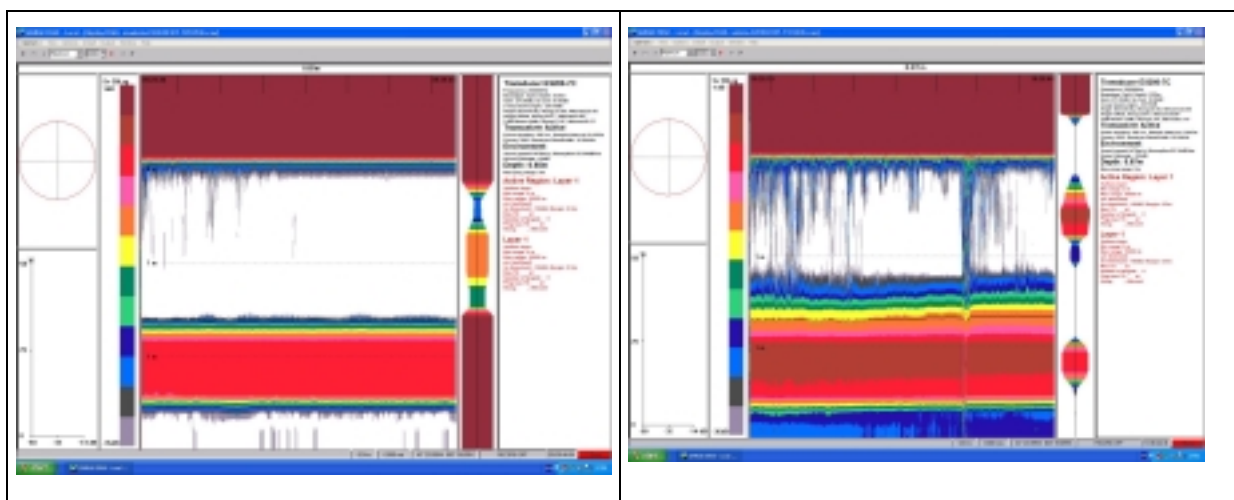


Figure X-5 : Echogramme au sondeur acoustique 200 KHz sans *V. aegagropila* (à gauche) et avec *V. aegagropila* sur le fond (à droite)

X.4. Rejet de carbone organique dissous par *V. aegagropila*

Dans la lagune de Salses-Leucate, Adbdulah M (.travaillant sur le cycle du carbone dans l'étang et la mer côtière) a observé de fortes valeurs en carbone organique dissous sans pour autant pouvoir identifier la source. La forte présence de *V. aegagropila* dans l'étang à suggérer que le métabolisme de l'algue puisse excréter du carbone organique dissous dans le milieu.

X.4.1. *Protocole*

Sept aquariums ont été remplis de 5 litres d'eau vieillie filtrée à 0,2 microns. Les concentrations initiales en phosphates, en nitrates ainsi que la masse d'algues fraîches placées sont exposées dans le tableau au dessous.

L'expérience a duré 10 heures et comporté une phase lumineuse de 5 heures puis ensuite une phase sombre de 5 heures. Dans chacun des aquariums, les prélèvements sont réalisés à 0, 1, 2, 5, 6,7 et 10 heures. Pour les analyses de sels nutritifs 30 ml ont été prélevés et 10 ml pour les analyses en carbone organique dissous. Les échantillons ont ensuite été filtrés à 2 microns GF/C, placés dans des flacons en verre préalablement grillés à 500°C pour les analyses COD et en plastique pour les sels nutritifs.

Numéro d'aquarium	Concentration initiale en nitrates	Concentration initiale en phosphate	Masse d'algue fraîche placée
Aquarium 1	4	2	148,84
Aquarium 2	4	2	174,43
Aquarium 3	10	2	149,95
Aquarium 4	10	2	155,1
Aquarium 5	50	2	148,9
Aquarium 6	50	2	179,7
Aquarium 7	4	2	0 (témoin)

Tableau 40 :Conditions initiales en nutriments et masse d'algue dans chacun des aquariums de l'expérimentation

X.4.2. *Résultats*

V. aegagropila ne semble pas rejeter du carbone organique dissous (Figure X-6). Le témoin de cette expérience (aquarium sans algue) varie fortement au cours de l'expérience et ne permet pas donc d'interpréter les fluctuations de DOC dans les aquariums avec des algues. Une contamination des flacons de prélèvements est sûrement en cause. Pour les sels nutritifs, on observe des relargages de nitrates dans les deux premières heures d'expérience (Tableau 41) comme pour les expériences de cinétiques et une absorption importante des phosphates.

