

PROGRAMME NATIONAL COORDONNE "SARGASSES"  
IFREMER - Secrétariat d'Etat à la Mer

RAPPORT DE L'ETUDE

Stratégie de production de Sargassum muticum (Yendo) Fensholt.  
Etude écophysiological de la composition pigmentaire et de  
la capacité photosynthétique

Contrat IFREMER 84/7602  
attrib. CNRS 51.91.74

\*\*\*

Responsable Scientifique : G. LEVAVASSEUR  
CR CNRS  
Centre d'Etudes d'Océanographie et de Biologie Marine  
Station Biologique, 29211 Roscoff.

- Janvier 1988 -

## Avant - Propos

Ce travail s'inscrit dans le cadre du Programme National Coordonné SARGASSES. Ce programme, défini en 1984, est financé par le Secrétariat d'Etat à la mer et l'IFREMER (Institut Français de Recherches pour l'Exploitation de la Mer) et placé, sur le plan national, sous la responsabilité scientifique de Monsieur Thomas Belsher.

Nous remercions ces organismes et leur responsable délégué, non seulement pour la confiance qu'ils nous ont témoigné en nous invitant à contribuer par notre expérience écophysiological à cette vaste entreprise, mais aussi pour leur patience et leur compréhension en accordant un avenant au contrat initial.

Nos remerciements vont aussi à Mme M. Joncourt pour sa contribution aux dosages pigmentaires et à N. Guyard qui a patiemment assuré la dactylographie de ce rapport final.

Le Responsable scientifique  
du contrat 84/7602

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'D. Navasseau', is written over a horizontal line. The signature is stylized and somewhat cursive.

## S O M M A I R E

### INTRODUCTION

### I. MATERIEL ET METHODES

#### 1. MATERIEL BIOLOGIQUE

1.1. Présentation de S. muticum et des espèces étudiées pour comparaison

1.2. Protocole d'échantillonnage

#### 2. TECHNIQUES EXPERIMENTALES

2.1. Evaluation de l'équipement pigmentaire

2.1.1. Dosage des Chlorophylles

2.1.2. Dosage de la fucoxanthine

2.2. Mesures de l'activité photosynthétique

2.2.1. Principe

2.2.2. Protocole expérimental

2.2.3. Dosage de l'oxygène dissous

2.3. Modalités dans l'expression des résultats

### II. RESULTATS ET DISCUSSION

#### 1. CARACTERISTIQUES PIGMENTAIRES ET PHOTOSYNTHETIQUES DE S. MUTICUM COMPAREES A CELLES D'AUTRES ALGUES MACROPHYTES RECOLTEES AU COURS D'UN MEME CYCLE DE MAREE DE PRINTEMPS (MARS)

1.1. Comparaison de la teneur en Chl<sub>a</sub>

1.2. Comparaison de l'activité photosynthétique

1.2.1. Exprimée en fonction de la matière sèche

1.2.2. Exprimée en fonction de la quantité de Chl<sub>a</sub>

1.3. Conclusion

#### 2. VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES PIGMENTAIRES ET PHOTOSYNTHETIQUES DE S. MUTICUM (ZONE MEDIO-LITTORALE). SUIVI MENSUEL SUR 22 MOIS

## **2.1. Evolution de certains paramètres de l'environnement durant le cycle d'étude**

2.1.1. Ensoleillement

2.1.2. Température, salinité et teneur en nitrates de l'eau de mer

## **2.2. Variations saisonnières de la teneur en pigments de S. muticum**

2.2.1. Teneur en chlorophylles totales ( $Chl_a + Chl_c$ )

2.2.2. Teneur en principaux pigments complémentaires

2.2.3. Evolution du rapport  $Chl_a/Chl_c$

## **2.3. Activité photosynthétique mesurée sous conditions constantes au laboratoire**

2.3.1. Rapportée à la masse de matière sèche

2.3.2. Rapportée à la quantité de  $Chl_a$

## **3. SIMULATION AU LABORATOIRE DE LA DECOLORATION ESTIVALE DES THALLES DE S. MUTICUM**

**3.1. Evolution de la teneur en différents pigments des thalles soumis au stress lumineux**

**3.2. Incidence sur leur activité photosynthétique**

**3.3. Conclusion**

## **III. CONCLUSIONS GENERALES**

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

## **ANNEXES**

## LISTE DES FIGURES

- Fig. 1. Teneur en  $\text{Chl}_a$  de Sargassum muticum comparée à celles d'un échantillonnage d'autres macrophytes benthiques récoltés au cours du même cycle de marée (pour abréviations des différentes espèces, voir Tableau I).
- Fig. 2. Activité photosynthétique rapportée à la masse de matière sèche ( $\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{MS} \cdot \text{h}^{-1}$ ) de Sargassum muticum comparée à celles d'un échantillonnage d'autres macrophytes benthiques récoltés au cours d'un même cycle de marée (mars). (pour signification des abréviations des différentes espèces, voir Tableau I).
- Fig. 3. Activité photosynthétique de Sargassum muticum rapportée à la quantité de  $\text{Chl}_a$  comparée à celles d'un échantillonnage d'autres macrophytes benthiques récoltés au cours d'un même cycle de marée (légendes et abréviations identiques à Fig. 1).
- Fig. 4. ——— Ensoleillement à Roscoff pour la durée du cycle d'étude.  
 o—o moyenne quotidienne de l'ensoleillement par décade (h/jour)  
 ..... ensoleillement mensuel (h/mois).
- Fig. 5. Teneurs en nitrate ( $\mu\text{atg.N-NO}_3 = \mu \text{ moles NO}_3$ ) et température ( $^\circ\text{C}$ ) de l'eau de mer au voisinage du site d'étude.
- Fig. 6. Variations saisonnières de la teneur en  $\text{Chl}$ . totales ( $\text{Chl}_a + \text{Chl}_c$ ) de Sargassum muticum. (● : thalles adultes représentatifs de la population ; o : jeunes thalles (< 40 cm) ; ■ : thalles senescents).
- Fig. 7. Variations de la teneur en principaux pigments accessoires (Fucoxanthine et  $\text{Chl}_c$ ) de S. muticum (● : thalles adultes représentatifs de la population ; o : jeunes thalles ; ■ : thalles senescents).
- Fig. 8. Variations saisonnières du rapport  $\text{Chl}_a/\text{Chl}_c$  de Sargassum muticum (figuré identique à Fig. 6).
- Fig. 9. Variations saisonnières de la photosynthèse nette de S. muticum (mesures rapportées à la masse sèche de matière sèche ( $\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{MS} \cdot \text{h}^{-1}$ )).
- Fig. 10. Variations saisonnières de la photosynthèse nette de S. muticum (mesures rapportées à la quantité de  $\text{Chl}_a$ ).
- Fig. 11. Expériences de stress lumineux : évolution de la teneur en différents pigments de Sargassum muticum, soumis à un fort éclaircissement ( $900 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) sous une photopériode 18-6 pendant 10 jours puis à la photopériode naturelle sous un éclaircissement réduit.

Fig. 12. Expériences de stress lumineux. Evolution de la photosynthèse nette de thalles de Sargassum muticum soumis à un éclairement de  $900 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $\simeq 180 \text{ W}/\text{m}^2$ ) sous une photopériode 18-6 pendant 10 jours puis à la photopériode naturelle sous un éclairement réduit.

## INTRODUCTION

Sargassum muticum est une Phéophycée originaire du Japon (mer du Japon et Pacifique) où sa taille n'excède guère 1,20 m de longueur. Ces dernières décennies, cette espèce a considérablement agrandi son aire de distribution géographique. D'abord, sur les côtes Nord américaines du Pacifique, où elle a été introduite accidentellement dans les années 40 aux environs de Seattle (Etat de Washington) (Scagel, 1956). Elle a depuis surtout progressé vers le Sud, et sa répartition actuelle s'étend sur environ 3000 kms de la Colombie Britannique (Canada) jusqu'au Mexique (Lewey & Farnham, 1981 ; Norton, 1981 ; Critchley, 1983). Plus récemment, l'"histoire" s'est répétée sur nos côtes d'Europe occidentale, où des thalles de S. muticum ont émigré clandestinement, probablement en liaison avec des importations de naissain d'huîtres japonaises. En effet, dès 1973, S. muticum est signalée à l'île de Wight (G-B) par Farnham et al. (1973) d'où elle ne tarde pas à envahir les côtes sud de l'Angleterre. Cette espèce est observée pour la première fois de ce côté-ci de la Manche en 1975 dans des parcs ostréicoles de St Vaast la Hague et dans les environs de Grandcamp (Cosson et al., 1977 ; Cruet, 1976). Elle a ensuite progressivement envahi les côtes ouest-européennes des Pays-Bas à la Gironde (Critchley et al., 1983) et même plus ponctuellement la Méditerranée (Etang de Thau) (Belsher & Boyen, 1983 ; Belsher et al., 1985 ; Gerbal, 1985).

Bien entendu, la région de Roscoff n'a pas échappé à cette invasion et depuis la première observation d'un pied de Sargasse en place en 1981 (Cabioch, 1981), la baie de Morlaix subit une colonisation croissante de S. muticum. Cette algue s'y développe très rapidement, atteint de grandes tailles dépassant fréquemment 4 mètres (des exemplaires de plus de 10 mètres ont été observés) (Piriou, comm. pers.) et constitue, à certaines périodes de l'année une véritable nuisance tout particulièrement au niveau des parcs à huîtres (Nagain, 1984). Elle peut provoquer, en outre, une gêne pour la navigation (ex. île de Bréhat...).

Une analyse récente de la composition chimique des S. muticum de l'île de Wight par Gorham et Lewey (1984) a abouti à la conclusion selon laquelle la teneur en réserves amylacées de l'algue était insuffisante pour expliquer sa croissance prodigieuse. Ces auteurs ont également remarqué que la teneur en réserves augmentait au fur et à mesure de la période de croissance. Par ailleurs, Hatcher et al. (1977), Chapman et Craigie (1978) ont montré que la croissance de Laminaria longicuris au printemps était indépendante des réserves mais tributaire de l'activité photosynthétique.

Sur Ulva et Palmaria, une relation étroite entre le contenu pigmentaire et la capacité photosynthétique a été établie (Levavasseur, 1980, 1986). Or une des variations les plus remarquables parmi celles observées pendant la croissance de Sargassum muticum semble être une modification de l'équipement pigmentaire qui se traduit par un changement de couleur du thalle : brun foncé au printemps, brun clair en plein été.

Dans le cadre du Programme National coordonné "Sargasses" nous nous sommes proposé, par un suivi régulier portant sur plus d'un cycle annuel, d'évaluer la teneur en pigments chlorophylliens des Sargasses de la zone intertidale de Roscoff, de quantifier leur capacité photosynthétique et d'établir un bilan des variations saisonnières. Bien entendu, il nous est apparu nécessaire, dans la mesure du possible de mettre en corrélation les résultats concernant ces expériences aux mesures de croissance et d'évaluation des stocks (réalisés et fournis par d'autres membres du programme : Bailly du Bois, ...). Tel était l'objectif du travail faisant l'objet de ce rapport.



## I. MATERIEL ET METHODES

### I. MATERIEL BIOLOGIQUE

#### **1.1. Présentation de S. muticum et des espèces étudiées pour comparaison**

Sargassum muticum connaissant une forte croissance dès la fin de l'hiver, il nous a semblé, dans un premier temps, intéressant de comparer les caractéristiques pigmentaires et photosynthétiques de S. muticum à une vingtaine d'autres espèces de macrophytes choisies parmi les plus communes de la zone littorale de Roscoff à une période de l'année où la végétation algale est en plein développement et présente une croissance active (marée de vive-eau d'équinoxe de printemps).

Ces vingt autres espèces (Tableau I) appartiennent aux trois principales Classes de macrophytes (Chlorophycées, Phéophycées, Rhodophycées) et offrent divers degrés de complexité tant morphologique que biologique.

Les Laminariales ont été, à notre regret, écartées de cette étude comparative à cause de la taille de leur thalle incompatible avec le dispositif de mesure de la photosynthèse.

#### **1.2. Protocole d'échantillonnage**

Afin d'obtenir les résultats les plus comparables possible, les échantillons expérimentaux ont toujours été récoltés selon le même processus.

Pour les suivis annuels, la récolte a toujours lieu au même endroit. Les algues sont cueillies parmi les échantillons représentatifs (taille, couleur, etc...) de la population. Ensuite, seuls sont conservés pour l'expérimentation ceux qui paraissent en bon état.

Les échantillons provenant de la zone intertidale sont récoltés sur la grève à marée basse en période de vive-eau et rapportés aussitôt au laboratoire où ils sont maintenus en eau de mer courante jusqu'à l'expérimentation. Celle-ci a généralement lieu le jour même, voire le lendemain, à un moment où le biotope d'origine est immergé.

### 2. TECHNIQUES EXPERIMENTALES

#### **2.1. Evaluation de l'équipement pigmentaire**

L'extraction pigmentaire est effectuée sur des parties aliquotes des échantillons expérimentaux utilisés lors de chaque mesure d'activité photosynthétique.

TABLEAU I. — Liste des espèces étudiées

CHLOROPHYCOPHYTES	Abréviations	Localisation de récolte
<i>Ulva</i> sp. . . . .	U. sp. (chen) U. sp. (prof.)	chenal infralittorale
<i>Enteromorpha compressa</i> (Linné) Greville . . . . .	E. c. . . . .	médiolittorale
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot . . . . .	C. f. . . . .	infralittorale
PHEOPHYCOPHYTES		
<i>Pelvetia canaliculata</i> (Linné) Decaisne & Thuret . . . . .	P.c. . . . .	médiolittorale
<i>Fucus vesiculosus</i> Linné . . . . .	F.v. . . . .	médiolittorale
<i>Fucus serratus</i> Linné . . . . .	F.s. . . . .	médiolittorale
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt . . . . .	S.m. . . . .	médiolittorale
<i>Cystoseira baccata</i> (Gmelin) Silva . . . . .	C.b. . . . .	chenal
<i>Cystoseira tamariscifolia</i> (Hudson) Papenfuss . . . . .	C.t. . . . .	chenal
<i>Colpomenia peregrina</i> (Sauvageau) Hamel . . . . .	C.p. . . . .	chenal
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux . . . . .	D.p. . . . .	infralittorale
<i>Halidrys siliquosa</i> (Linné) Lyngbye . . . . .	H.s. . . . .	infralittorale
<i>Himanthalia elongata</i> (Linné) S. F. Gray . . . . .	H.e. . . . .	chenal
RHODOPHYCOPHYTES		
<i>Porphyra umbilicalis</i> (Linné) Kützting . . . . .	P.u. . . . .	médiolittorale
<i>Palmaria palmata</i> (L.) O. Kuntze . . . . .	P.p. . . . .	chenal
<i>Polysiphonia nigrescens</i> (Dillwyn) Greville . . . . .	P.n. . . . .	chenal
<i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) Silva . . . . .	R.c. . . . .	chenal
<i>Hypoglossum woodwardii</i> Kützting . . . . .	H.w. . . . .	infralittorale
<i>Plocamium cartigagineum</i> (L.) Dixon . . . . .	Pl.c. . . . .	infralittorale
<i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander (= <i>C. mediterranea</i> , Areschoug) . . . . .	C.m. . . . .	chenal
<i>Corallina officinalis</i> Linné . . . . .	C.o. . . . .	chenal

(Chen. : chenal; prof. : profondeur)

### 2.1.1. Dosage des Chlorophylles

Les chlorophylles sont extraites en chambre froide à 4°C, sous lumière réduite, par broyage au mortier, à l'aide d'acétone aqueux à 90 %, jusqu'à l'obtention d'un résidu incolore. L'usage d'azote liquide facilite le broyage et accélère l'extraction.

