direction de l'environnement et de l'aménagement littoral

Michel Merceron

Découvrez plus de documents accessibles gratuitement dans Archimer

# fremer

# Marées vertes en Bretagne : état actuel des connaissances

publié dans les actes du colloque

Pollutions diffuses : du bassin versant au littoral Ploufragan, 23-24 septembre 1999

# Colloque "Pollutions diffuses : du bassin versant au littoral"

Ploufragan, 23-24 septembre 1999

\_\_\_\_

# Marées vertes en Bretagne : état actuel des connaissances

Michel Merceron Ifremer, B.P. 70, 29280 Plouzané, France

**Résumé** – Des dizaines de plages sableuses de Bretagne sont le siège d'une prolifération d'algues vertes (*Ulva*) durant le printemps et l'été. Pour le total des sites où la prolifération est importante, elle a atteint 20 000 t de poids frais en 1997 au moment de son maximum. Ces "marées vertes" ont lieu tous les ans à peu près aux mêmes endroits. Elles constituent une nuisance très importante pour le tourisme local. Dans beaucoup de communes concernées les algues échouées et pourrissantes sont ramassées et évacuées (43 000 m³ au total en 1997). L'essentiel de la croissance des algues se tient entre la zone de déferlement et le sable découvert. La prolifération requiert trois conditions simultanées : 1) une plage sableuse de faible pente, 2) un courant résiduel faible (c'est-à-dire après filtrage du va-et-vient de la marée), 3) un flux d'azote même modéré (ammoniaque ou nitrate). Les formes intensives de l'agriculture sont de loin les causes principales des flux croissants d'azote sur les sites de marée verte. Cette prolifération d'ulves a été modélisée dans deux baies bretonnes. La tendance actuelle du phénomène est à l'aggravation, plutôt visible dans des zones plus profondes, au-delà de celle du déferlement. L'impact écologique n'est pas encore établi.

Mots-clés: algues marines, ulves, prolifération, eutrophisation, Bretagne

Abstract - On tens of sandy beaches of Brittany, a green seaweed (Ulva) blooms during spring and summer. In the sites where the proliferation is the most important, the total biomass amounted to 20 000 t of wet weight in 1997, at the time of maximum. These "green tides" occur every year in nearly the same locations. They have a very harmful impact on local tourism. In many communes, beached and rotting algae are collected and dumped (43 000 m³ as a whole in 1997). The main development of biomass takes place between the surf zone and the bare sand. The outbreak requires three coexisting conditions: 1) a sandy beach gently sloping, 2) a weak residual current (i.e. once the tidal back and forth movement has been filtered), 3) a nitrogen loading, even moderate (ammonium or nitrate). The intensive forms of agriculture are by far the main sources of increasing loadings of nitrogen to the sites of green tides. This Ulva proliferation was modeled in two Brittany bays. The present tendency is an increase, particularly towards deeper locations beyond the surf zone. Ecological impact is not yet well documented.

Keywords: marine algae, Ulva, proliferation, eutrophication, Brittany

#### Introduction

Les proliférations d'ulves sur les plages bretonnes sont connues du public sous le nom de "marées vertes". Il s'agit d'algues vertes qui, en période printanière et estivale, s'accumulent sur l'estran en quantités très importantes, sur des épaisseurs allant jusqu'à plusieurs décimètres. Elles se tiennent également dans les premières vagues, où lorsqu'elles sont en grande densité, elles amortissent ou suppriment le déferlement. Dans les nombreux sites touristiques qu'elles affectent, elles font l'objet de ramassages intensifs lors de la saison. Il s'agit d'une forme d'eutrophisation marine côtière, provoquée par un enrichissement excessif des eaux en nutriments. Cette biomasse algale, parfois énorme, finit par se décomposer et/ou se disperser en grande partie à la fin de la belle saison.

## **Aspects quantitatifs**

#### En Bretagne

La quantification du phénomène peut être traitée sous deux aspects différents : l'observation du stock instantané au moment présumé de son maximum annuel, et le cubage cumulé des ramassages annuels (Merceron, 1998).