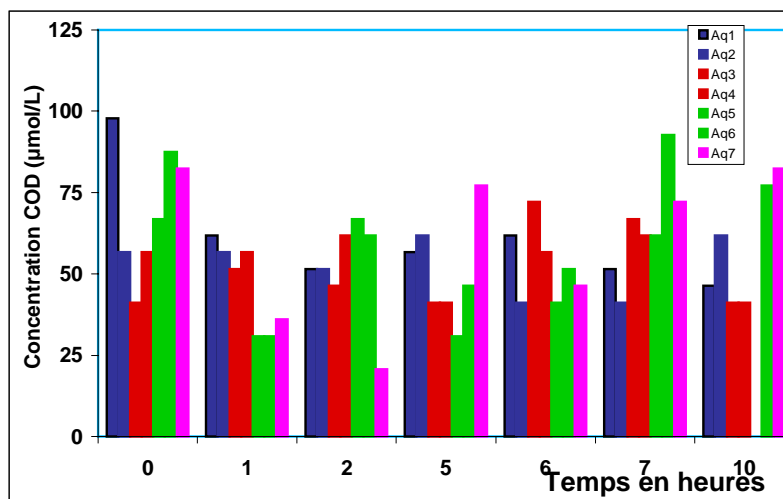


Figure X-6 : Evolution de la concentration en carbone organique dissous dans chacun des aquariums au cours de l'expérience

N° Aquarium	[NO ₃]	[NO ₃]	[NO ₃]	[PO ₄]	[PO ₄]	[PO ₄]
	(µmol/L) T0	(µmol/L) T1	(µmol/L) T2	(µmol/L) T0	(µmol/L) T1	(µmol/L) T2
Aq ₁	8,47	7,73	6,58	1,97	1,38	0,87
Aq ₂	11,09	6,83	4,49	2,48	4,45	0,65
Aq ₃	14,45	13,58	10,76	2,20	1,75	0,96
Aq ₄	14,27	13,63	9,93	2,37	1,77	1,13
Aq ₅	40,24	43,55	48,23	2,39	5,83	1,32
Aq ₆	41,02	43,79	48,56	5,69	1,61	0,73
Aq ₇	8,97	10,93	10,22	2,79	2,39	2,37

Tableau 41 : Absorption des nitrates et des phosphates par *V. aegagropila* durant les 2 premières de l'expérience (phase claire)

XI. Annexes 4 : Modélisation et phénomènes physiques

XI.1. Transport des algues dans la lagune de Salses-Leucate

Matrice de corrélation entre les flux observés et les kilomètres de vent soufflés.

	Vent secteur Nord	Vent secteur Sud	Vent secteur Est	Vent secteur Ouest
Flux Sud Surface	-0,29	-0,25	-0,42	-0,35
Flux Nord surface	-0,01	-0,51	-0,36	-0,22
Flux Sud Colonne	-0,31	0,05	-0,25	-0,22
Flux Nord Colonne	-0,10	0,13	0,08	-0,16

Tableau 42 : Matrice de corrélation entre la quantité de vent par secteur entre les échantillonnages et les flux d'algues.

	Vent secteur Nord	Vent secteur Sud	Vent secteur Est	Vent secteur Ouest
Flux Sud Surface	-0,16	-0,03	0,18	-0,07
Flux Nord surface	-0,11	-0,66	0,32	0,29
Flux Sud Colonne	-0,25	0,22	0,15	-0,15
Flux Nord Colonne	0,04	0,12	-0,08	-0,20

Tableau 43 : Matrice de corrélation entre la quantité de vent par secteur sur les 10 derniers jours avant l'échantillonnage et les flux d'algues.

	Vent secteur Nord	Vent secteur Sud	Vent secteur Est	Vent secteur Ouest
Flux Sud Surface	-0,14	0,16	-0,15	-0,24
Flux Nord surface	-0,27	-0,41	-0,05	0,34
Flux Sud Colonne	-0,15	0,31	0,03	-0,32
Flux Nord Colonne	0,03	0,14	-0,14	-0,27

Tableau 44 : Matrice de corrélation entre la quantité de vent par secteur sur les 5 derniers jours avant l'échantillonnage et les flux d'algues.