Après récupération du surnageant, ce dernier est centrifugé toujours à 4°C à plus de 1000 g. Le dosage des chlorophylles est effectué sur l'extrait acétonique brut revenu à la température ambiante. Les mesures quantitatives sont obtenues à partir des densités optiques en utilisant les équations données par Jeffrey et Humphrey (1975) pour les Phéophycées (Chl<sub>a</sub> et Chl<sub>c</sub>).

$$\text{Chl}_a \text{ (mg.l}^{-1}\text{)} = 11,47 D_{664} - 0,40 D_{630}$$

$$\text{Chl}_c \text{ (mg.l}^{-1}\text{)} = 24,36 D_{630} - 3,73 D_{664}$$

Les Phéophycées contiennent, comme les Diatomées et les Chrysophycées, deux types de chlorophylle c (c<sub>1</sub> et c<sub>2</sub>) aux propriétés spectroscopiques assez voisines (Jeffrey, 1972). Par la suite, nous ne parlerons que de chlorophylle c globale.

### 2.1.2. Dosage des xanthophylles (Fucoxanthine)

La fucoxanthine est extraite dans les mêmes conditions que les chlorophylles, mais le solvant utilisé dans ce cas est du méthanol à 85 %. La fucoxanthine est isolée par des lavages successifs de l'extrait méthanolique brut dans une ampoule à décanter avec un volume équivalent de n-hexane. Après agitation et décantation la phase d'hexane qui contient les chlorophylles et le carotène est écartée. Les lavages de la phase méthanolique sont rejetés jusqu'à ce que cette dernière présente une coloration jaune et que l'hexane reste incolore.

Les concentrations en fucoxanthine sont calculées en utilisant le coefficient d'extraction donné par Jensen (1966) : E (1cm) 1 % = 1650 à 450 nm.

## **2.2. Mesures de l'activité photosynthétique**

Parmi les diverses méthodes de mesures de l'activité photosynthétique, notre choix s'est porté, pour de nombreuses raisons évoquées lors d'un travail précédent (Levavasseur, 1980) sur la mesure du dégagement d'oxygène par les organismes étudiés.

### 2.2.1. Principe

La méthode employée est voisine de celle utilisée pour les mesures de production primaire du phytoplancton. Elle consiste, d'une part à faire photosynthétiser à la lumière et, d'autre part, à faire respirer à l'obscurité, des Algues dans un volume d'eau connu, pendant un temps donné ; les différences de teneur en oxygène dissous entre l'instant " $t_0$ " de départ et le temps " $t$ " de fin d'expérience nous renseignent sur le taux de photosynthèse nette et la respiration à l'obscurité de l'échantillon envisagé.

### 2.2.2. Protocole expérimental

Les thalles ou fragments d'algues (1 à 2 g de masse fraîche) sont soumis pendant quelques minutes aux conditions d'éclairement expérimental. Celui-ci est fourni selon le montage utilisé soit par deux séries de quatre rampes fluorescentes SYLVANIA 40 W de type GROLUX ou par un banc de 12 rampes fluorescentes TEST TRUE-LITE, de 165 W chacune, dégageant une énergie maximale au niveau des thalles de l'ordre de  $912 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $= 180 \text{ W}/\text{m}^2$ ) et de  $1800 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  ( $= 360 \text{ W}/\text{m}^2$ ) respectivement (Mesures effectuées entre 400 et 700 nm (PAR), avec un radiomètre quantomètre LICOR 188 B et des sondes adéquates).

Les échantillons sont ensuite introduits dans des flacons d'incubation c'est-à-dire des bocaux en verre blanc, ou peints en noir pour les mesures de respiration à l'obscurité, de contenance appropriée (2150 ml), remplis d'eau de mer filtrée ( $0,45 \mu\text{m}$ ), que l'on referme en l'absence de bulles d'air susceptibles de fausser les mesures. Ces récipients sont mis à incuber au maximum pendant deux heures dans un bain thermostaté dont la régulation thermique est assurée à  $\pm 0,1^\circ\text{C}$  près par un cryoplongeur FACIS type F40 et un thermomix 1441 BRAUN (passage  $10 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$ ). Un agitateur magnétique assure un brassage continu du milieu dans chaque flacon. Les volumes et durées d'incubation en fonction de la masse algale ont été déterminés à la suite de travaux préliminaires (Levavasseur, 1980) qui ont permis de définir des conditions expérimentales compatibles à la mesure de l'activité photosynthétique des grandes Algues marines de la région de Roscoff.

En fin d'incubation, des parties aliquotes de chacun des récipients sont prélevées dans des bouteilles de verre brun, (type D.B.O. de 125 ml), pour le dosage immédiat de l'oxygène dissous par méthode polarographique. Périodiquement, dans le but de contrôler le bon fonctionnement de l'électrode, des flacons supplémentaires sont prélevés et immédiatement fixés par des réactifs en vue d'un dosage chimique.

### 2.2.3. Dosages de l'oxygène dissous

Comme indiqué dans le protocole expérimental ci-dessus, ils sont réalisés par deux méthodes qui s'avèrent complémentaires : le dosage chimique apportant la précision et les dosages à l'électrode apportant la rapidité dans l'obtention des mesures.

Les dosages par méthode polarographique sont réalisés au moyen d'un oxymètre OXI 550 W.T.W. possédant une électrode adaptable aux bouteilles de Winkler. Cette dernière est étalonnée avec le plus grand soin sur de l'eau de mer filtrée supposée à saturation, placée dans les conditions expérimentales (de température, salinité ...).

Les dosages chimiques de l'oxygène dissous sont réalisés selon la méthode de Winkler modifiée (Strickland & Parsons, 1972) dont le principe ne sera pas détaillé ici. Ce type de dosage présente l'avantage d'être fiable, très précis mais entraîne une lourdeur dans les expérimentations en ne donnant pas les résultats immédiatement. Aussi, cette technique n'a-t-elle été utilisée que dans un but de contrôle de l'électrode, afin de corriger éventuellement les valeurs données par celle-ci lors de l'étalonnage ou des mesures expérimentales.

Les résultats obtenus sont exprimés en  $\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1}\text{MS} \cdot \text{h}^{-1}$ . Leur conversion en  $\text{ml d'O}_2$  peut aisément être obtenue en utilisant les coefficients donnés par Sestak et al. (1971) (ex : à  $15^\circ\text{C}$ ,  $1 \text{ ml} = 1,355 \text{ mg d'O}_2$ ).

### **2.3. Modalités dans l'expression des résultats**

Les Algues étant des végétaux aquatiques, la notion de "masse fraîche" en tant que référence devient très discutable. Pour l'évaluation de celle-ci, il est nécessaire, en effet, d'éliminer l'eau externe ; entre deux mesures successives, il peut en résulter des différences d'hydratation.

Ainsi, au cours de chaque série expérimentale, les différentes mesures sont effectuées à partir de fractions aliquotes d'un même lot, ce qui permet des comparaisons entre les diverses expériences.

Afin d'obtenir des résultats comparables au cours d'expérimentations successives, les résultats obtenus sont rapportés à l'unité de masse de matière sèche ou à la quantité de chlorophylle a.

La masse de matière sèche (MS) est obtenue par un séjour de 24 heures environ des échantillons à l'étuve à  $105^\circ\text{C}$ .

La précision des résultats obtenus, ou leur variabilité, est donnée, sauf mention particulière, par les valeurs de l'écart-type. Les valeurs pigmentaires portent au moins sur 5 mesures et celles de l'activité photosynthétique sur 8 mesures différentes.

Toutes les valeurs de flux de photons ( $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) ou d'éclairement énergétique ( $\text{W}/\text{m}^2$ ), mentionnées dans le texte, ont été mesurées entre 400 et 700 nm. Il s'agit de radiations photosynthétiquement actives (PAR).

## II. RESULTATS ET DISCUSSION

### 1. CARACTERISTIQUES PIGMENTAIRES ET PHOTOSYNTHETIQUES DE S. MUTICUM COMPAREES A CELLES D'AUTRES ALGUES MACROPHYTES RECOLTEES AU COURS D'UN MEME CYCLE DE MAREE AU PRINTEMPS.

#### 1.1. Comparaison de la teneur en Chl<sub>a</sub>

Des thalles de diverses espèces (cf. Tableau I) ont été récoltés lors des marées de vive-eau d'équinoxe de printemps (fin mars). Les résultats concernant la teneur en Chl<sub>a</sub> de ces différentes genres (Fig. 1) montrent que Sargassum muticum est, au moins pour cette période de l'année une des espèces dont la teneur en Chl<sub>a</sub> est parmi les plus élevées avec D. dichotoma, H. elongata et C. tamariscifolia chez les Phéophycées, Ulva et Enteromorpha chez les Ulvophycées.

La teneur en Chl<sub>a</sub> de S. muticum est bien supérieure à celle des autres Fucales étudiées : Fucus vesiculosus et F. serratus.

Il est remarquable de constater que les algues dont la croissance est rapide (S. muticum mais aussi D. dichotoma, U. sp. et E. compressa) contiennent plus de Chl<sub>a</sub> que celles à croissance lente telles que F. vesiculosus, F. serratus, C. baccata ou H. siliquosa. Le cas de C. tamariscifolia ne semble pas suivre cette règle.

Par ailleurs, l'exemple de P. palmata nous montre que les algues jeunes contiennent moins de Chl<sub>a</sub> que les thalles adultes.

Très peu de bilans comparatifs de la concentration pigmentaire de différents genres ont été dressés : les teneurs en Chl<sub>a</sub> étant essentiellement mesurées dans le but de servir d'unité de référence à la productivité photosynthétique. Quoi qu'il en soit, les présents résultats détaillés plus abondamment par ailleurs (Levasseur, 1987) montrent clairement qu'il n'y a aucune relation entre la teneur en Chl<sub>a</sub> d'une algue et son appartenance à tel ou tel groupe systématique. Au-delà des variations spécifiques, la teneur en Chl<sub>a</sub> d'une algue apparaît être largement tributaire des conditions de croissance, de l'âge ou de l'état physiologique de celle-ci (Meeks, 1974). A ces divers paramètres s'ajoute, pour les macrophytes benthiques, la localisation dans l'étagement (Levasseur, 1977, 1980) et l'intensité d'éclairement (Rabinowitch, 1945 ; Levasseur, 1986).

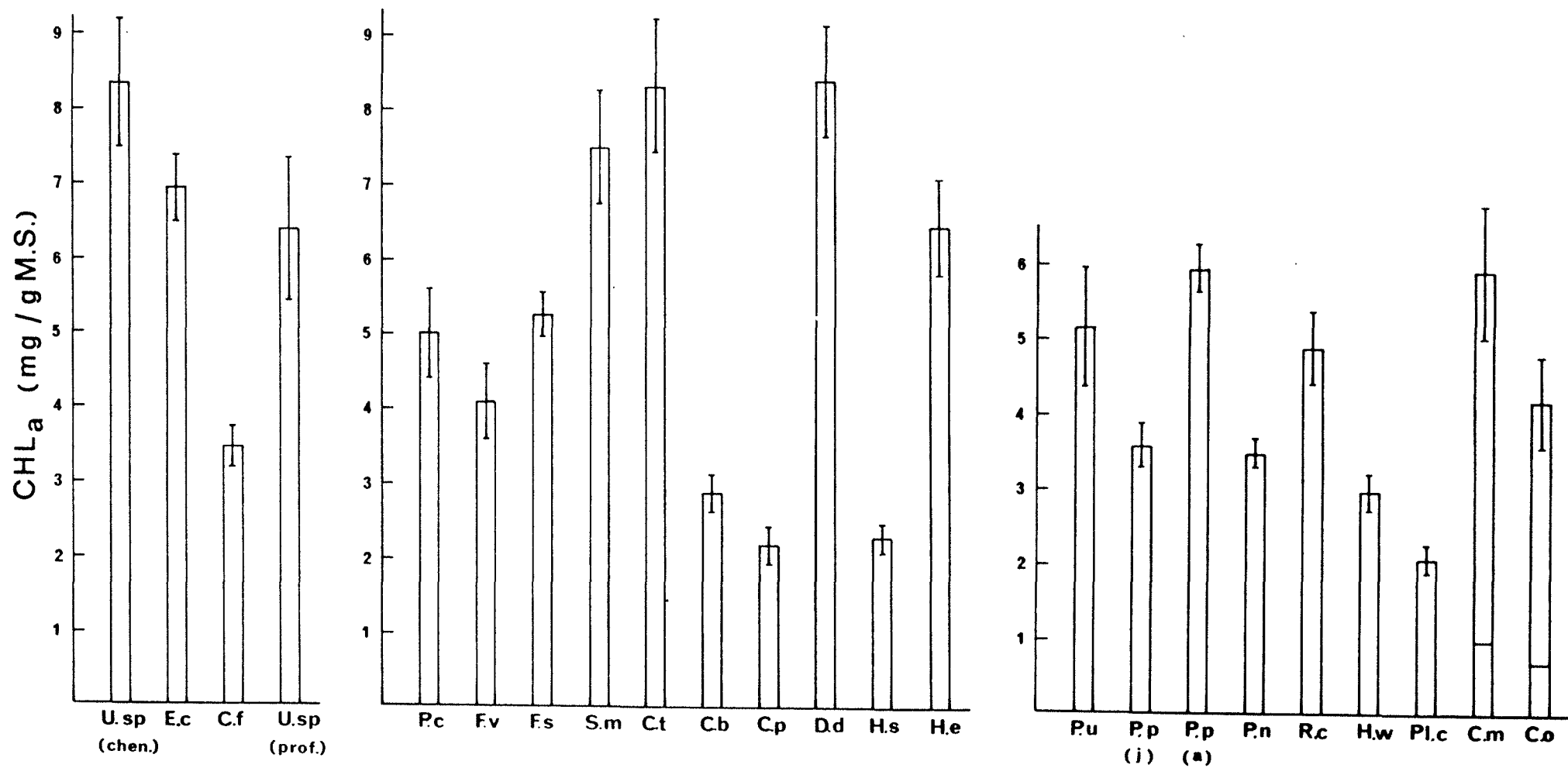


Fig. 1. Teneur en Chl<sub>a</sub> de *Sargassum muticum* comparée à celles d'un échantillonnage d'autres macrophytes benthiques récoltés au cours du même cycle de marée (pour abréviations des différentes espèces, voir Tableau I).