La première approche consiste à quantifier les proliférations d'ulves littorales en juin-juillet lorsque les biomasses sont présumées être à leur maximum (CEVA, 1997a). Des clichés aériens, traités numériquement, et couplés à des pesées de biomasse par unité de surface sur les plages permettent d'obtenir une appréciation correcte des tonnages en place (CEVA, 1997b). En observant le stock de façon ponctuelle à son maximum, l'accroissement annuel de la biomasse est en principe appréhendé. Cela suppose implicitement 1) une quasi absence de stock hivernal, 2) une mortalité négligeable durant la période de croissance, 3) une croissance annuelle achevée au moment de l'observation, 4) un stock non soumis à prélèvements ou apports extérieurs.

La deuxième approche consiste à additionner les cubages ramassés par les municipalités riveraines au cours de l'été. Il s'agit de la somme des récoltes successives, qui ne peut pas être réellement comparée à l'état instantané précédent. Un mètre cube d'ulves ramassées correspond à environ 0,8 t de poids frais d'ulves, compte tenu du sable enlevé en même temps que les algues.

Les deux types de quantification sont complémentaires et présentés dans le tableau 1 pour les années 1997 et 1998.

Tableau 1 - Biomasse instantanée (juin ou juillet), et cumul des ramassages estivaux (de mi-juin à mi-septembre) sur le littoral breton.

	1997	1998
Stock instantané (t) En poids frais égoutté	18 860	21 030
Volume ramassé par saison (m³)	42 800	38 110

Les ramassages sont affectés par plusieurs biais, dont, entre autres, la volonté et les moyens techniques et financiers des communes touchées par le phénomène, qui sont variables selon les sites. De plus, on ignore l'effet favorisant la repousse qui est logiquement provoqué par la diminution de densité des ulves due au ramassage (meilleur accès à la lumière et aux nutriments). Il est peu probable que les ramassages réduisent le reliquat d'algues à une quantité assez faible pour retarder beaucoup la repousse.

Concernant l'observation des stocks instantanés, une amélioration des techniques de terrain et du traitement des clichés aériens a conduit à des évaluations moins importantes que celles avancées

lors d'estimations antérieures (15 - 20 000 t au lieu de 100 000 t). Pour des raisons de disponibilité d'avion, il n'est cependant pas toujours possible d'effectuer les observations avant le début des ramassages estivaux, d'où un risque de sous-estimation. D'autre part des fluctuations importantes des échouages, visuellement constatées dans certains sites, en baie de Douarnenez notamment, obligent à penser que le système plage-premières vagues est en fait parfois l'objet d'échanges latéraux (avec les plages voisines) et/ou transversaux (avec des zones plus profondes) (Coïc, 1998).

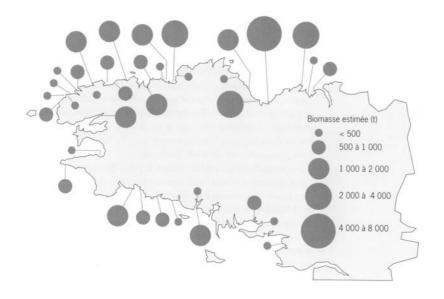


Figure 1 : Sites de prolifération d'ulves en Bretagne en 1997 (d'après CEVA, 1997a).

Au delà de la quinzaine de sites où une quantification précise a été pratiquée, plusieurs dizaines d'autres sites sont touchés à un degré moindre et font l'objet d'un simple inventaire (figure 1) (CEVA, 1997a). Leur nombre, autour d'une quarantaine, montre une relative stabilité depuis quelques années. La valeur de 15 à 20 000 t d'ulves observées ponctuellement correspond donc à un minimum.

#### Ailleurs

Tableau 2 - Autres sites de prolifération d'algues vertes en Europe.

Site	Genre algal	Référence
Fjord de Roskilde (DK)	Ulva	(Geertz-Hansen et al, 1993)
Veer Meere (NL)	Ulva et Chaetomorpha	(Malta & Verschuure, 1997)
Langstone Harbour (GB)	Ulva et Enteromorpha	Soulsby et al, 1985)
Arcachon (F)	Monostroma	(Auby, 1994)
Estuaire de Mondego (P)	Enteromorpha	(Flindt et al, 1997)
Estuaire de Palmones (E)	Ulva	(Hernandz et al, 1997)
Etang de Thau (F)	Ulva et Monostroma	(Gerbal, 1994)
Lagune de Venise (I)	Ulva	(Sfriso et al, 1989)

D'autres régions du globe sont affectées par ce type d'eutrophisation à macroalgues vertes. Le tableau 2 présente les autres principaux sites européens. Une revue complète a été effectuée (Morand et Briand, 1996).