XI.2. Relation Coefficient d'absorption et turbidité

La turbidité est mesurée dans l'étang par le REPHY. Les données couvrent une large période (1995-2005). La lumière disponible pour la flore benthique dépend fortement de la turbidité de l'eau. Ainsi, pour bien estimer le forçage de lumière dans le modèle, nous avons tenter de trouver la relation entre le coefficient

d'absorption de la lumière et la turbidité (NTU). Une solution de Formazin à 4000 NTU a été utilisée pour fabriquer une solution fille à 100 NTU. Sachant que les mesures de turbidité dans l'étang de Sases-Leucate sont comprises dans l'intervalle [0-40 NTU], les étalons ont été réalisés à partir de la solution filles et ont les valeurs de turbidité suivantes : 0, 1, 2, 5, 10, 20, 30, 50 et 100 NTU.

Les mesures d'absorbances sont réalisées sur un spectromètre avec un trajet optique de 10 cm pour les trois longueur d'onde efficace pour les végétaux (Chlorophylle a, b et c). Les courbes sont présentées ci dessous :

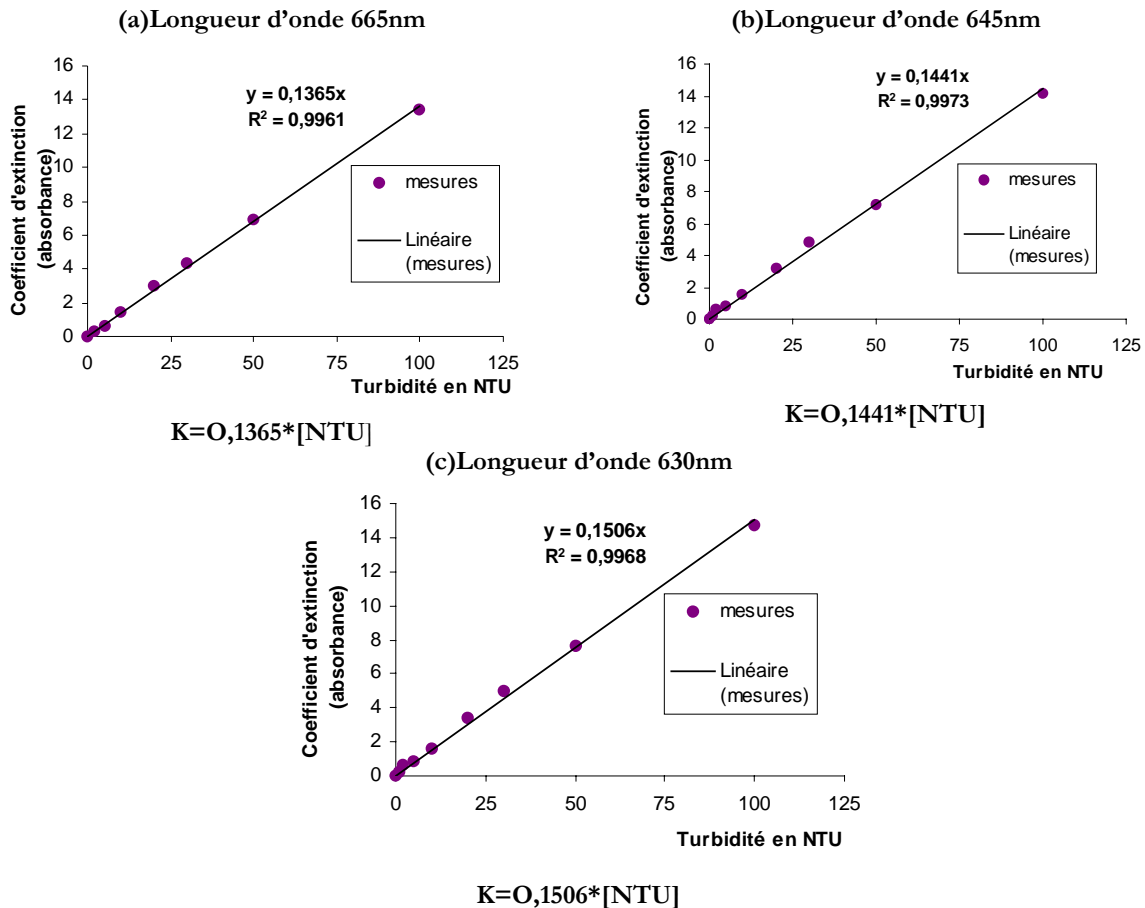


Figure XI-1 : Courbe d'étalonnage Absorbance-turbidité pour 3 longueurs d'onde ((a) : Chl a, 665nm ;(b) : Chl b, 645 nm ;(c) : Chl c, 630 nm)