## 1.2. Comparaison de l'activité photosynthétique

L'activité photosynthétique de S. muticum et celles des autres genres de l'échantillonnage ont été mesurées au laboratoire sous conditions expérimentales standard. Cette activité photosynthétique est rapportée soit à la masse de matière sèche (MS) (Fig. 2) soit à la quantité de Chl<sub>a</sub> (Fig. 3).

### 1.2.1. Exprimée en fonction de la matière sèche

Les dégagements d'oxygène sont très différents selon l'espèce considérée (Fig. 2). Ils sont compris entre 2,5 et environ 38 mg O<sub>2</sub>/g MS/h pour H. siliquosa et Ulva sp. respectivement, soit un facteur de variation de l'ordre de 15. En outre, l'appartenance d'une espèce à un groupe systématique donné ne semble pas jouer un rôle particulier sur son activité photosynthétique. En effet, les plus fortes activités ont été mesurées tant chez les Chlorophycées (Ulva et Enteromorpha), les Phéophycées (Sargassum, Dictyota) que les Rhodophycées (Palmaria, Rhodomela).

Une relation entre la photosynthèse nette et la morphologie des thalles semble se dégager des résultats obtenus. En effet, il apparaît que les thalles en lame ou finement ramifiés ont une activité photosynthétique supérieure à celle des thalles branchus et massifs : Ulva > Codium ; Dictyota > Himanthalia ; Sargassum > Pelvetia. La présence d'aérocystes chez S. muticum permet aux thalles de cette espèce de bien s'épanouir dans le milieu ambiant, voire s'étaler à la surface de l'eau si leur longueur est suffisante et ainsi de capter le maximum d'énergie lumineuse incidente disponible. Ces observations confirment donc pour les macrophytes de la Manche occidentale, la relation entre la morphologie (ou la structure) d'un thalle et son activité photosynthétique, relation mise en évidence par Littler et son équipe pour de nombreuses espèces de Californie (Littler & Murray, 1974 ; Littler, 1980 ; Littler & Arnold, 1982).

D'une certaine manière, la photosynthèse est d'autant plus forte que la durée de vie est courte ou la croissance rapide ; ex : au sein des Phéophycées Sargassum muticum (croissance rapide) et Dictyota dichotoma (vie courte) ont une activité photosynthétique supérieure à Pelvetia canaliculata, Fucus vesiculosus et F. serratus, Cystoseira et Halidryx qui ont une croissance lente ou qui sont perennantes. Il en est de même chez les Chlorophycées où Ulva sp. (vie courte) possède une activité photosynthétique supérieure à Codium (croissance lente). Littler & Murray (1974) ont également fait ce type d'observation avec des algues

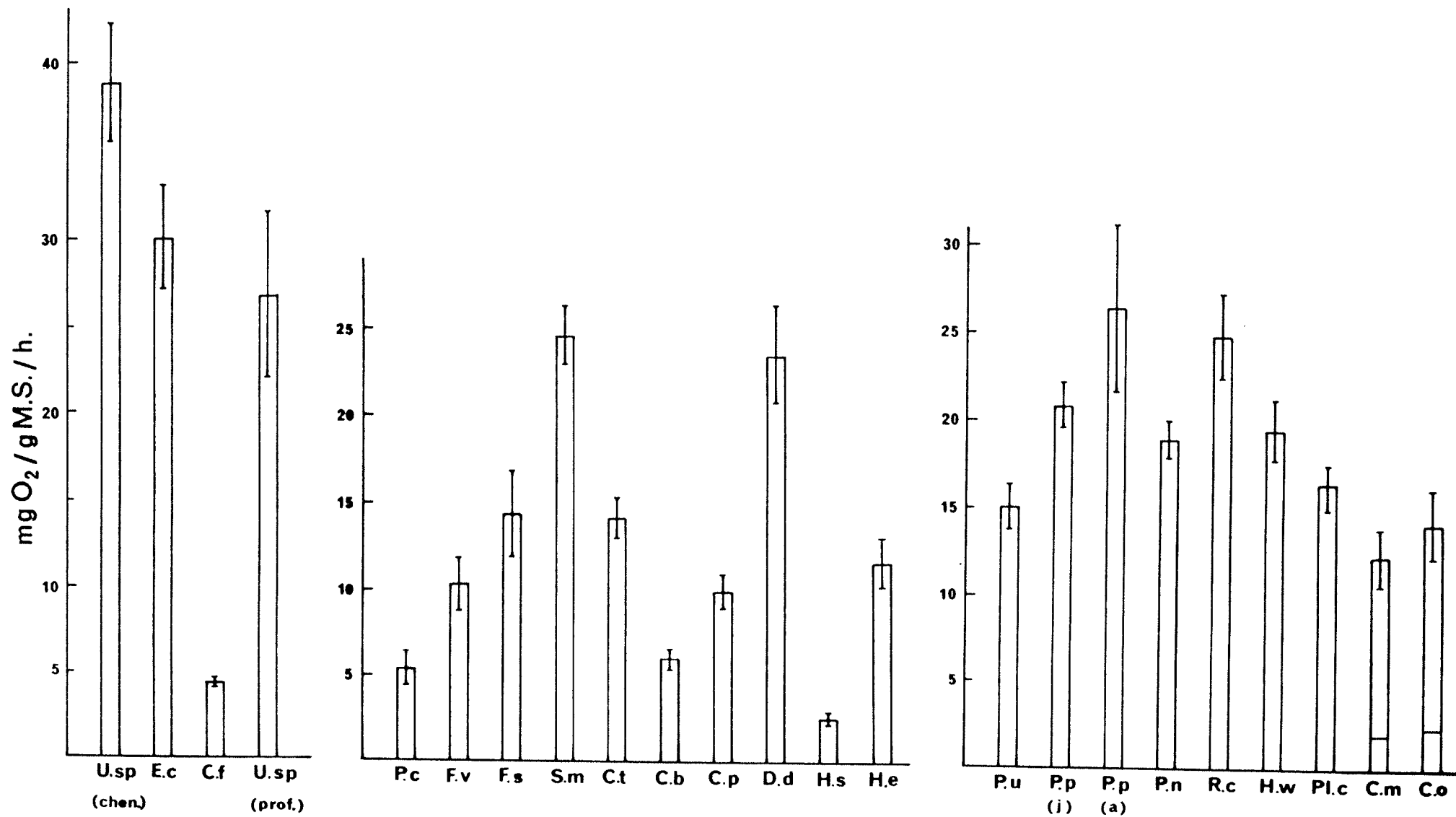


Fig. 2. Activité photosynthétique rapportée à la masse de matière sèche (mg O<sub>2</sub>.g<sup>-1</sup> MS.h<sup>-1</sup>) de *Sargassum muticum* comparée à celles d'un échantillonnage d'autres macrophytes benthiques récoltés au cours d'un même cycle de marée (mars). (pour signification des abréviations des différentes espèces, voir Tableau I).

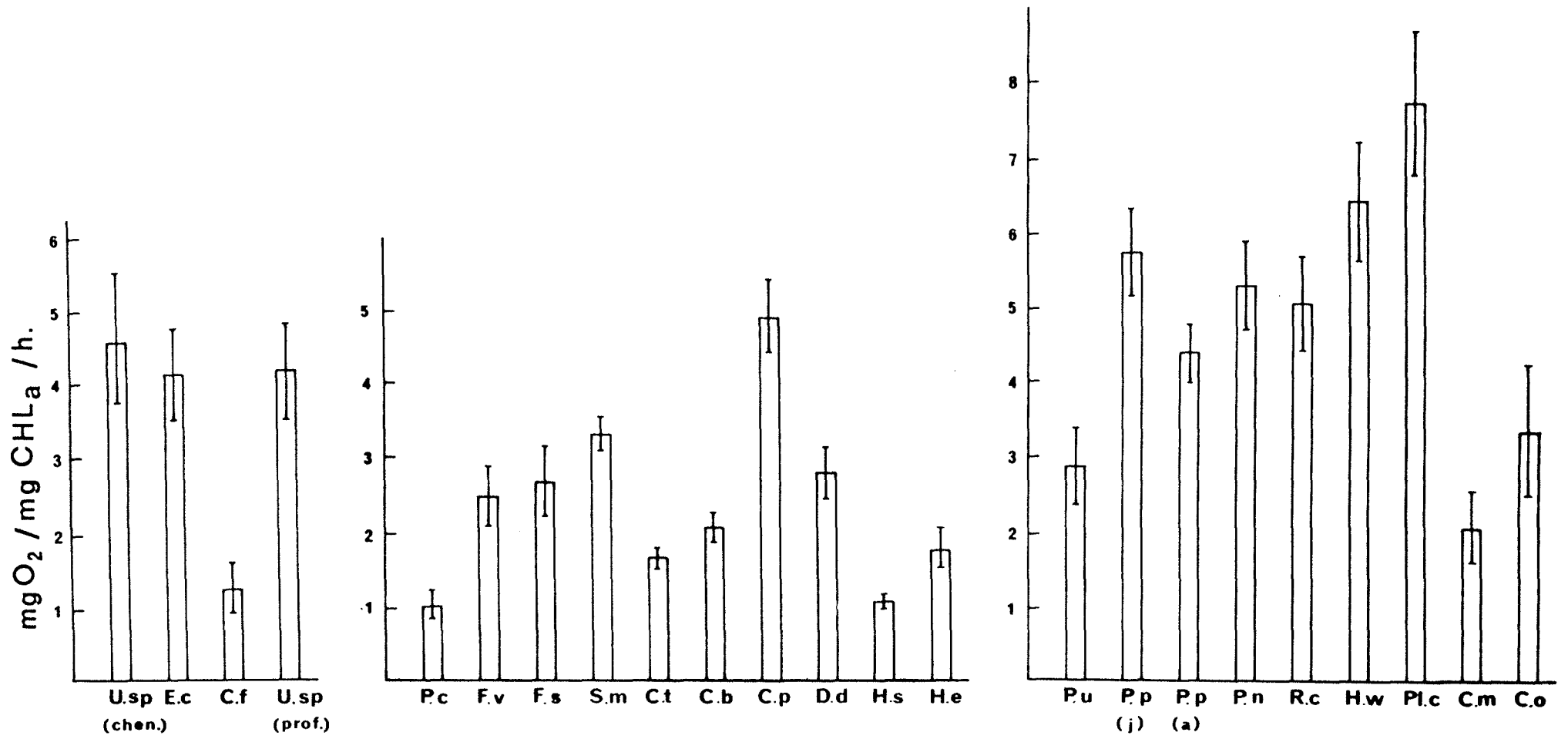


Fig. 3. Activité photosynthétique de *Sargassum muticum* rapportée à la quantité de CHL<sub>a</sub> comparée à celles d'un échantillonnage d'autres macrophytes benthiques récoltés au cours d'un même cycle de marée (légendes et abréviations identiques à Fig. 1).

macrophytes à vie courte, annuelles ou perennantes des côtes de Californie. Cette relation est d'autant plus justifiée qu'il est à présent admis que la majorité des algues annuelles à croissance rapide présentent un rapport surface/volume plus élevé que les algues perennantes qui possèdent généralement un thalle massif, voire encroûtant et une croissance lente (Littler & Littler, 1980). Par ailleurs, King & Schramm (1976) ont plus précisément mis en évidence une convergence entre les périodes de croissance et celles de forte activité photosynthétique rapportée à la masse de matière sèche. Tel est le cas, dans ce travail, de Sargassum muticum mais aussi d'Ulva sp., E. compressa et des jeunes pousses de Rhodophycées comme H. woodwardii, P. cartilagineum et P. nigrescens qui connaissent au début du printemps une croissance particulièrement active.

#### 1.2.2. Exprimée en fonction de la quantité de Chl<sub>a</sub>

Rapportée non plus à la biomasse (Fig. 2) mais à la quantité de Chl<sub>a</sub> (Fig. 3), on constate que notre échantillonnage présente toujours des variations interspécifiques montrant de ce fait, que dégagement d'O<sub>2</sub>/ml et teneur en Chl<sub>a</sub> ne sont pas parfaitement corrélés. Cette unité de référence souligne plutôt les potentialités physiologiques des végétaux étudiés et, en particulier, leur productivité potentielle. On constate qu'outre les Rhodophycées et Colpomenia à l'état de jeunes pousses, Sargassum, Ulva et Enteromorpha possèdent une activité photosynthétique rapportée à la Chl<sub>a</sub> supérieure à celle des algues à croissance lente (Fucus, Codium, Pelvetia) et pérennantes.

Conclusion : Cette brève étude comparative montre que S. muticum compte parmi les algues dont les potentialités physiologiques sont les plus aptes à assurer une forte productivité photosynthétique.

## 2. VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES PIGMENTAIRES ET PHOTOSYNTHETIQUES DE S. MUTICUM (ZONE MEDIOLITTORALE). SUIVI MENSUEL SUR 22 MOIS.

### **2.1. Evolution de certains paramètres de l'environnement durant le cycle d'étude**

#### 2.1.1. Ensoleillement (Fig. 4)

Le nombre moyen d'heures d'insolation journalière sur les deux années de cette étude est du même ordre de grandeur que celui mesuré précédemment (Levavasseur, 1980). Il passe d'environ 2 h en hiver à 7-8 h en été. Si l'on compare le nombre d'heures d'insolation de chacun des mois avec la moyenne mensuelle établie sur dix ans (1974-1983) établie à partir des données de l'INRA (St Pol de Léon), on constate que les mois de février à mai, de juillet et d'octobre ont été nettement plus ensoleillés que la moyenne. En revanche, les mois de la fin d'automne et de l'hiver 1985-1986 ont été déficitaires. Globalement, 1985 et 1986 se situent de part et d'autre de la moyenne annuelle sur 10 ans (1620 h) : Roscoff a connu en 1985 avec plus de 1700 heures un ensoleillement supérieur d'environ 9,6 % à celui de 1986 (1552 h).