A titre indicatif, la lagune de Venise, vaste étendue d'environ 500 km² et de très faible profondeur (1 m), abritait en 1987 dans sa partie centrale un tonnage record d'ulves estimé à 500 000 t. Le bassin d'Arcachon contenait environ 20 000 t de *Monostroma* en 1992 et 1993 (Auby, 1994).

# Le phénomène de prolifération

En Bretagne, deux espèces d'ulves sont sujettes à prolifération : *Ulva rotundata* et *Ulva armoricana*, cette dernière ayant été récemment décrite (Dion *et al.*, 1998). Certaines plages abritent l'une ou l'autre espèce, d'autres plages un mélange des deux, sans que la causalité de la répartition soit établie.

Dans l'ensemble des sites, l'essentiel de la croissance des algues vertes se produit entre la mi-avril et la mi-juillet. Elle a lieu très localement, en suspension dans les premières vagues, entre la zone de déferlement et l'estran découvert. La faible épaisseur d'eau jointe à l'albédo du sable clair assure un éclairement et un échauffement précoces et importants. De plus, l'apport nutritif véhiculé par le cours d'eau afférent est peu dilué à cet endroit. L'hydrodynamisme du déferlement est susceptible de fractionner les thalles les plus grands et de maintenir ainsi un taux de croissance important. En effet, l'accroissement des thalles se faisant surtout par leur périphérie, les plus petits ont un rapport périmètre/surface plus favorable.

Les échouages et les reprises d'ulves sur l'estran exondé se produisent au gré des circonstances : énergie des vagues, présence de ripple-marks, vent, courants à la base du coin de marée, position dans le cycle vive-eau/morte-eau, dessèchement des algues échouées, etc.. La disposition des sites par rapport aux principaux facteurs de déplacement - les vagues et le vent - est variée. Les conditions météorologiques ont évidemment une influence prépondérante dans les sites les plus ouverts.

Le genre *Ulva* présente une très grande plasticité physiologique qui lui confère un avantage dans la compétition interspécifique. La minceur du thalle et l'importance du rapport surface/volume autorise des échanges importants avec le milieu ambiant. Parmi les algues vertes à croissance rapide, *Ulva sp.* est réputée pouvoir extraire du milieu et stocker des réserves d'azote importantes, ce qui lui est très favorable lorsque les apports sont irréguliers (Pedersen et Borum, 1996). Ce genre est capable de s'adapter à des éclairements faibles ou élevés (Henley *et al.*, 1991; Hennessy, 1991; Sand-Jensen, 1988a; Sand-Jensen, 1988b). Des auteurs signalent que l'espèce présente en Hollande peut supporter une température de -5°C durant deux semaines à l'obscurité, et reprendre ensuite sa croissance lorsque les conditions redeviennent favorables (Kamermans *et al.*, 1998). Cette faculté permettrait aux thalles enfouis de passer l'hiver et de constituer, pour certains d'entre eux, l'inoculum de la prolifération suivante.

Le rôle limitant de l'azote dans la prolifération des ulves a été démontré (Piriou et Ménesguen, 1992; Sfriso *et al.*, 1988). En baie de Saint-Brieuc, la corrélation entre les flux azotés de juin et l'importance des marées vertes de chaque année est nette alors que la relation avec les flux de phosphore est inexistante (figure 2).

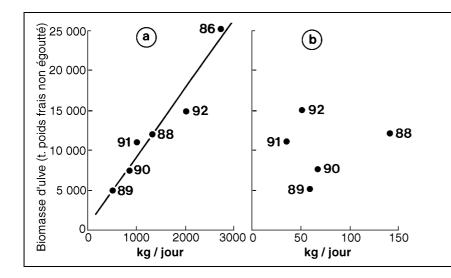


Figure 2 : Relations entre la biomasse annuelle maximale d'ulves en baie de Saint-Brieuc et les flux nutritifs sur le site en juin.