La relation (a) 665 nm pour la chlorophylle (a) sera retenue pour estimer au cours de l'année le coefficient d'extinction pour les simulations.

XI.3. Paramétrisation flottabilité

Les observations de transports d'algues par la surface ont montré que les algues n'étaient plus transportées à partir du 15 octobre 2003 et pendant tout l'hiver. Les algues ne se retrouvent plus en surface, ce qui pour notre modèle signifie que les gains d'oxygène sont compensés par les pertes d'oxygène dans les algues par l'agitation du milieu.

Le champ moyen d'énergie cinétique turbulente a été calculé pour la période du 15 au 30 octobre 2003. Les productions photosynthétiques sont proches de $40 \mu\text{mol d'O}_2/\text{h/gPS}$ pour cette période. Nous avons ainsi pu estimer numériquement un coefficient $a = 40 / E_{\text{ct moyen}} \sim 12000$.

XII. Annexes 5 : Connaissances générales

XII.1. Fonctionnement du transport actif et passif

Les travaux de Touchette (2000) synthétisent très bien les besoins en nutriments des macrophytes, leurs capacités à les absorber ainsi que les mécanismes physiologiques impliqués.

On peut distinguer deux processus dans l'absorption d'ions ou de petites molécules par les cellules végétales, le transport passif et le transport actif. Pour le premier, il existe des canaux à ions des protéines porteuses au travers la membrane des cellules. Ce type de transport d'ions s'effectue dans le sens du gradient électrochimique et le débit suit la loi de fick : $DQ/dT = k.a.\Delta c$; k est le coefficient de diffusion, a la surface de diffusion, Δc la variation de concentration entre le milieu extérieur et intérieur. L'ammonium, le CO_2 , l'urée, le glycérol sont absorbé par transport passif. L'eau quant à elle suit un mouvement inverse au transport ionique entre le milieu intérieur (cellule) et extérieur.

Pour le transport actif, des protéines appelées pompes sont impliquées dans l'absorption des ions. Par exemple pour les nitrates, l'absorption active fait intervenir des pompes K^+ et des pompes rédox ATPase producteur d'ATP et de protons donnant l'énergie motrice protonique au processus absorption. Le transport actif s'effectue dans le sens inverse au gradient électrochimique et a un coût énergétique et métabolique. Ensuite la réduction des ions font intervenir des enzymes spécialisés comme la Nitrate-Réductase puis la nitrite-Réductase. Une fois réduite, la forme azotée est transformée en glutamine puis en amino acide par une réaction catalysée par la glutamine synthétase et la glutamate synthétase. Les lois (vitesse d'absorption en fonction de la concentration dans le milieu) de la cinétique d'absorption entre le transport actif et passif sont donc différentes. Cette loi est linéaire pour le transport passif, et de type Michaelis-menten pour le transport actif.

Pour le phosphore, les auteurs avance hypothétiquement l'existence de pompe (Touchette, 2000). Les processus cellulaires d'absorption du phosphore sont connus chez les végétaux possédant des rhizomes et des racines mais très mal connus chez les algues.

XII.2. Enquête génétique

► Récapitulation des connaissances sur l'algue :

Les séquences existantes sur les espèces *V. aegagropila* et *V. utricularis* ont été trouvées dans les travaux de Leliaert en 2003. Le gène LSU rARN a été séquencé pour les deux espèces et montre des différences minimales. *V. aegagropila* possède une séquence de 509 bases tandis que *V. utricularis* possède une séquence de 521 bases sur ce gène. Les différences sont notées en rouge sur les deux séquences (ci dessous). Elles sont présentes en début (9) et fin du gène (3), et 3 différences de bases sont situées entre la 30^{ème} et la 130^{ème} base.