#### 2.1.2. Température, salinité et teneur en nitrates de l'eau de mer

Les données concernant ces paramètres nous ont été aimablement fournis par les membres de l'équipe plancton de la Station Biologique. Les mesures de température de l'eau en surface et l'échantillonnage de l'eau de mer nécessaire aux dosages ont été effectués au bout de l'Estacade de Roscoff, c'est à dire au proche voisinage du site de récolte des thalles de Sargassum (environ 300 m).

Les températures "extrêmes" relevées, au cours du suivi pigmentaire de Sargassum muticum (Fig. 5) ont été de 6,8°C (février 1986) et de 16,1°C (septembre 1985). Ces variations au cours du cycle annuel sont du même ordre de grandeur que celles des températures moyennes mensuelles sur 10 ans, mentionnées par l'ISTPM (1976), pour les eaux du voisinage de Roscoff (N.W. Ile de Batz). Il faut cependant noter les températures "exceptionnellement" basses de l'eau de mer de la mi-février au début mars 1986. Ces faibles valeurs sont vraisemblablement liées à l'hiver rigoureux que nous avons connu durant cette période.

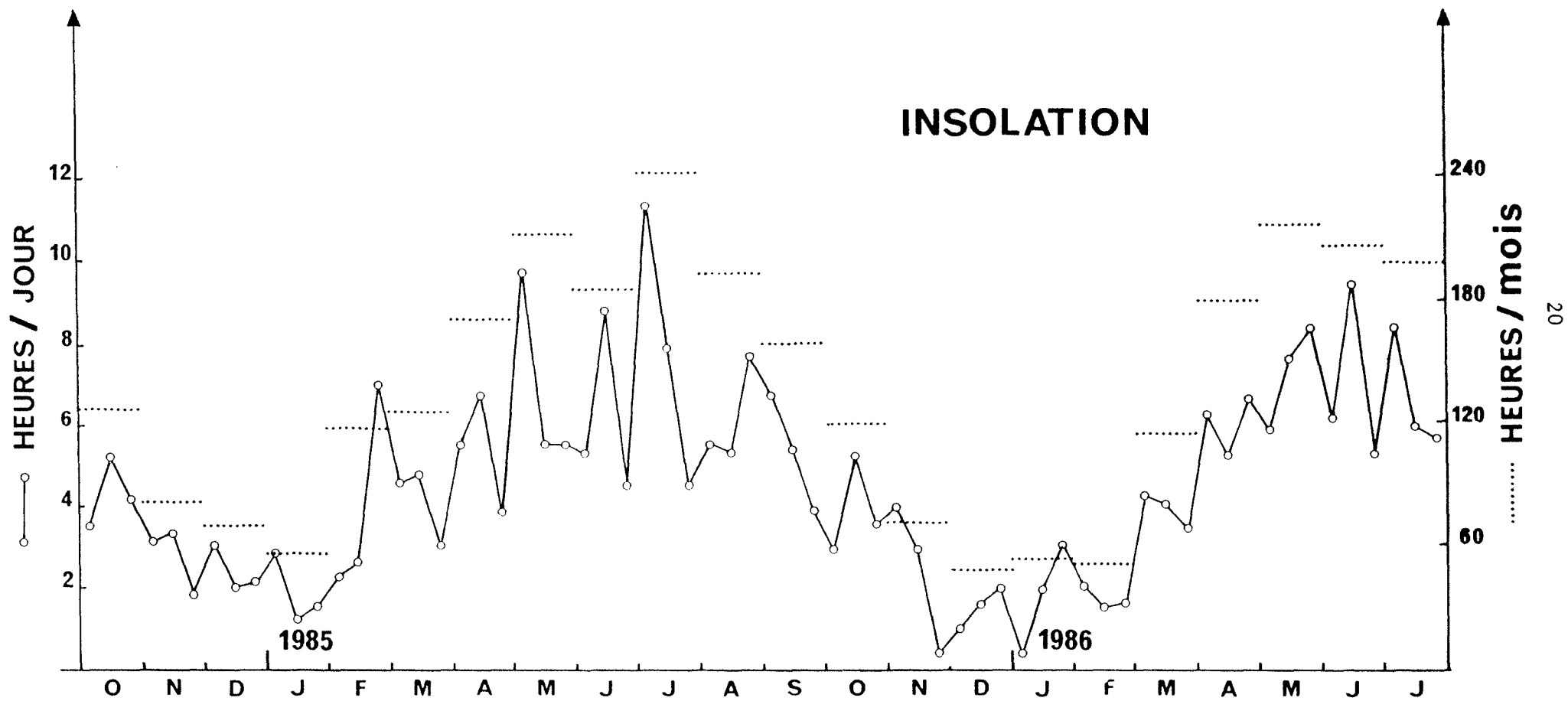


Fig. 4. — Ensoleillement à Roscoff pour la durée du cycle d'étude.  
 o—o moyenne quotidienne de l'ensoleillement par décade (h/jour)  
 ..... ensoleillement mensuel (h/mois).

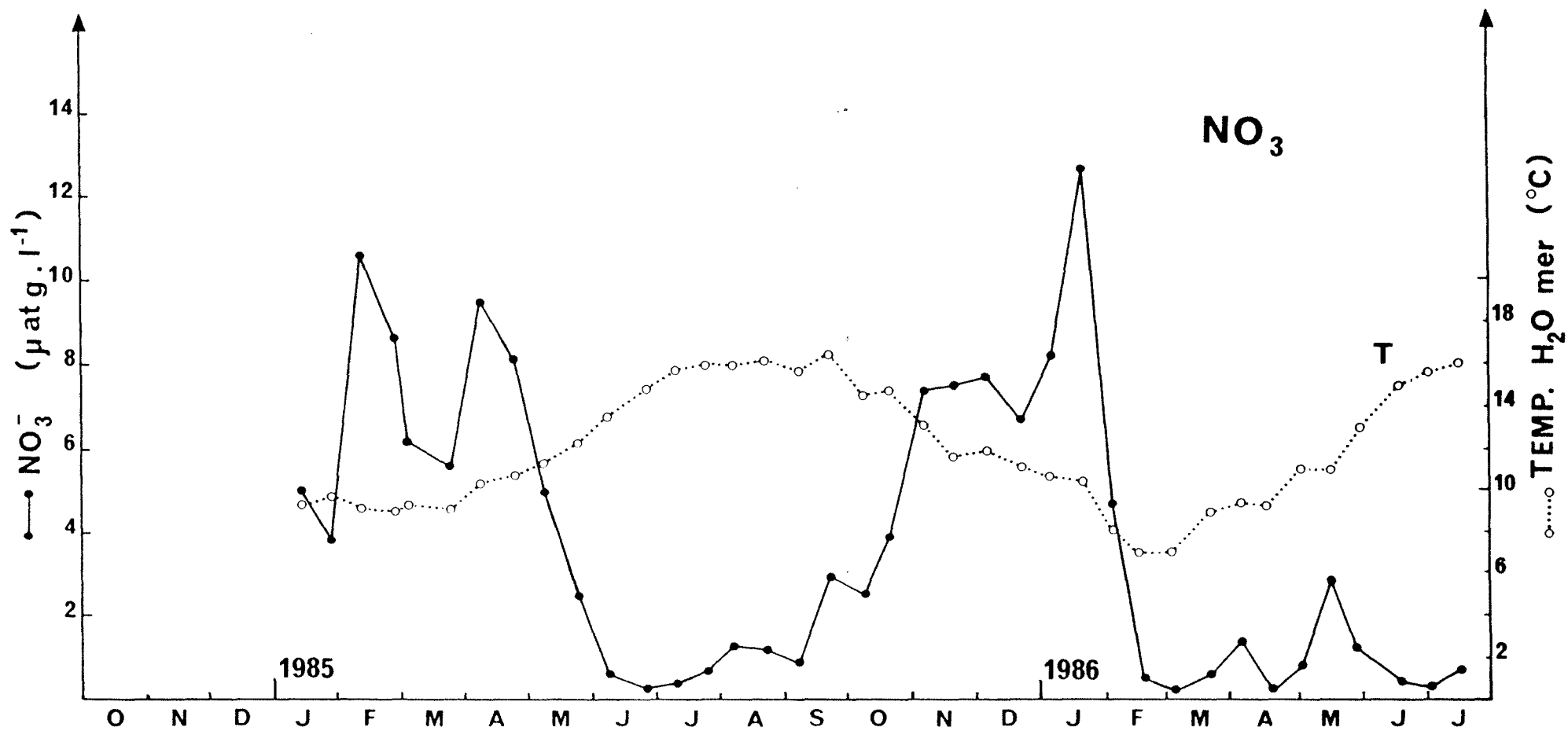


Fig. 5. Teneurs en nitrate ( $\mu\text{atg}\cdot\text{N}\cdot\text{NO}_3 \equiv \mu \text{ moles NO}_3$ ) et température ( $^{\circ}\text{C}$ ) de l'eau de mer au voisinage du site d'étude.

La salinité de l'eau de mer, quant à elle, a varié entre 34,45 ‰ (avril 1985) et 35,33 ‰ (début octobre) (non figuré), ce qui correspond tout à fait à l'ordre de grandeur des salinités moyennes sur 10 ans mentionnées par l'ISTPM (1976) pour les eaux du large de Roscoff (N.W. de l'île de Batz) avec des minimales mesurées en mars et avril ( $\approx 34,75$  ‰) et des maximales en septembre de l'ordre de 35,30 ‰.

La teneur en nitrates de l'eau de mer subit des variations saisonnières au cours du cycle annuel (Fig. 5). Durant l'hiver et jusqu'au début du printemps 1985, les teneurs en nitrates restent élevées (supérieures à  $6 \mu\text{atg N-NO}_3^-/\text{l}$ ) avec des maxima dépassant  $10 \mu\text{atg N-NO}_3^-/\text{l}$  en février et avril. Les teneurs en nitrates décroissent ensuite jusqu'à la fin juin-début juillet où elles atteignent leurs minima ( $\approx 0,3 \mu\text{atg N/l}$ ). A partir de septembre, la reminéralisation de l'eau de mer en nitrates va "crescendo" pour atteindre son maximum hivernal ( $12,6 \mu\text{atg N-NO}_3^-/\text{l}$ ) en janvier 1986. Ces variations saisonnières de la teneur en nitrates de l'eau de mer ressemblent à celles mesurées par Wafar (1981) pour une station située à 2 kms de la côte (ASTAN) ; ces dernières présentant cependant un cycle plus régulier avec un minimum estival limité au mois d'août ( $0,6 \mu\text{atg/l}$ ). Les différences de teneur en nitrates entre les deux sites peuvent être liées à la consommation de  $\text{NO}_3^-$  par les algues macrophytes abondantes dans le médiolittoral et le proche infralittoral.

## 2.2. Variations saisonnières de la teneur en pigments de S. muticum

Remarque : Au cours du cycle annuel, il est des périodes de l'année où de jeunes thalles cohabitent avec des thalles adultes dans le même biotope. De même à l'approche de l'hiver, certains thalles perdent leurs rameaux annuels et présentent des signes de senescence. Il nous a donc semblé judicieux d'entreprendre l'examen de ces cas particuliers en supplément de l'analyse mensuelle, voire bimensuelle, des thalles représentatifs de la population (eux-même évoluant au cours du temps).

### 2.2.1. Teneur en chlorophylles totales ( $\text{Chl}_a + \text{Chl}_c$ )

Sur les 22 mois de cette étude, la teneur moyenne en chlorophylles totales ( $\text{Chl}_a + \text{Chl}_c$ ) de S. muticum présente des variations saisonnières bien marquées (Fig. 6). Elle varie entre  $3,8 \text{ mg/g MS}$  (août 1985, juillet 1986) et  $7,2-7,3 \text{ mg/g MS}$  (en mars 1985 et février 1986). Une forte diminution du contenu chlorophyllien est observée à partir des mois de mai ou juin et le minimum est atteint en plein été. Ce n'est qu'au début de l'automne que la teneur globale en chlorophylle augmente de nouveau pour atteindre ses valeurs maximales lors de l'hiver et du printemps suivant.



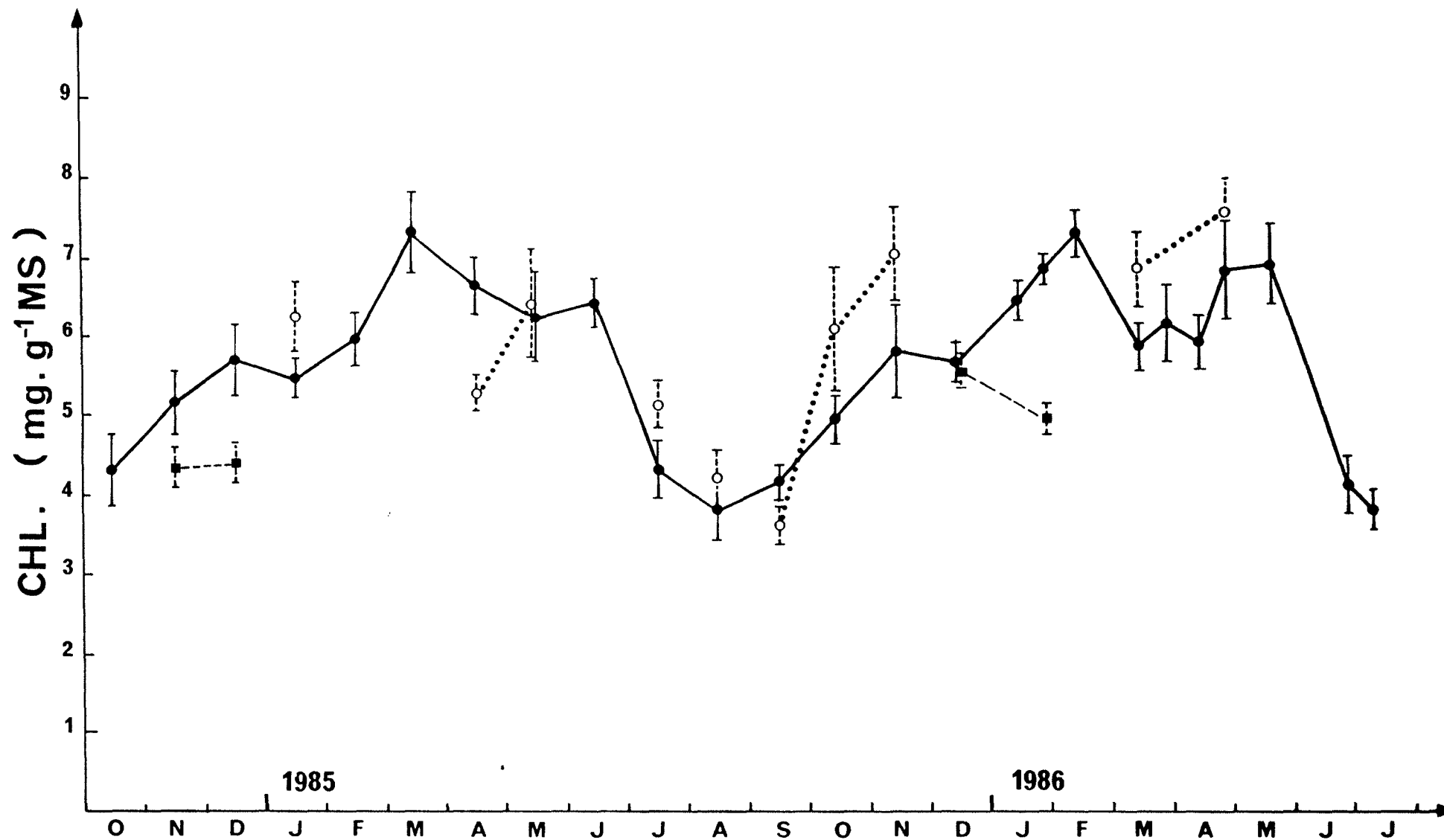


Fig. 6. Variations saisonnières de la teneur en Chl. totales (Chl<sub>a</sub> + Chl<sub>c</sub>) de *Sargassum muticum*. (● : thalles adultes représentatifs de la population ; ○ : jeunes thalles (< 40 cm) ; ■ : thalles senescents).