- (a): flux d'azote;
- (b) (b) : flux de phosphore ; (d'après Ménesguen & Piriou, 1995).

Par ailleurs, l'évolution des contenus internes des ulves en azote et phosphore (quota) par rapport aux seuils respectifs d'arrêt de croissance le montre également (figure 3).

Le stock de phosphore adsorbé sur les sédiments marins rend vains les essais de contrôle de la prolifération par une limitation des apports de cet élément au milieu côtier par déphosphatation des effluents urbains (Cann, 1993). L'origine de l'azote, issu des bassins versants débouchant sur des sites à marées vertes, a été établie par des bilans des excédents d'origines agricole, domestique, piscicole et industrielle (Piriou *et al.*, 1993). Il s'avère que les excédents provenant de l'agriculture sont très fortement majoritaires (figure 4). Les exceptions sont le fait de rejets de quelques stations d'épuration.

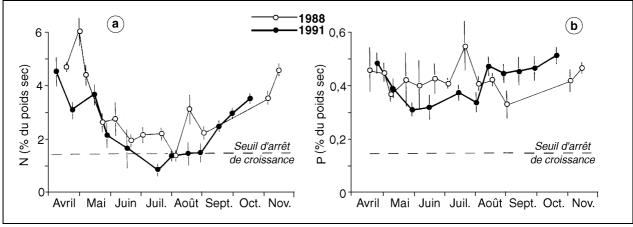


Figure 3 : Evolution printanière et estivale de la teneur tissulaire des ulves en nutriments en baie de Saint-Brieuc. (a) azote, (b) phosphore (d'après Ménesguen & Piriou, 1995).

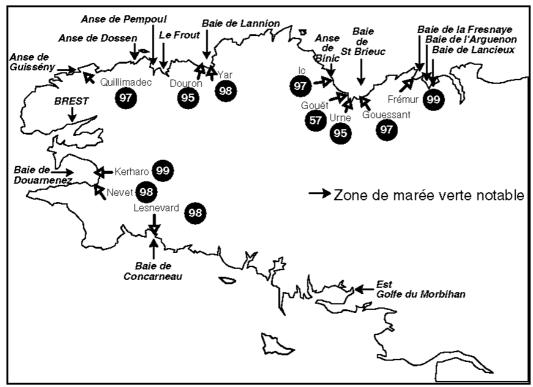


Figure 4 : Pourcentages de l'origine agricole dans les excédents azotés des bassins versants à ulves. Les cours d'eau sont symbolisés par des flèches à pointe évidée.

Un modèle général d'eutrophisation marine, développé à l'IFREMER grâce au logiciel ELISE, a été adapté au cas des marées vertes. Son application a été réalisée en deux sites (Ménesguen, 1998). En baie de Lannion, il a permis de corroborer le résultat d'un modèle hydrodynamique en prouvant la responsabilité exclusive des apports de deux cours d'eau sur sept (le Yar, et secondairement le Roscoat). L'exploration de différents scénarios montre que la réduction des marées vertes à la moitié de son importance actuelle nécessiterait une division des flux azotés du Yar par quatre. Le résultat de l'application du modèle à la baie de Saint-Brieuc est moins net.

La tendance d'évolution actuelle de la prolifération doit être appréciée sur plusieurs années pour s'affranchir des variations d'origine météorologique. Il semble que l'on soit toujours en phase d'aggravation, même si elle est moins rapide qu'auparavant. Les tonnages observés ponctuellement sur les sites les plus atteints semblent à peu près stabilisés. Il se pourrait que la production d'algues y soit actuellement autolimitée du fait de la diminution d'éclairement provoquée par l'accumulation des thalles. En revanche la mise en évidence d'un important stock offshore en baie de Douarnenez et les indices d'une telle présence ailleurs laissent penser à une forme d'extension du phénomène vers le large. D'autre part, il semble que la durée de la présence des algues sur les sites tend à s'allonger, et que ceux qui sont seulement inventoriés, car moins touchés, abritent des tonnages croissants.

# Conséquences

#### **Ecologiques**

Les conséquences écologiques des proliférations d'ulves ont été peu étudiées en France.