V. aegagropila ~~~~~g attccccag taacggcgag cgaaaaggga **tw**agccagc atgaaaatca

V. utricularis **accaaccggg** attccccag taacggcgag cgaaaaggga **tc**agccagc atgaaaatca

V. aegagropila ccagcttgc tggtaattg agtctgcag ggcaactcct gggtggcgcg cggccaaagc

V. utricularis ccagcttgc tggtaattg agtctgcag ggca**ct**cct gggtggc**gtg** cggccaaagc

V. aegagropila atcttgaac agatgcctt agagggtgag agtcccctag gccaaagcaaa gcccttcacg

V. utricularis atcttgaac agatgcctt agagggtgag agtcccctag gccaaagcaaa gcccttcacg

V. aegagropila gaggctcac ggagagtcgg gttgttggg aatgcagccc caattgggtg gtaaacccca

V. utricularis gaggctcac ggagagtcgg gttgttggg aatgcagccc caattgggtg gtaaacccca

V. aegagropila tctaaggcta aataccggtg ggagaccgat agcaaaaaag tacctcgagg gaacgatgaa

V. utricularis tctaaggcta aataccggtg ggagaccgat agcaaaaaag tacctcgagg gaacgatgaa

V. aegagropila aagaccgctg gcaagcgagt gaaagagtgc atgaaattgt acagtgggaa gggatggcct

V. utricularis aagaccgctg gcaagcgagt gaaagagtgc atgaaattgt acagtgggaa gggatggcct

V. aegagropila ggcgtgatgc gcccggtat acccgctcg cggagccggt gaatacatcg ggggcttgca

V. utricularis ggcgtgatgc gcccggtat acccgctcg cggagccggt gaatacatcg ggggcttgca

V. aegagropila ggtgccgaca cgcgtggcgg gagattgcgg gcgctcgccg cccgtggcgc cgtcgcgct

V. utricularis ggtgccgaca cgcgtggcgg gagattgcgg gcgctcgccg cccgtggcgc cgtcgcgct

V. aegagropila gttgaggtcg atcgtgctt gtgcaaaact gcagcgac.. .

V. utricularis gttgaggtcg atcgtgctt gtgcaaaact gcagcgac**at a**

Tableau 45 : Séquence du gène LSU r-ARN pour *V. aegagropila* et *V. utricularis* (Leliaert *et al.*, 2003)

Il existe peu de différence entre les deux séries de Leliaert qui peuvent même être des erreurs de séquençage. Les deux échantillons proviennent de Tanzanie (Afrique de l'Est) mais il est difficile d'affirmer qu'il s'agit de deux espèces différentes.

► **Objectifs :**

V. aegagropila et *V. utricularis* sont deux espèces phylogénétiquement proches et ont une distribution géographique équivalente. Dans l'étang de Salses-Leucate, plusieurs hypothèses sont possibles concernant l'apparition de *V. aegagropila*. Premièrement, l'algue serait autochthone mais n'aurait pas été signalée. Deuxièmement, elle aurait été introduite accidentellement il y a 20 ans. Enfin, il est possible que *V. utricularis* (forme fixée en mer) se soit développée dans l'étang (après l'ouverture des graus de l'étang) sous une forme libre en boule. L'objectif de cette étude serait de vérifier que les algues du genre *Valonia* présente à Leucate, dans l'Ayrolle et à Thau sont de l'espèce *aegagropila* ou *utricularis* et ainsi d'essayer de répondre aux hypothèses posées.

► **Echantillonnage :**

Les échantillons proviennent : de l'étang de Leucate, de l'étang l'Ayrolle, de l'étang de Thau, de la mer Méditerranée sur les côtes de Banyuls (Pyrénées orientales).

► **Sélection d'amorces :**

La sélection d'amorces se fait par rapport à la séquence LSU r-ARN de *V. aegagropila* (la plus courte des deux) et peut se réaliser à partir d'outils informatiques: <http://www.dsi.univ-paris5.fr/bio2/PCRProg.html>. Les amorces dans notre cas doivent se situer entre la 30^{ème} et 170^{ème} base de la séquence *V. aegagropila* (partie où se situe le maximum de différence entre *V. utricularis* et *V. aegagropila* (Tableau 45)).