On peut constater une relation inverse entre les conditions d'éclairement (ensoleillement, quantité de lumière reçue : Fig. 4), la température de l'eau (Fig. 5) d'une part, et la teneur en chlorophylles de S. muticum (Fig. 6) d'autre part. Les plus fortes concentrations chlorophylliennes correspondent aux périodes où l'ensoleillement et la température de l'eau sont les plus faibles. En revanche, les faibles teneurs estivales en chlorophylles peuvent être en partie imputables à une photodestruction des pigments car elles coïncident avec les mois où l'ensoleillement est le plus vif et les températures les plus élevées pour la région.

Les jeunes thalles (< 40 cm), dans un premier stade, ont une teneur en chlorophylles plus faible que leurs congénères adultes. Cependant, ils acquièrent très rapidement, grâce à leurs fortes potentialités métaboliques des concentrations équivalentes voire supérieures à ces derniers (Fig. 6). Ce phénomène est observable au printemps et plus particulièrement en automne, saison où les thalles adultes perdent de leur vitalité et abordent progressivement leur senescence. Arrivés à ce dernier stade, leur teneur en chlorophylles est inférieure à celle des thalles sains et a tendance à diminuer sensiblement avec le temps.

De l'autre côté de la Manche, Lewey & Gorham (1984) ont observé sur les S. muticum de l'île de Wight, des variations identiques à celles présentées ici, avec toutefois des concentrations en chlorophylles totales nettement inférieures (de 1,8 à 4,3 mg de Chl<sub>(a+c)</sub>/g MS).

### 2.2.2. Teneur en principaux pigments complémentaires

Parallèlement aux dosages des Chlorophylles a et c, les teneurs en fucoxanthine de S. muticum ont été mesurées sur plus d'un cycle annuel (Fig. 7). La teneur en fucoxanthine des thalles de S. muticum varie entre 1,4 mg/g MS (août 1985) et 2,5 mg (mars 1986) ; elle obéit à des variations saisonnières de même type que celles des chlorophylles.

La Chl<sub>c</sub> est relativement moins abondante que la Chl<sub>a</sub>. Sa concentration chez S. muticum est toujours inférieure à 1 mg/g MS (Fig. 7). Les teneurs maximales ont été mesurées au printemps (0,93 mg/g MS en avril 1985) et les minimales en été (0,44 mg/g MS en juillet 86).

La fucoxanthine s'avère donc être le principal pigment complémentaire.

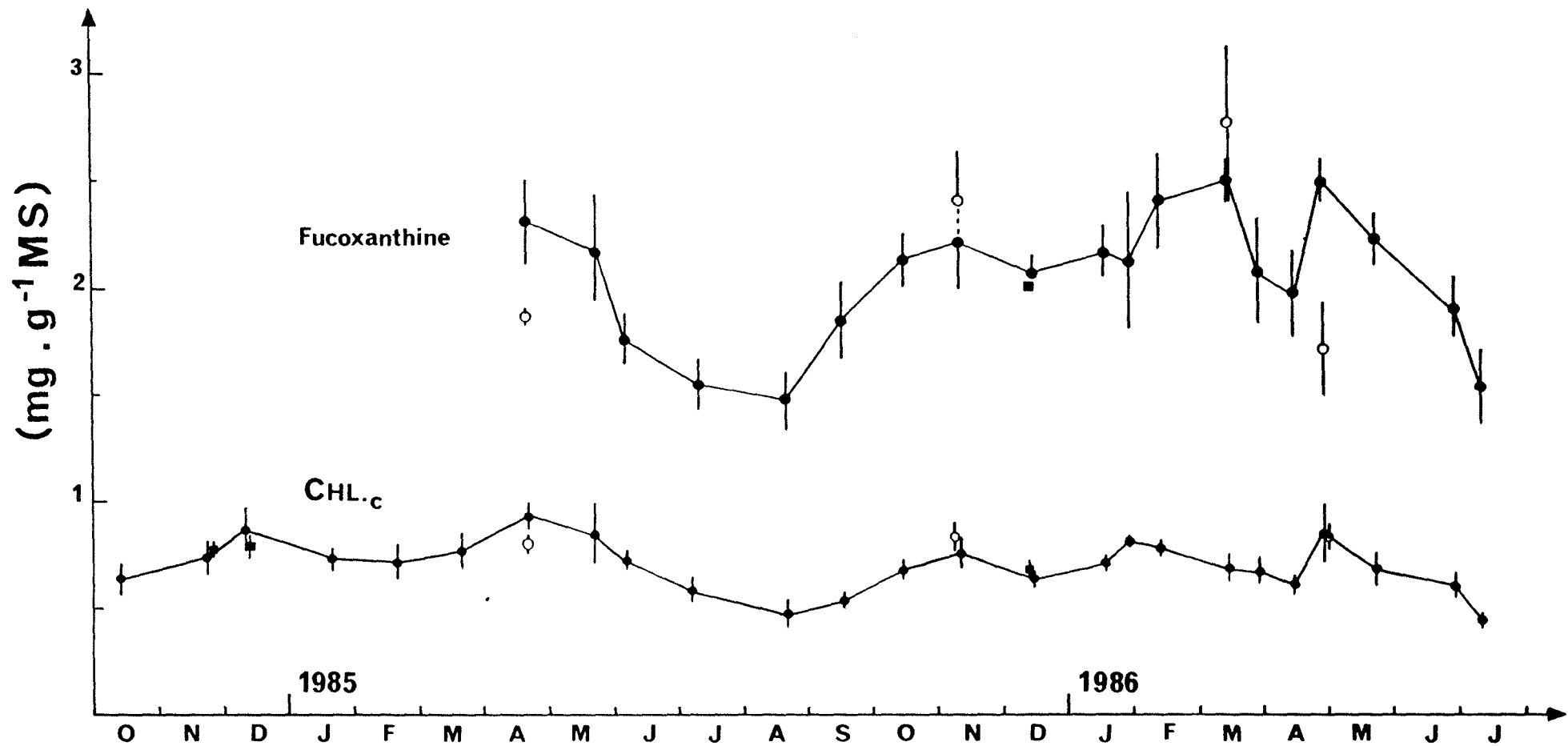


Fig. 7. Variations de la teneur en principaux pigments accessoires (Fucoxanthine et Chl<sub>c</sub>) de *S. muticum* (o : thalles adultes représentatifs de la population ; o : jeunes thalles ; : thalles senescents).

### 2.2.3. Evolution du rapport Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>c</sub>

Les valeurs successives du rapport Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>c</sub> des thalles de S. muticum ont été mentionnées Fig. 8. Celles-ci vont de 5,80 à 9,00 et sont du même ordre de grandeur que celles d'autres Phéophycées de l'étage médiolittoral de Roscoff (Levavasseur, 1987). Les jeunes thalles possèdent un rapport Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>c</sub> au moins égal à celui des adultes, tandis que le rapport Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>c</sub> des thalles senescents leur est inférieur. En revanche, contrairement aux rapports Phycoérythrine/Chl<sub>a</sub> des Rhodophycées, et Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>b</sub> des Chlorophycées, il ne semble guère possible de tirer des renseignements dignes d'intérêt de l'évolution de ce rapport au cours du cycle annuel, hormis le fait que l'augmentation du rapport Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>c</sub> d'octobre à mars peut s'expliquer par les fortes synthèses de Chl<sub>a</sub> durant cette période (cf. annexes).

Le profil des variations saisonnières des pigments photosynthétiques ne semble pas identique chez toutes les espèces de Phéophycées. La pigmentation des Fucus serratus du fjord de Trondheim (Norvège) apparaît relativement constante tout comme celle d'Ascophyllum nodosum hormis un petit pic au début du printemps (Jensen, 1966). Le Pelvetia canaliculata présente quant à lui des variations marquées avec une concentration maximale en hiver et une teneur minimale en septembre. Par ailleurs, Zavodnik (1973) sur Fucus virsoides a signalé un pic hivernal. Brinkhuis (1977) a mis en évidence des variations similaires de la teneur en pigments du Fucus vesiculosus pour lequel la concentration maximale était atteinte en avril. Smith et al. (1983) ont étudié la composition pigmentaire des différentes parties du thalle de Macrocystis integrifolia : quelle que soit la partie étudiée (tissus jeunes, matures ou âgés) les concentrations en Chl<sub>a</sub> et en fucoxanthine sont plus élevées en hiver qu'en été (minimum en août).

En ce qui concerne la zone intertidale de Roscoff, des suivis réguliers de la teneur en pigments d'une Chlorophycée (Ulva) et d'une Rhodophycée (Palmaria) ont été également réalisés (Levavasseur, 1986). Le contenu chlorophyllien de ces deux genres évolue de façon semblable au cours du cycle annuel.

Le profil des variations saisonnières apparaît donc globalement identique quelle que soit la classe d'algue étudiée. Ceci met en évidence l'influence prépondérante des facteurs du milieu sur la teneur globale en pigments des grandes algues côtières. Parmi ceux-ci la lumière joue un rôle important dans la mesure où les concentrations pigmentaires mesurées s'avèrent inversement proportionnelles à l'éclairement reçu.

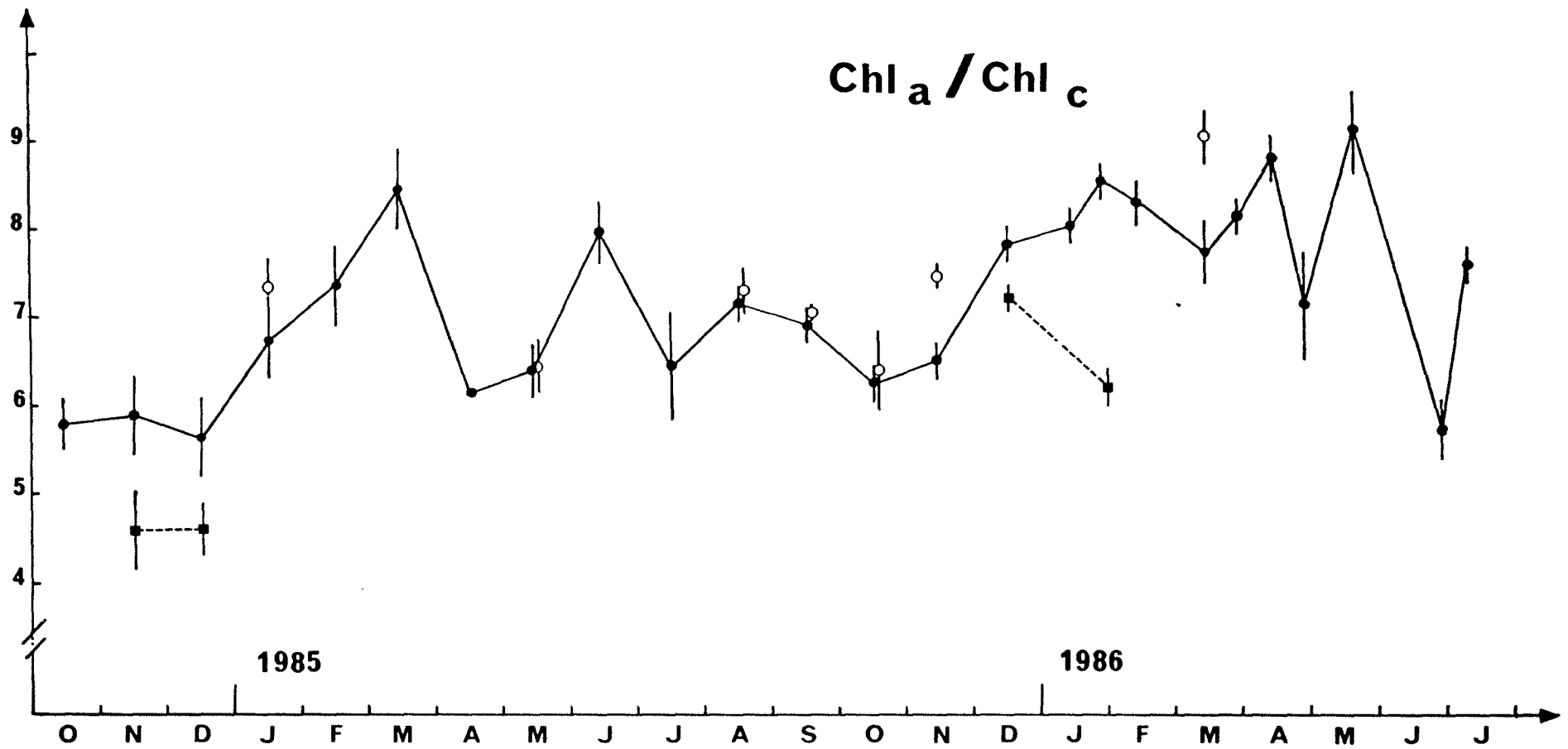


Fig. 8. Variations saisonnières du rapport Chl<sub>a</sub>/Chl<sub>c</sub> de *Sargassum muticum* (figuré identique à Fig. 6).