#### - Populations échouées sur l'estran

Celles-ci constituent une forme de stockage de l'azote et du phosphore sous une forme organique. Lors de la consommation et/ou de la décomposition de ces algues - principalement au cours de l'été et de l'automne - ce stock nutritif est progressivement libéré dans l'eau. Il peut être réutilisé plus ou moins rapidement par une nouvelle production végétale (phytoplancton ou macrophyte).

Lorsque les échouages se font sur les hauts de plage, ils sont stables entre deux vives-eaux. Ils présentent souvent une épaisseur suffisante pour qu'une décomposition anaérobie ait lieu à leur base. Ainsi, la faune endogée sous-jacente est privée d'oxygène et irriguée par les jus de fermentation, ce qui est lui très néfaste. Néanmoins, le caractère souvent opportuniste de la faune d'estran, lié à l'instabilité intrinsèque du milieu, laisse présumer une recolonisation rapide une fois la plage libérée de ses échouages.

Il faut également mentionner la libération dans l'atmosphère de composés volatils soufrés malodorants et polluants  $(H_2S)$ .

#### - Populations immergées

Elles constituent également un stock nutritif plus ou moins immobilisé localement, et libérant son contenu avec retard. Les fortes biomasses algales en jeu dans ces zones plutôt calmes ont logiquement pour effet de faire varier fortement la teneur en oxygène dissous entre le jour et la nuit. La faune endogée subirait une diminution de sa diversité et de sa biomasse, tandis que l'épibenthos verrait sa biomasse et son nombre d'individus augmenter (Nicholls, 1981). En fait l'impact sur la faune épigée serait plus ambigu. Des mortalités rapides de larves de trois espèces de crabes d'estuaire ont pu être provoquées expérimentalement par la conjonction d'une hypoxie et du relargage par les ulves d'une substance toxique indéterminée (Johnson et Welsh, 1985).

En revanche, par le camouflage qu'elles procurent, ces algues peuvent diminuer fortement le taux de prédation des jeunes crabes par les poissons (Wilson *et al.*, 1990). D'autre part, les ulves sont une nourriture très appréciée par des crustacés brouteurs de petite taille (amphipodes et isopodes). Dans le fjord de Roskilde, une baie de l'état de Washington et la lagune de Venise, ils consomment une très forte proportion de la production annuelle d'ulves (Geertz-Hansen *et al.*, 1993; Price et Hylleberg, 1982; Sfriso et Marcomini, 1996).

#### b/ Conséquences économiques et culturelles

Outre les coûts de ramassage, les marées vertes constituent une des atteintes provenant de l'agriculture intensive, au même titre que l'altération de la qualité de l'eau potable par le nitrate et les pesticides, celle de l'air par l'odeur du lisier, l'ammoniac, etc..

#### - Ramassages

Les cubages et les coûts des ramassages sont présentés à la figure 5. Après avoir culminé en 1991 et 1992, ils représentent actuellement 43 000 m³ et 2 MF environ. Les dépenses sont engagées par les communes riveraines. Elles se font rembourser par les Conseils Généraux au taux de 80 % dans les Côtes-d'Armor, et de 60 à 72 % dans le Finistère selon la taille de la commune.

La valorisation par compostage ou méthanisation de l'ulve n'ayant pas encore fait la preuve de sa rentabilité économique, la destination des volumes ramassés reste le plus souvent la mise en décharge et l'épandage sur les terres agricoles. La réglementation européenne stipule qu'à partir

de 2002, seuls les déchets ultimes (donc non susceptibles de traitement) seront acceptés en décharge. Ce n'est pas le cas des algues vertes qui sont techniquement compostables. Dans l'alternative de leur épandage agricole, elles se trouveront en concurrence avec les boues de station d'épuration et les déjections d'élevage.

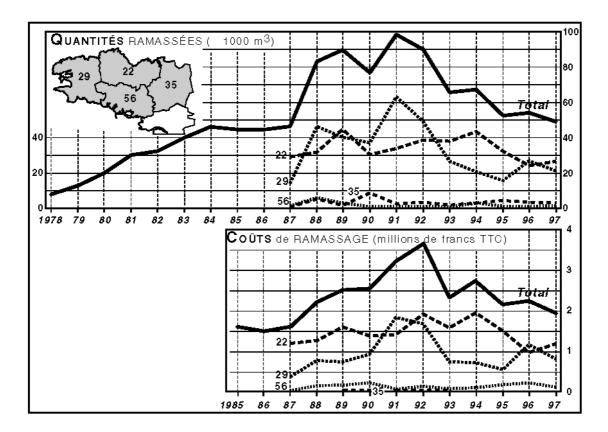


Figure 5 - Quantités d'ulves ramassées en Bretagne et coûts de collecte (d'après données CEVA).