RESUME

Depuis 1980, est observée dans l'étang de Salses-Leucate l'expansion d'une macro-algue verte : *Valonia aegagropila* (C. Agardh). En 2004, elle était présente sur la presque totalité de la moitié nord de la lagune avec des biomasses importantes (jusqu'à 600 gPS/m²). L'algue envahit et érode également la couverture d'herbiers garant de la biodiversité, de la productivité et de la stabilité de l'écosystème. *V. aegagropila* se reproduit essentiellement de manière végétative (fragmentation des thalles) et possède la particularité de retenir de l'oxygène de la photosynthèse dans sa structure sphérique. Cet oxygène piégé lui donne la possibilité de mouvement sur la verticale et d'être transportée dans le domaine par les courants. Les conditions physico-chimiques de l'étang présentent de fortes variations saisonnières en salinité, en température et en turbidité, ainsi que des apports nutritifs faibles : la production primaire est principalement limitée par le phosphore. Il existe malheureusement peu d'informations sur *V. aegagropila* ainsi que trop peu de connaissances sur son écophysiologie. Elle semble vivre dans des milieux plutôt oligotrophe dans des régions tropicales à sub-tropicales.

Ce travail basé sur une approche d'observations de terrain, d'expérimentations en milieu contrôlé (en laboratoire) et de modélisation des processus, a permis d'une part d'explorer les capacités adaptatives physiologiques de *V. aegagropila* aux conditions environnementales de l'étang et d'autre part de mettre à jour les modes de fonctionnement de la dynamique spatio-temporelle de la population. Les capacités de croissance ont été mesurées sur un large spectre de température et de lumière. Les capacités d'absorption des sels nutritifs dans l'eau et les facultés de l'algue à stocker l'azote et le phosphore dans ses tissus ont également été étudiées. D'autre part, un modèle de dynamique des populations a été conceptualisé puis développé. Les processus pris en compte dans ce modèle sont la croissance de l'algue (modèle à quota interne), la flottabilité de l'algue et la mortalité par surdensité. Ces processus ont été paramétrés en majeure partie par des expérimentations réalisées en laboratoire. Ce modèle 0D a par la suite été couplé au modèle hydrodynamique MARS3D (modèle Ifremer) mis en place sur la lagune de Salses-Leucate, utilisant deux grilles de calcul (160m ou de 80m de résolution). Les simulations réalisées permettent d'appréhender les capacités spatio-temporelles de la croissance de l'algue dans l'étang, le turnover annuel de la biomasse totale et les attracteurs de biomasse du système sous différents événements météorologiques. Ces résultats sont comparés avec les répartitions cartographiques de la population observées *in situ* en 1999 et 2004 et des flux de biomasses mesurés au cours d'observations de terrain entre juin 2003 et septembre 2004.

L'ensemble des résultats montre d'une part une adaptation de l'algue à évoluer dans un milieu pauvre en phosphore et d'autre part une croissance annuelle de la biomasse totale qui est principalement contrôlée par les apports hivernaux en sels nutritifs dans la lagune. Les résultats des simulations montrent également que *V. aegagropila* semble occuper à présent la majeure partie des zones favorables à sa croissance. Il est également montré que si sa capacité de mouvement peut favoriser la dispersion d'individus dans la lagune et accélérer la croissance de la population pour de faibles biomasses initiales, cette même capacité de mouvement joue plutôt un rôle de régulation de la population lorsque la biomasse totale devient importante. On peut penser que le risque de colonisation de l'herbier à zostère de la partie sud de la lagune (bassin de Salses) est limité.

Ce travail ouvre enfin des perspectives de recherche sur l'amélioration du modèle de dynamique des populations de l'espèce, sur de nouvelles expérimentations à réaliser ou encore sur la surveillance écologique du milieu. Des propositions sont faites pour concevoir un modèle écologique confrontant les capacités physiologiques des macrophytes (algues vertes, *Valonia* et zostères) afin d'appréhender les phénomènes de compétitions et les modes de fonctionnement du réseau trophique de la lagune de Salses-Leucate. Des pistes sur la valorisation de la matière algale de *V. aegagropila* sont enfin proposées.

Mots clés : *Valonia aegagropila*, lagune de Salses-Leucate, dynamique des populations, algue verte, écophysiologie, espèce invasive, modèle hydrodynamique, modèle à quota interne