### 2.3. Activité photosynthétique mesurée sous conditions constantes au laboratoire

#### 2.3.1. Rapportée à la masse de matière sèche

L'activité photosynthétique des Sargassum muticum de l'étage médio-littoral, mesurée sous conditions expérimentales standard n'est pas constante au cours de l'année (Fig. 9). La photosynthèse nette est maximale au début du printemps (mars-avril) avec un dégagement d'oxygène de l'ordre de 22,9 mgO<sub>2</sub>/gMS/h (avril 1985), elle décroît ensuite jusqu'à l'été où elle atteint ses valeurs minimales (ex : 9,7 mgO<sub>2</sub>/g MS/h en juillet 1985). La fin de l'été et le début de l'automne (d'août à octobre) sont marqués par une nette reprise de l'activité photosynthétique des thalles de S. muticum. Celle-ci est particulièrement remarquable pour les jeunes thalles de petite taille (Fig. 9). En revanche la capacité photosynthétique des thalles âgés présentant des signes de senescence (pertes de rameaux annuels) diminue sensiblement à l'approche et au cours de l'hiver.

Très peu d'études des variations saisonnières de l'activité photosynthétique de Sargassum ont été réalisées. Selon Prince (1980), la photosynthèse nette de S. pteropleuron des côtes atlantiques du Sud de la Floride ne varie pas de façon significative du milieu de l'été à l'automne, saison où les températures de l'eau sont élevées (32°C). Cependant cet auteur a noté une nette diminution de l'activité photosynthétique lors de la sénescence des axes annuels coïncidant avec le déclin des températures de l'eau en hiver. Le même phénomène est observé avec S. muticum de Roscoff. Quoi qu'il en soit les valeurs de la photosynthèse nette des différentes espèces de Sargassum des zones subtropicales ou tropicales mentionnées par Prince (1980) sont toujours inférieures (environ 3 à 7 fois) à celles que nous avons mesuré avec S. muticum.

Lewey & Gorham (1984) pour leur part, ont bien réalisé quelques mesures de la photosynthèse de S. muticum des côtes de la Manche, toutefois leurs résultats ne peuvent être comparés aux nôtres dans la mesure où ils ont été effectués sous des très faibles éclaircements (< 128 uE/m<sup>2</sup>/s) et sont exprimés sous forme de valeurs relatives (en coups/min/g.poids frais).

A notre connaissance, le présent travail constitue la première étude sur un cycle annuel complet des variations saisonnières de la capacité photosynthétique de Sargassum muticum. Celles-ci peuvent être comparées avec celles d'Ulva sp. et de Palmaria palmata précédemment mesurées sur les mêmes conditions expérimentales (Levavasseur, 1986). Si, au printemps, Ulva sp. possède l'activité photosynthétique la plus élevée (40 mg O<sub>2</sub>/g MS/h contre environ 23-

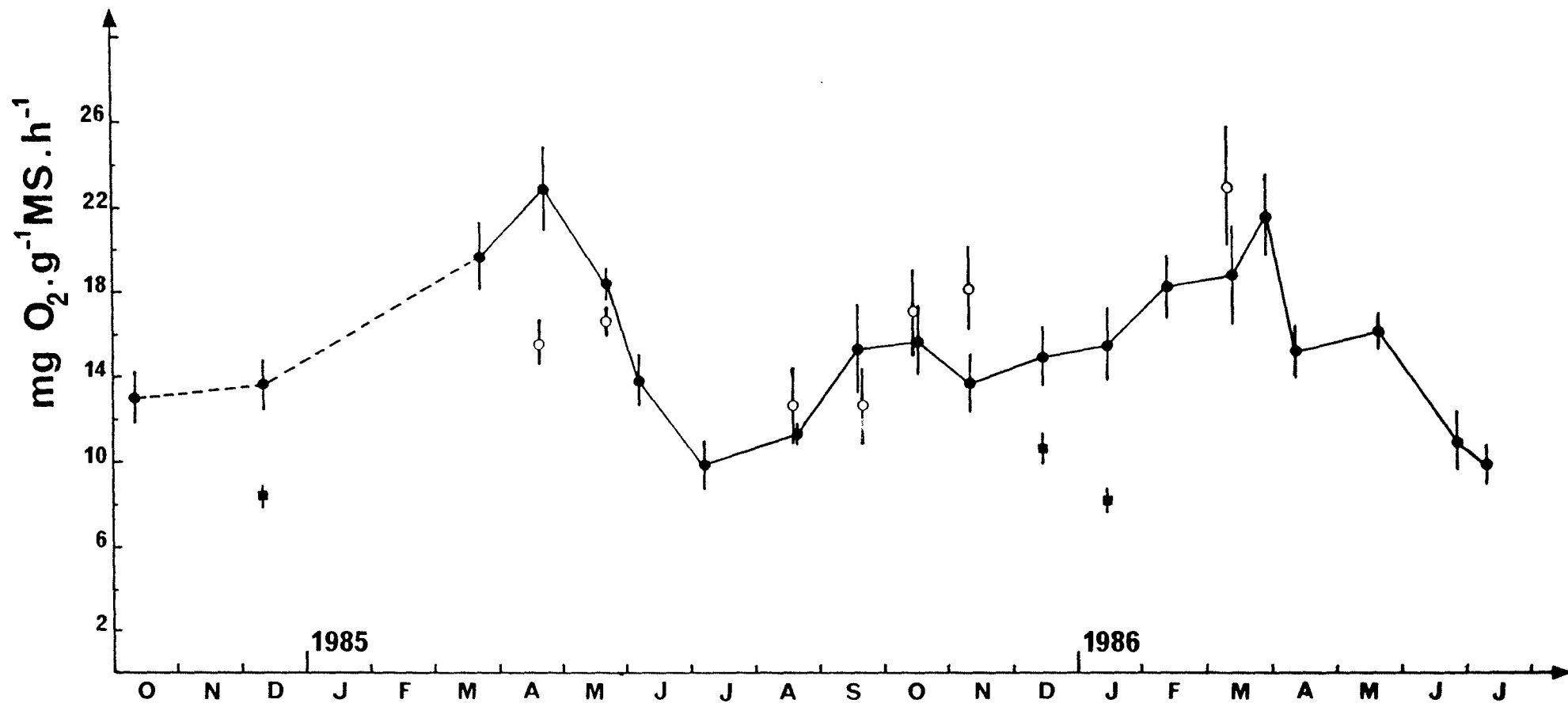


Fig. 9. Variations saisonnières de la photosynthèse nette de *S. muticum* (mesures rapportées à la masse sèche de matière sèche ( $\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{MS} \cdot \text{h}^{-1}$ )).

25 mg O<sub>2</sub>/g MS/h pour Palmaria et Sargassum), on constate qu'à la fin de l'été, la capacité photosynthétique de S. muticum (de l'ordre de 10 mg O<sub>2</sub>/g MS/h) est supérieure à celle des autres genres (respectivement de 7 et 6 mg O<sub>2</sub>/g MS/h pour Ulva et Palmaria).

Les variations saisonnières de la teneur en Chlorophylles (Fig. 6) et celles de la photosynthèse nette mesurée sous conditions standard (Fig. 9) de S. muticum évoluent globalement de façon parallèle. De telles observations ont été également faites avec Ulva sp. et P. palmata (Levavasseur, 1986). Cela suggère que la capacité photosynthétique des algues macrophytes de la région de Roscoff est largement tributaire de leur concentration en chlorophylle.

### 2.3.2. Rapportée à la quantité de Chl<sub>a</sub>

L'activité photosynthétique de S. muticum exprimée en fonction de la quantité de Chl<sub>a</sub>, (Fig. 10) n'est pas constante au cours du cycle annuel. Les valeurs maximales du dégagement d'oxygène (de l'ordre de 4-4,2 mg O<sub>2</sub>/mg Chl<sub>a</sub>/h) sont mesurées au début du printemps (mars-avril) et de l'automne (fin septembre), périodes qui correspondent à celles de forte activité métabolique des thalles. Les valeurs minimales, quant à elles, (de l'ordre de 2,4 à 3 mg O<sub>2</sub>/mg Chl<sub>a</sub>/h) sont obtenues principalement en hiver (de novembre à février) mais également à la fin du printemps. Les causes apparaissent différentes dans chacun des cas. En hiver, la croissance est faible et le métabolisme est orienté vers une synthèse des pigments (cf. Fig. 6). A la fin du printemps, la photosynthèse nette rapportée à la biomasse (Fig. 9) décroît alors que les teneurs en Chl sont encore élevées (Fig. 6) il en résulte une diminution de la photosynthèse nette par unité de Chl<sub>a</sub>. Durant cette période les conditions du milieu concourent au développement intense des thalles.

Il est à noter qu'à l'approche de l'hiver, de nombreux thalles de S. muticum deviennent senescents, avec perte de leurs rameaux annuels ; ces thalles présentent une activité photosynthétique/Chl<sub>a</sub> plus faible (de l'ordre de 2,0 mg O<sub>2</sub>/mg Chl<sub>a</sub>/h) que les thalles sains qui passeront l'hiver.

Le profil des variations saisonnières de la photosynthèse nette rapportée à la quantité de Chl<sub>a</sub> de S. muticum se caractérise donc par la faible amplitude de ces variations (entre 2,0 et 4,2 mg O<sub>2</sub>/mg Chl<sub>a</sub>/h) et par la présence de deux maxima, l'un au printemps, l'autre à la fin de l'été-début de l'automne. En cela il se distingue des profils obtenus avec Ulva sp. et P. palmata qui ne possèdent qu'un seul pic. Ce dernier est observé en été et son amplitude est plus importante



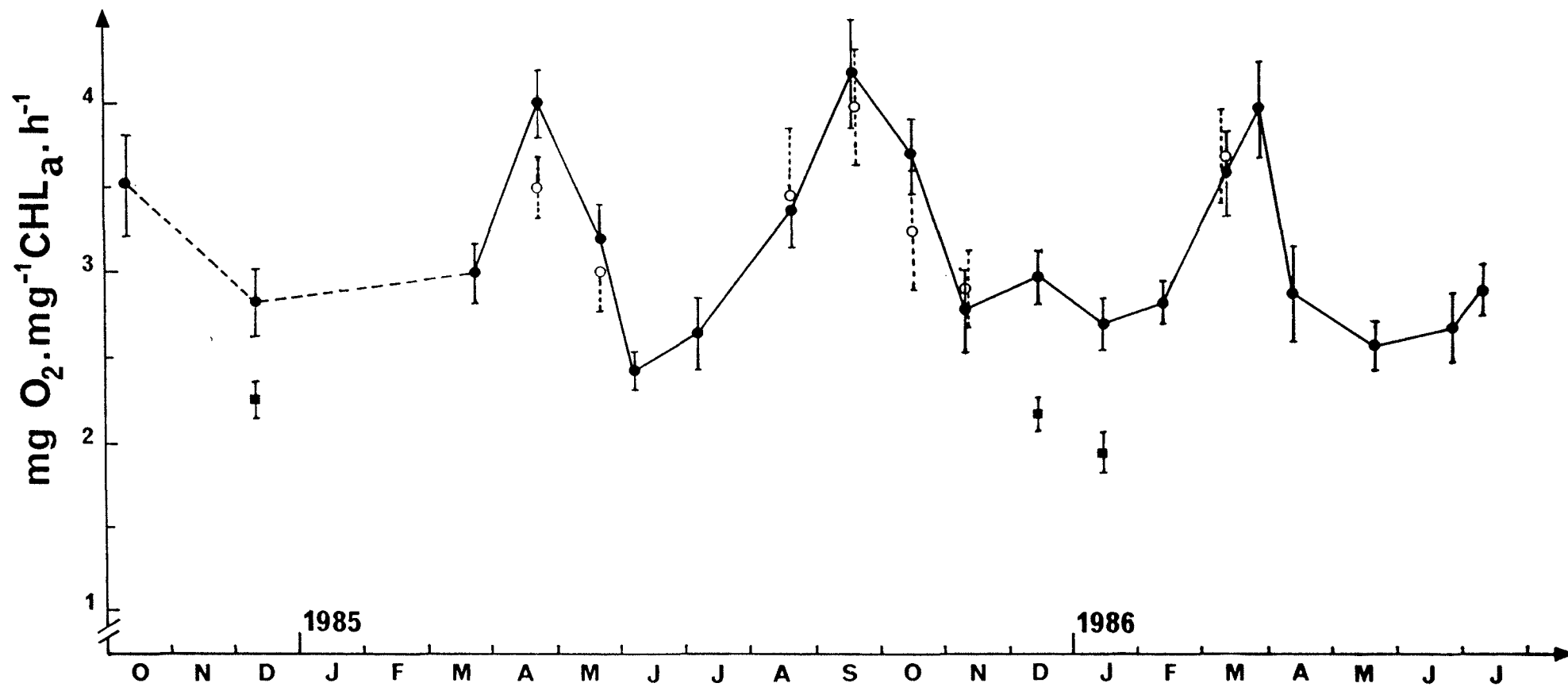


Fig. 10. Variations saisonnières de la photosynthèse nette de *S. muticum* (mesures rapportées à la quantité de  $\text{Chl}_a$ ).

surtout pour Ulva (de 3 à 9 mg O<sub>2</sub>/mg Chl<sub>a</sub>/h) (Levasseur, 1986). Or, il a été montré que ce pic estival était lié à une photodestruction des pigments provoquée par les conditions lumineuses du milieu. Il nous a donc semblé intéressant de simuler en laboratoire cet environnement, à la fin du printemps, et d'en suivre les effets sur les pigments et la photosynthèse des thalles de Sargassum muticum. Ces expériences font l'objet du prochain volet des résultats.

#### 2.4. Conclusion

Les caractéristiques pigmentaires et photosynthétiques des S. muticum de la zone intertidale de Roscoff varient nettement au cours du cycle annuel. Elles sont largement tributaires des conditions de l'environnement et interdépendantes entre elles. Il en est de même pour la croissance de ces thalles qu'il nous semble intéressant de corréliser à nos résultats afin d'essayer d'en déduire la stratégie de production de cette espèce pour notre région.

La croissance de S. muticum au laboratoire et ses modalités (dominance apicale, ...) a été abondamment étudiée par les anglo-saxons (Norton, 1977 ; Kane & Chamberlain, 1979 ...) (pour revue, voir Givernaud, 1984).

L'essentiel des données concernant les Sargasses de la Manche occidentale nous est fourni par Givernaud (1984) pour les thalles de Basse-Normandie, par Bailly du Bois (1984) pour les thalles de la zone intertidale de Roscoff et Nagain (1985) pour les thalles infralittoraux de la Baie de Morlaix. Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes bien entendu basé sur les données fournies par Bailly du Bois complétées par nos observations personnelles du peuplement qui malheureusement ne reposent pas sur des mesures précises, mais sur une fréquentation régulière du terrain durant le cycle d'étude.