#### - Tourisme

La prolifération des algues sur les plages provoque une forte gêne ou une impossibilité d'y pratiquer la plupart des loisirs habituels : baignade, pêche, jeux de plage, etc.. Du fait de leur odeur fétide elles affectent également les loisirs proches, tels que la randonnée pédestre sur les sentiers côtiers, et la simple résidence. Or, l'essentiel du tourisme breton se fait sur la bande côtière (85 % dans les Côtes d'Armor). Actuellement la fréquentation touristique tend à devenir plus mobile et improvisée. L'abandon des sites touchés est illustrée par la diminution drastique du nombre d'hôtels à Saint-Michel-en-Grève (22) - de six à un en 30 ans. La valeur patrimoniale du foncier, de l'immobilier et des fonds de commerce des zones atteintes est évidemment diminuée.

Dans un contexte touristique globalement favorable à la Bretagne depuis plusieurs années, la perte de substance ainsi occasionnée est finalement assez peu visible dans les chiffres régionaux. Cela tient peut-être à un effet de report sur les sites indemnes. Cela peut aussi être dû au faible nombre de données chiffrées existantes concernant cet impact sur le tourisme. Il est vrai que les structures départementales et régionale de cette activité économique restent légères au regard du chiffre d'affaires direct (12 milliards de francs en 1998). De plus, les acteurs du tourisme sont partagés sur l'opportunité d'étudier cet impact, le risque étant de pointer l'attention du public sur ce handicap et d'aggraver ainsi ses effets. Ainsi 19 communes costarmoricaines sont concernées par les marées vertes, mais au cours d'une enquête générale sur la caractérisation du tourisme breton, 9 seulement les ont signalées comme posant problème.

#### - Ressources marines vivantes

Dans les zones conchylicoles atteintes, le placage des ulves sur les mollusques élevés sur bouchots, en pochons ou à plat sur le sol diminue le renouvellement de l'eau et l'apport de nourriture au cheptel. De plus il augmente la quantité de travail, donc le coût de l'élevage.

L'absorption des sels nutritifs en solution par les macroalgues prive d'autant le phytoplancton de nutriment. Ainsi dans la lagune de Venise, ulve et phytoplancton semblent s'exclure (Sfriso *et al.*, 1989). Néanmoins, le développement et l'échouage des ulves constituent une immobilisation et un stockage temporaire de nutriments. Ceux-ci seront relargués en été et en automne lors de la diminution de la biomasse, au moment où les apports terrestres sont à leur minimum. On peut donc logiquement penser à un rôle de soutien du phytoplancton de cette saison. Malheureusement, à cette période, c'est le groupe des Dinoflagellés qui prédomine et il est *a priori* moins profitable aux mollusques que les diatomées printanières. Par ailleurs, il inclut la plupart des espèces toxiques.

Les plages à faible pente sont souvent la continuation de fonds sableux infralittoraux également peu pentus. Ces zones sont généralement des nourrisseries de poissons plats, Des juvéniles ont été d'ailleurs fréquemment rencontrés lors de la quantification du stock offshore de la baie de Douarnenez. Pour statuer sur le solde positif ou négatif du rôle des marées vertes vis-à-vis de cette fonction de nourrisserie, les connaissances actuellement disponibles ne sont pas suffisantes.

#### - Image régionale

Les marées vertes sont à la fois visibles et odorantes. L'altération des paysages (où le contraste de couleur dû au sable est amoindri ou supprimé), et l'odeur fétide qui s'en dégagent constituent un emblème disgracieux pour la région. Cette tache gâte l'image positive de la Bretagne, basée sur l'authentique et le naturel. Le phénomène atteint son maximum lors de la saison touristique, lorsque la notoriété de la région est à son sommet. Outre le tourisme, cette tache affecte toute l'activité, tous les produits et l'attractivité de la région vis-à-vis de l'extérieur. L'attachement des bretons à leur territoire en subit aussi l'effet. Le fait que cet aspect soit difficile à quantifier avec précision ne suffit pas à masquer son importance.