Les Sargasses sont présentes sur la grève à Roscoff toute l'année et il est regrettable que l'étude de Bailly du bois n'ait porté que sur une période allant de la mi-avril à la mi-août, car la période automnale s'avère capitale, comme le montrent les présents résultats, dans la stratégie de développement de cette espèce. En effet, de nombreux thalles juvéniles croissent durant l'automne, passent l'hiver à l'état quiescent (en ce qui concerne la croissance) mais leur teneur en pigments augmente. Dès que les conditions de l'environnement redeviennent favorables, ces thalles présentent une forte activité photosynthétique qui leur permet de connaître une croissance prodigieuse au début du printemps.

Quoiqu'il en soit, comme l'a signalé Bailly du Bois (1984), la croissance de S. muticum est très active au printemps. Elle est maximale vers avril-mai ; elle peut alors atteindre 6 cm de moyenne/jour (ceci selon les individus et les stations). La taille moyenne des thalles augmente régulièrement jusqu'en juin, pour se stabiliser pour la majorité des individus aux environs de 2,70 m. Un examen approfondi des données de Bailly du Bois (1984 ; Fig. 51) portant sur 42 thalles bagués répartis en 4 classes de taille montre que la croissance se prolonge au moins jusqu'en août, non seulement pour les thalles < 1,20 m comme le signale cet auteur, mais pour l'ensemble de la population (cf. annexes).

Cependant, durant l'été, les thalles de grandes tailles, souvent fertiles, sont fragilisés et subissent aisément des cassures qui masquent leur croissance.

La période de forte croissance printanière est accompagnée d'une diminution remarquable de l'activité photosynthétique/MS (Fig. 8) du fait de l'accroissement de biomasse, mais aussi des pigments photosynthétiques (Figs. 6, 7). La synthèse de nouveaux pigments ne doit pas se faire au même rythme que l'extension des thalles (gain de biomasse) d'où un phénomène de dilution (observé également par Lewey & Gorham, 1984) auquel peut s'ajouter durant l'été une photodestruction des pigments liée aux forts éclaircissements (voir § 3).

A la fin de l'été, début septembre, la croissance est fortement réduite, le flux de photons moins drastique, aussi la synthèse des pigments l'emporte sur le gain de biomasse ce qui se traduit par une augmentation de la concentration pigmentaire, et les conditions de l'environnement étant par ailleurs favorables, l'activité photosynthétique des thalles de Sargassum augmente notablement. En outre, les germinations et jeunes pousses peuvent se développer et former de nouvelles cohortes.

Pendant l'hiver, les thalles âgés perdant leurs rameaux annuels atteignent les phases ultimes de la sénescence, tandis que les pousses estivales ou automnales s'enrichissent en pigments photosynthétiques (Figs. 6,7).

### 3. SIMULATION AU LABORATOIRE DE LA DECOLORATION ESTIVALE DES THALLES DE *S. MUTICUM*

L'été, les thalles de *S. muticum* apparaissent de couleur plus claire qu'au printemps ou en hiver. L'étude des variations saisonnières par un suivi mensuel sur 22 mois nous a montré que leurs concentrations en chlorophylles totales (Fig. 6 et annexes) et en fucoxanthine (fig. 7) étaient plus faibles durant la période estivale. Or, c'est en été que la photopériode est la plus longue et le flux de photons le plus élevé, donc que les algues reçoivent le plus de lumière. Aussi, il nous a semblé intéressant de simuler au laboratoire un tel stress lumineux afin d'en évaluer les effets sur les thalles de *S. muticum*.

Dans ce but, de nombreux thalles de *S. muticum*, sains et de tailles voisines (60 cm environ) ont été récoltés lors d'une même marée, débarrassés de leurs épiphytes et placés aussitôt en élevage (eau de mer courante naturelle) et soumis à une photopériode 18 heures lumière-6 heures obscurité (16-8) avec un éclairement de 900  $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$  (P.A.R.) correspondant à un éclairement énergétique de l'ordre de 180  $\text{W}/\text{m}^2$  au niveau des thalles.

L'expérience s'est étendue sur une période de 12 jours au cours de laquelle des prélèvements réguliers d'échantillons ont été effectués afin de suivre l'évolution de la teneur en principaux pigments photosynthétiques ( $\text{Chl}_a$ ,  $\text{Chl}_c$  et fucoxanthine) et de l'activité photosynthétique sous conditions contrôlées au cours du stress lumineux. Le 11<sup>ème</sup> jour ( $t_0 + 10$ ) une panne d'électricité nous a conduit à interrompre les conditions de stress, et nous a permis de suivre l'évolution des paramètres étudiés sur des thalles en état de post-stress, exposés de nouveau à la photopériode naturelle mais soumis un éclairement atténué de 50-100  $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$  (cette expérience étant réalisée dans le sous-sol du laboratoire).

#### **3.1. Evolution de la teneur en différents pigments des thalles soumis au stress lumineux**

Celle-ci est représentée Fig. 11. On constate qu'entre  $t_0$  (début de l'expérience) et  $t_0+9$  la concentration des principaux pigments photosynthétiques diminue sensiblement.

La  $\text{Chl}_a$  apparaît plus sensible à ce surcroît de lumière reçue que les pigments complémentaires ( $\text{Chl}_c$  et fucoxanthine) : au bout de 10 jours, les concentrations en chacun de ces pigments ont respectivement diminué de 46, 35 et

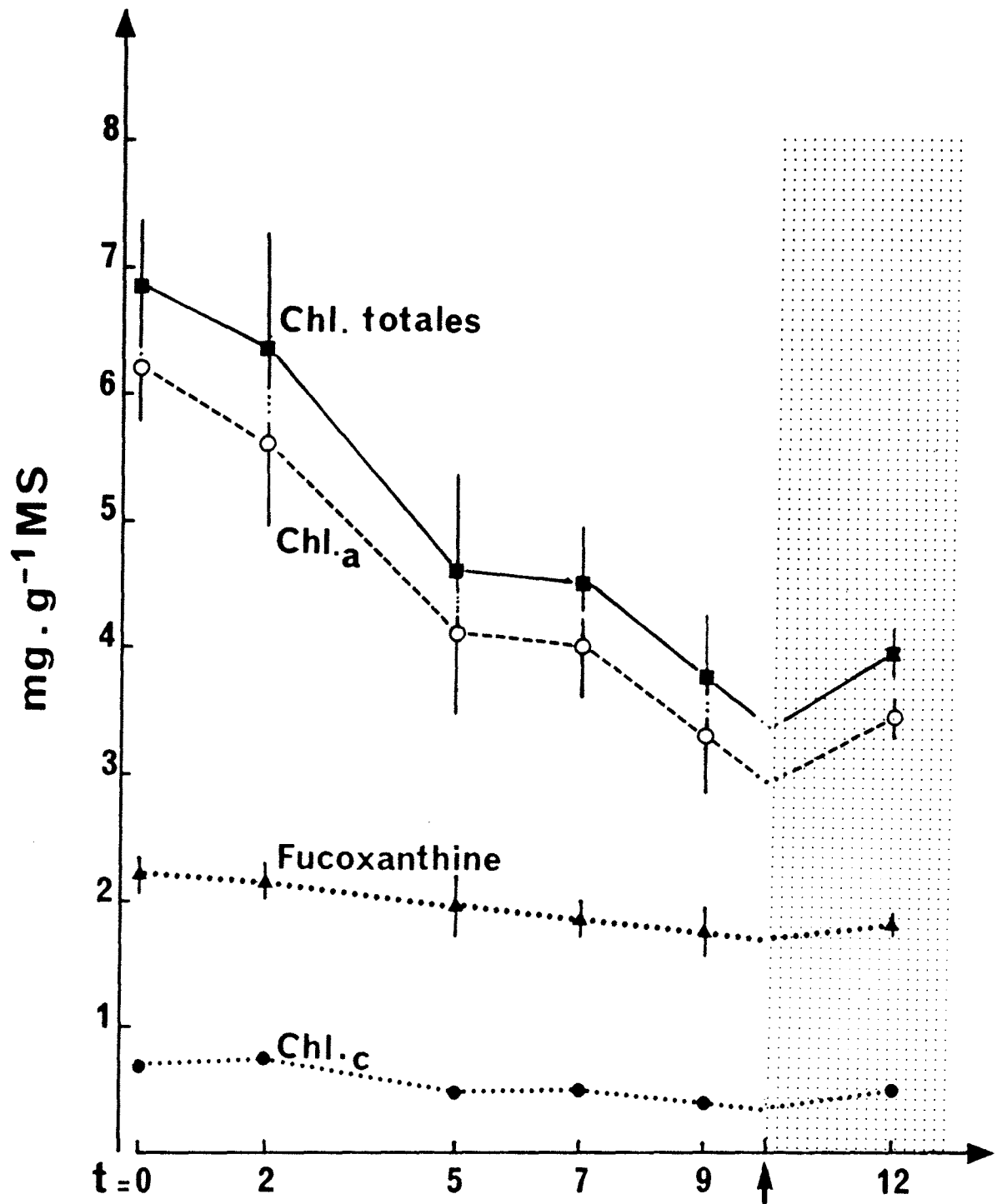


Fig. 11. Expériences de stress lumineux : évolution de la teneur en différents pigments de *Sargassum muticum*, soumis à un fort éclaircissement ( $900 \text{ uE} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) sous une photopériode 18-6 pendant 10 jours puis à la photopériode naturelle sous un éclaircissement réduit.

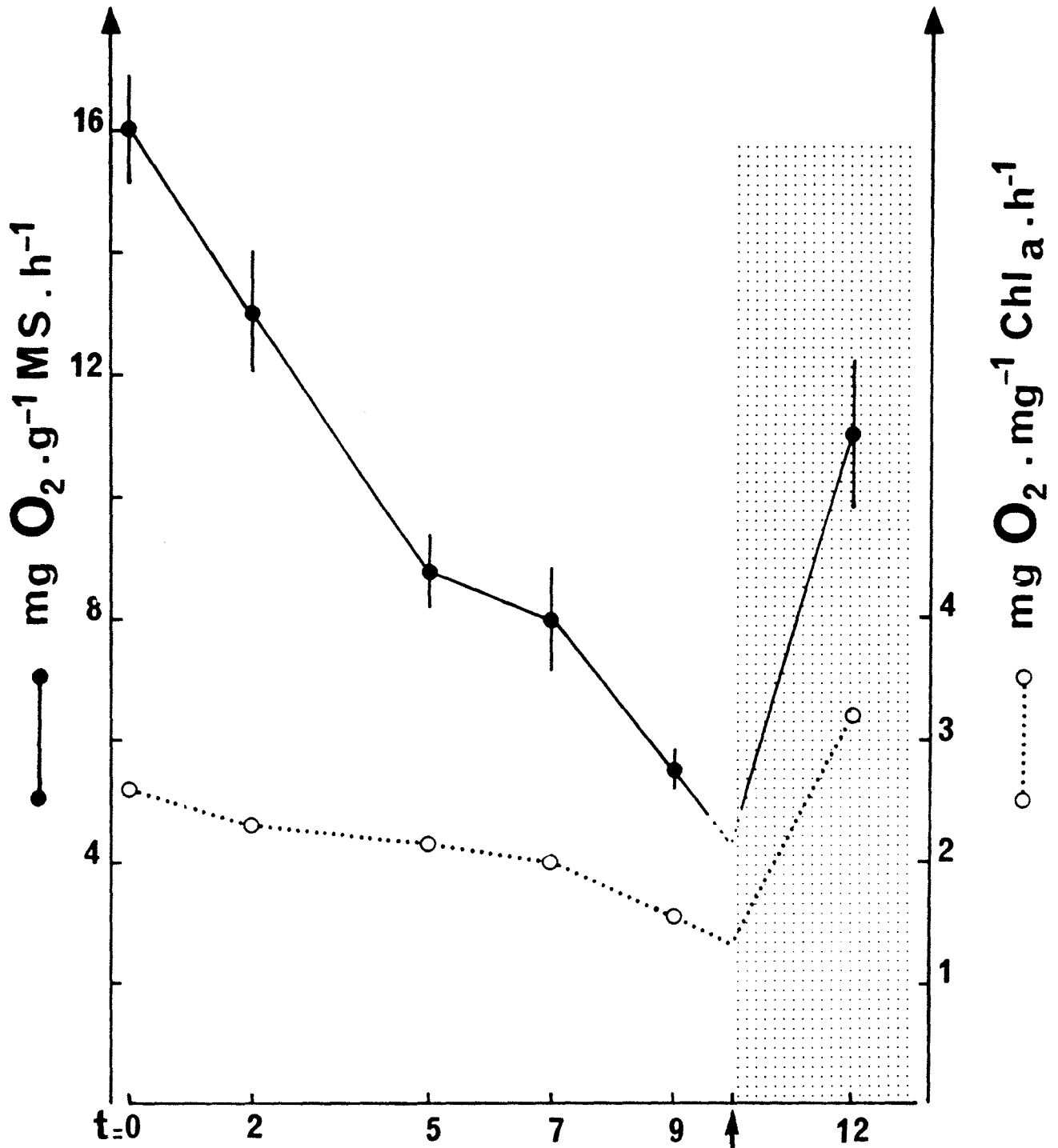


Fig. 12. Expériences de stress lumineux. Evolution de la photosynthèse nette de thalles de *Sargassum muticum* soumis à un éclaircissement de  $900 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  ( $\approx 180 \text{ W/m}^2$ ) sous une photopériode 18-6 pendant 10 jours puis à la photopériode naturelle sous un éclaircissement réduit.

27 %. La levée du stress lumineux interrompt le processus de dégradation pigmentaire. Trois jours plus tard ( $t_0+12$ ), une légère augmentation de la concentration en pigments des thalles est mesurée ; cependant celle-ci n'est guère significative dans le cas présent.

Quoi qu'il en soit, cette expérience de simulation montre bien que les conditions lumineuses estivales entraînent une photodestruction des pigments photosynthétiques des thalles de S. muticum, photodestruction qui explique en partie les faibles teneurs en  $Chl_a$  mesurées en été.

### 3.2. Incidence sur leur activité photosynthétique

L'activité photosynthétique rapportée à la masse de matière sèche des thalles de S. muticum soumis au stress lumineux décroît fortement au fur et à mesure que celui-ci se prolonge (Fig. 12). En 9 jours (entre  $t_0$  et  $t+9$ ) le dégagement d'oxygène des thalles passe de 15,98 à 5,22 mg  $O_2/g$  MS/h (cf annexes) soit une diminution d'environ 67 % de leur activité photosynthétique.

Cette diminution de la photosynthèse nette consécutive au stress lumineux n'est pas irréversible puisque deux jours après l'interruption de ce dernier, une forte reprise de l'activité est observée, alors que la teneur en pigments des thalles n'a guère évolué dans ce laps de temps (Fig. 11).