#### **Conclusion**

Le constat des marées vertes et la description du phénomène et de ses origines ont été établis depuis une douzaine d'années. L'augmentation des flux de nitrate provenant de l'intensification de l'agriculture bretonne en est la cause. Un modèle mathématique de ces proliférations a été construit et appliqué aux baies de Lannion et Saint-Brieuc. Avec cet outil, il est possible de simuler les effets sur les marées vertes que l'on peut attendre de différents scénarios d'abattement des flux de nitrate, selon les sites d'application.

Durant cette douzaine d'années, le phénomène s'est amplifié, et la lutte effective n'a pas dépassé le ramassage. En 1999, des actions significatives de reconquête de la qualité de l'eau sont sur le point d'être engagées par l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne et la Région sur plusieurs bassins versants tests touchés par les marées vertes.

Pour juguler les marées vertes, il est évidemment nécessaire que les efforts de restauration de la qualité de l'eau soient suffisamment intenses pour parvenir à inverser la tendance actuelle à l'aggravation. Jusqu'ici la collectivité a enduré cette atteinte au littoral comme une partie du prix

à payer pour le développement d'une agriculture très intensive. Le simple aménagement de ce système agricole dans une direction plus respectueuse de l'environnement suffira-t-il à redresser la situation, ne serait-ce qu'à long terme ? La question reste posée.

## Références bibliographiques

- Auby, I., 1994. Etude de la prolifération des algues vertes dans le bassin d'Arcachon. Rapport IFREMER CEMAGREF SSA SABARC, 163 pp.
- Cann, C., 1993. Etude de l'évolution des flux de phosphore apportés au littoral par un cours d'eau (exemple du Yar en baie de Lannion). Rapport de contrat Ifremer-Cemagref, 46 pp.
- CEVA,1997a. Etude d'inventaire des sites de prolifération d'algues vertes sur le littoral breton. 97/2 431 402/C, Rapport CEVA, 24 pp+ annexes.
- CEVA, 1997b. Expérimentation d'une méthode d'évaluation "automatique" des biomasses d'algues vertes à partir de photographies aériennes scannerisées. Rapport CEVA, 31 pp + annexes.
- Coïc, D., 1998. Suivi des flux de nitrate en baie de Douarnenez au cours du printemps-été 1998. 97 2 431409 DEL, Rapport EEL, 20 pp+ annexes.
- Dion, P., Reviers, B. de., et Coat, G., 1998. *Ulva armoricana sp.nov*. (Ulvales, Chlorophyta) from the coasts of Brittany (France). I. Morphological identification. Eur. J. Phycol., 33, 73-80.
- Flindt, M. R., Kamp-Nielsen, L., Marques, J. C., Pardal, M. A., Bocci, M., Bendoricchio, G., Salomonsen, J., Nielsen, S. N., et Jorgensen, S. E., 1997. Description of the three shallow estuaries: Mondego River (Portugal), Roskilde Fjord (Denmark) and the lagoon of Venice (Italy). Ecological Modelling, 102, 17-31.
- Geertz-Hansen, O., Sand-Jensen, K., Hansen, D. F., et Christiansen, A., 1993. Growth and grazing control of abundance of the marine macroalga, *Ulva lactuca* L. in a eutrophic Danish estuary. Aquatic Botany, 46, 101-109.
- Gerbal, M., 1994. Analyse spatio-temporelle des peuplements phytobenthiques des substrats meubles de l'étang de Thau (Hérault, France), Thèse d'état.
- Henley, W. J., Levavasseur, G., Franklin, L. A., Lindley, S. T., Ramus, J., et Osmond, C. B., 1991. Diurnal responses of photosynthesis and fluorescence in *Ulva rotundata* acclimated to sun and shade in outdoor culture. Marine Ecology Progress Series, 75, 19-28.
- Hennessy, M., 1991. The efficiency of two aquacultural effluent treatment systems in use in Scotland. Aquaculture and the Environment, Intern. Conf, Aquaculture Europe '91. Dublin, 142-143.
- Hernandez, I., Peralta, G., Pérez-Lloréns, J. L., et Vergara, J. J., 1997. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones river estuary. J. Phycol., 33, 764-772.
- Johnson, D. A., et Welsh, B. L., 1985. Detrimental effects of *Ulva lactuca* (L.) exudates and low oxygen on estuarine crab larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 86, 7383.
- Kamermans, P., Malta, EJ., Verschuure, J. M., Lentz, L. F., et Schrijvers, L., 1998. Role of cold resistance and burial for winter survival and spring initiation of an *Ulva spp*. (Chlorophyta) bloom in a eutrophie lagoon (Veerse Meer lagoon, The Netherlands). Marine Biology, 131, 45-51.

- Malta, E.-J., et Verschuure, J. M., 1997. Effects of environmental variables on between-year variation of *Ulva* growth and biomass in a eutrophic brackish lake. Journal of Sea Rescarch, 38, 71-84.
- Ménesguen, A. et Piriou, J.-Y., 1995. Nitrogen loadings and macroalgal (*Ulva sp.*) mass accumulation in Brittany (France). Ophelia, 42, 227-237.
- Ménesguen, A., 1998. Lutte préventive et curative contre la prolifération des marées vertes en baies de Lannion et de Saint-Brieuc. Détermination d'objectifs de qualité en nutriments dissous pour les rivières alimentant la marée verte des baies de Saint-Brieuc et Lannion. Convention entre l'IFREMER et le CG 22 n° 96/2 210 919/FC, Rapport IFREMER, 24 pp.
- Merceron, M., 1998. Inventaire des ulves en Bretagne Année 1997 Rapport de synthèse. R. INT. DEL/98.02/Brest, Rapport IFREMER, 18 pp.
- Morand, P. et Briand, X., 1996. Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance. Botanica Marina, 39, 491-516.
- Nicholls, D. J., 1981. The effect of green algal mats on intertidal macrobenthic communities and their predators. Kieler Meeresforschungen, 5, 511-520.
- Pedersen, M. F., et Borum, J., 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. Marine Ecology Progress Series, 142, 261-272.
- Piriou, J. Y., et Ménesguen, A., 1992. Year Environmental factors controlling the *Ulva sp.* blooms in Brittany (France). Marine eutrophication and population dynamics (25th European Marine Biology Symposium), 111-115.
- Piriou, J.-Y., Merot, P., Jégou, A.-M., Garreau, P., Yoni, C., Watremez, P., Urvois, M., Hallegouet, B., Aurousseau, P., Monbet, Y., Cann, C., 1993. Cartographie des zones sensibles à l'eutrophisation, cas des côtes bretonnes. Rapport de synthèse., Rapport IFREMER, 78 pp.
- Price, L. H., Hylleberg, J., 1982. Algal-faunal interactions in a mat of *Ulva fenestrata* in False Bay, Washington. Ophelia, 21(1), 75-88.
- Sand-Jensen, K., 1988a. Minimum light requirements for growth in *Ulva lactuca*. Marine Ecology Progress Series, 50, 187-193.
- Sand-Jensen, K., 1988b. Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. Marine Ecology Progress Series, 50, 195-201.
- Sfriso, A., Marcomini, A., 1996. Decline of *Ulva* growth in the Lagoon of Venice. Bioresource Technology, 58(3), 299-307.
- Sfriso, A., Pavoni, B., Marcomini, A., 1989. Macroalgae and phytoplankton standing crops in the Central Venice Lagoon: primary production and nutrient balance. Science of the Total Environment, 80, 139-159.
- Sfriso., A., Pavoni, B., Marcomini, A., Orio, A. A., 1988. Annual variations of nutrients in the lagoon of Venice. Marine Pollution Bulletin, 19, 54-60.
- Soulsby, P. G., Lowthion, D., Houston, M., Montgomery, H. A. C., 1985. The role of sewage effluent in the accumulation of macroalgal mats on intertidal mudflats in two basins in southern England. Netherlands Journal of Sea Rescarch, 19(3/4), 257-263.
- Wilson, K.A., Able, K.W., et Heck, K.L.J., 1990. Predation rates on juvenile blue crabs in estuarine nursery habitats: evidence for the importance of macroalgae (*Ulva lactuca*). Marine Ecology Progress Series, 58, 243-251.