La photosynthèse nette, exprimée non plus en fonction de la biomasse (MS) mais de la quantité de  $Chl_a$ , suit la même évolution au cours du stress lumineux (Fig. 12). En outre, on constate que 2 jours après l'interruption du stress ( $t_0+12$ ) le rendement photosynthétique par unité de  $Chl_a$  est supérieur à celui des témoins du début d'expérience ( $t_0$ ). Il est du même ordre de grandeur que celui obtenu au cours du cycle annuel avec les thalles du mois d'août (Fig. 10).

### 3.3. Conclusion

Cette expérience de simulation au laboratoire des conditions lumineuses estivales sur des thalles de S. muticum nous a permis d'obtenir une photodestruction des pigments ( $Chl_a$  surtout) plus importante que celle observée sur les échantillons récoltés en été lors de l'étude des variations saisonnières. En outre, elle met en évidence les facultés d'adaptation de cette espèce à de telles conditions.

### III. CONCLUSIONS GENERALES

Cette étude écophysiological des caractéristiques pigmentaires et photosynthétiques des S. muticum de la zone intertidale de Roscoff nous permet de mieux comprendre l'expansion prodigieuse que connaît cette espèce dans nos régions.

Réputée très tolérante vis-à-vis des paramètres physico-chimiques (tels que salinité, température ...), elle rencontre en Manche occidentale les conditions propices à son développement. Elle ne souffre d'aucune carence nutritionnelle au cours du cycle annuel. Sa teneur en pigments photosynthétiques est tout à fait comparable à celles des espèces autochtones. Elle apparaît être moins sensible que d'autres algues telles qu'Ulva ou Palmaria à la photodestruction estivale de leurs pigments. Ses performances photosynthétiques, comparées à celles d'autres espèces, font de S. muticum une algue à forte productivité.

S. muticum est si bien adaptée aux conditions de l'environnement de nos régions que son activité photosynthétique y est supérieure à celle des Sargasses dans les régions sub-tropicales. D'ailleurs, si S. muticum ne mesure que 1,2 m de long au Japon d'où il est originaire, il peut atteindre au maximum 10 m sur les côtes atlantiques françaises.

Le suivi mensuel de l'activité photosynthétique de S. muticum au cours du cycle annuel nous montre que les périodes de forte capacité photosynthétique/Chl<sub>a</sub> précèdent ou sont justes concomitantes avec celles de forte croissance. En cela, les mesures pigmentaires et de photosynthèse peuvent être considérées comme étant de bons indices physiologiques des potentialités de production.

Il n'en reste pas moins que le développement prodigieux de S. muticum, consécutif à son introduction accidentelle, semble désormais se normaliser après quelques années de présence de cette espèce sur nos côtes ! Ce travail et cette dernière remarque suscitent quelques axes de recherche à développer tels que :

- estimer la biomasse de S. muticum et son évolution au cours du temps ;
- prêter un intérêt attentif à la croissance et à la dynamique des populations au cours du cycle annuel et tout particulièrement à la fin de l'été-début automne (août-septembre-octobre est une période de recrutement important) ;
- améliorer notre connaissance des peuplements infralittoraux de S. muticum qui auraient tendance à se développer. Une telle étude a été amorcée par C. Nagain en Baie de Morlaix (1984). Elle mériterait d'être "approfondie".



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAILLY DU BOIS P., 1984. Prolifération de la Sargasse japonaise. Rapport de stage, Antenne du COB (IFREMER), Station Biologique de Roscoff, 129 p.
- BELSHER T., C.F. BOUDOURESQUE, P. DAVID, M. LAURET, R. RIOUALL & M. PELLEGRINI, 1985. L'envahissement de l'Etang de Thau (France) par la grande Phaeophycée Sargassum muticum. *Comm. int. Explor. sci. Medit.*, Lucerne, 1-7.
- BELSHER T. & C. BOYEN, 1983. Sargassum muticum (Yendo) Fensholt. Une Sargasse parmi d'autres. *Biomasse Actualité* 12, 3, 13-14.
- BRINKHUIS B.H., 1977 a. Seasonal variations in Salt marsh macroalgae photosynthesis. I. Ascophyllum nodosum ecad. scorpioides. *Mar. Biol.* 44, 165-175.
- BRINKHUIS B.H., 1977 b. Seasonal variations in Salt marsh macroalgae photosynthesis. II. Fucus vesiculosus and Ulva lactuca. *Mar. Biol.* 44, 177-186.
- CABIOCH J., 1981. Premières observations de l'algue japonaise Sargassum muticum (Yendo) Fensholt, dans la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 27, 1-2.
- CHAPMAN A.R.O. & J.S. CRAIGIE, 1978. Seasonal growth in Laminaria longicuris; relations with reserve carbohydrate storage and production. *Mar. Biol.*, 46, 209-213.
- COSSON J., DUGLET A. & BILLARD C., 1977. Sur la végétation algale de l'étage littoral dans la région de Saint-Vaast-la-Hougue et la présence d'une espèce japonaise nouvelle pour les côtes françaises : Sargassum muticum (Yendo) Fensholt (Pheophyceae, Fucales). *Bull. Soc. Lin. Normandie*, 105, 109-116.
- CRITCHLEY A.T., FARNHAM W.F. & MORREL S.L., 1983. A chronology of new European sites of attachment for the invasive brown alga, Sargassum muticum (Yendo) Fensholt, 1973-1981. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 63, 799-811.
- FARNHAM W.F., FLETCHER R.L. & IRVINE L.M., 1973. Attached Sargassum muticum found in Britain. *Nature Lond.*, 243, 231-232.
- GERBAL M., 1985. L'invasion de l'étang de Thau par les algues japonaises. Les peuplements à Sargassum muticum et la flore accompagnatrice. D.E.A. d'Ecologie méditerranéenne, Fac. Sci. Luminy-Marseille, 63 p.
- GIVERNAUD T., 1984. Recherches sur l'algue brune Sargassum muticum (Yendo) Fensholt en Basse-Normandie. Rapport de contrat Univ. Caen/Lab. Algol. Fond. Appl./CNEXO 83/7330, 82 p.
- GORHAM J. & S.A. LEWEY, 1984. Seasonal changes in the chemical composition of Sargassum muticum. *Mar. Biol.* 80, 103-108.
- GRUET Y., 1976. Présence de l'algue japonaise Sargassum muticum (Yendo) Fensholt sur la côte française de Normandie. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.* 74, 101-104.

- HATCHER B.G., A.R.O. CHAPMAN & K.H. MANN, 1977. An annual carbon budget for the kelp Laminaria longicuris. **Mar. Biol.** **44**, 85-96.
- I.S.T.P.M., 1976. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff au cours des années 1959 à 1970. **Trav. Stat. Biol. Roscoff (N.S.)** **23**, 31-39.
- JEFFREY S.W., 1972. Preparation and some properties of cristalline chlorophyll c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> from marine algae. **Biochim. Biophys. Acta**, **279**, 15-33.
- JEFFREY S.W. & G.F. HUMPHREY, 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. **Biochem. Physiol. PF1**, **167**, 191-194.
- JENSEN A., 1966. Carotenoids of Norwegian brown seaweeds and of seaweed meals. **Rep. Norv. Inst. Seaweed Res.** **31**, 1-138.
- KANE D.F. & CHAMBERLAIN A.H.L., 1979. Laboratory growth studies on Sargassum muticum (Yendo) Fensholt. I. Seasonal growth of whole plants and lateral sections. **Bot. Mar.** **22**, 1-9.
- KING R.J. & W. SCHRAMM, 1976. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. **Mar. Biol.** **37**, 215-222.
- LAPORTE B.E. & K.R. TENORE, 1981. Experimental outdoor studies with Ulva fasciata Delile. I. Interaction of light and nitrogen on nutrient uptake, growth and biochemical composition. **J. Exp. mar. Biol. Ecol.** **53**, 135-152.
- LEVAVASSEUR G., 1977. Etude écophysiological de la composition pigmentaire de quelques Corallinacées. **Rapport D.E.A. Algologie**, Paris VI.
- LEVAVASSEUR G., 1980. Comportement photosynthétique de quelques macrophytes benthiques de la région de Roscoff. Intérêt écophysiological et incidence sur la productivité. **Thèse Doct. 3ème cycle**, Univ. P. & M. Curie, Paris.
- LEVAVASSEUR G., 1986. Plasticité de l'appareil pigmentaire des Algues marines macrophytes. Régulations en fonction de l'environnement. **Thèse Doct. Etat**, Univ. Paris VI, 210 p.
- LEVAVASSEUR G., 1987. Teneur en pigments et activité photosynthétique comparées de diverses algues macrophytes de la zone intertidale de Roscoff. **Cryptogamie Algologie** **8**, 253-271.
- LEVAVASSEUR G. & G. GIRAUD, 1982. Modification de la photosynthèse nette d'une Ulve de Roscoff en fonction de la durée d'éclairement. **Physiol. Veg.** **20**, 143-154.
- LEWEY S.A., 1978. Variation in the pigment composition of Sargassum muticum. **Br. Phycol. J.** **13**, 203.
- LEWEY S.A. & FARNHAM W.F., 1981. Observations on Sargassum muticum in Britain. **Proc. int. Seaweed Symp.** **8**, 388-394.
- LEWEY S.A. & J. GORHAM, 1984. Pigment composition and photosynthesis in Sargassum muticum. **Mar. Biol.** **80**, 109-115.

- LITTLER M.M., 1980. Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae : tests of a functional form hypothesis. **Bot. mar.** **23**, 161-165.
- LITTLER M.M. & K.E. ARNOLD, 1982. Primary productivity of marine macroalgal functional -form groups from southwestern North America. **J. Phycol.** **18**, 307-311.
- LITTLER M.M. & D.S. LITTLER, 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae : field and laboratory tests of a functional form model. **Am. Nat.** **116**, 25-44.
- LITTLER M.M. & S.N. MURRAY, 1974. The primary productivity of marine macrophytes from rocky intertidal community. **Mar. Biol.** **27**, 131-135.
- MEEKS J.C., 1974. Chlorophylls. In : Stewart W.D.P. (Ed.) **Algal Physiology and Biochemistry**. Blackwell Scientific, Oxford, 161-175.
- NAGAIN C., 1984. Implantation, croissance et développement de l'algue japonaise Sargassum muticum (Yendo) Fensholt, Baie de Morlaix. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 57 p.
- NORTON T.A., 1981. Sargassum muticum on the Pacific coast of North America. **Proc. int. Seaweed Symp.** **8**, 449-456.
- PRINCE J.S., 1980. The ecology of Sargassum pteropleuron Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. II. Seasonal photosynthesis and respiration of S. pteropleuron and comparison of tis phenology with that of S. polyceratum Montagne. **Phycologia** **19** (3), 190-193.
- RABINOWITCH E.I., 1945. Photosynthesis. Vol. I. **Interscience Publishers Ltd.**, New York, 1-599.
- SCAGEL R.F., 1956. Introduction of japanese alga, Sargassum muticum, into the North East Pacific. **Fish Res. Papers, Washington depart. Fish.**, **1**, 49-59.
- SESTAK Z., J. CATSKY & P.G. JARVIS, 1971. Plant photosynthetic production. **Manual of methods**, 818 p. Hague, Junk.
- SMITH R.G., W.N. WHEELER & L.M. SRIVASTAVA, 1983. Seasonal photosynthetic performance of Macrocystis integrifolia (Phaeophyceae). **J. Phycol.** **19**, 352-359.
- STRICKLAND J.D.H. & T. PARSONS, 1972. A practical hand book of seawater analysis. **Bull. Fish. Res. Bd. Can.** **167**, 1-311.
- THOMAS E.A. & E.B. TREGUNNA, 1968. Bicarbonate ion assimilation in photosynthesis by Sargassum muticum. **Can J. Bot.** **46**, 411-415.
- WAFAR M., 1981. Nutrients, primary production and dissolved and particulate organic matter in well-mixed temperate coastal waters (Bay of Morlaix, Western english Channel). **Thèse Doct. 3ème cycle**. Univ. P. & M. Curie (Paris VI), 225 p.
- ZAVODNIK N., 1973. Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to north Adriatic. Part. I. Fucus virsoides (Don). **J. ag. Bot. Mar.** **16**, 155-165.

## ANNEXES

TENEURS en Chl. a, Chl. c et Chl. totales de Sargassum muticum

( $\bar{x} \pm s.d$ , n=5)

Dates	Thalles	Chl. a (mg/g MS)	Chl. c (mg/g MS)	Chl. a + c (mg/g MS)	Chl. a / Chl. c
11 Oct. 1984	ad.	3,68 ± 0,413	0,64 ± 0,086	4,33 ± 0,494	5,80 ± 0,33
22 Nov. 84	ad.	4,39 ± 0,366	0,74 ± 0,071	5,13 ± 0,437	5,92 ± 0,46
22 Nov. 84	senesc.	3,56 ± 0,261	0,78 ± 0,030	4,34 ± 0,292	4,56 ± 0,44
10 Dec. 84	ad.	4,84 ± 0,413	0,86 ± 0,094	5,70 ± 0,450	5,66 ± 0,21
10 Dec. 84	senesc.	3,74 ± 0,173	0,80 ± 0,025	4,54 ± 0,198	4,68 ± 0,30
22 Janv. 1985	ad.	4,71 ± 0,149	0,73 ± 0,060	5,44 ± 0,209	6,73 ± 0,59
22 Janv. 85	jeunes	5,50 ± 0,368	0,75 ± 0,091	6,25 ± 0,450	7,36 ± 0,30
20 Fev. 85	ad.	5,25 ± 0,262	0,72 ± 0,075	5,96 ± 0,337	7,33 ± 0,46
21 Mars 85	ad.	6,52 ± 0,441	0,77 ± 0,080	7,29 ± 0,521	8,47 ± 0,43
21 Avril 85	ad.	5,72 ± 0,275	0,93 ± 0,054	6,65 ± 0,324	6,17 ± 0,44
21 Avril 85	jeunes	4,45 ± 0,231	0,80 ± 0,050	5,25 ± 0,220	5,54 ± 0,39
21 Mai 85	ad.	5,33 ± 0,470	0,84 ± 0,145	6,17 ± 0,609	6,40 ± 0,36
21 Mai 85	jeunes	5,55 ± 0,674	0,86 ± 0,115	6,41 ± 0,783	6,47 ± 0,29
6 Juin 85	ad.	5,70 ± 0,203	0,72 ± 0,036	6,42 ± 0,233	7,92 ± 0,23
6 Juillet 85	ad.	3,70 ± 0,319	0,58 ± 0,057	4,27 ± 0,361	6,43 ± 0,57
6 Juillet 85	jeunes	4,39 ± 0,262	0,70 ± 0,039	5,10 ± 0,301	6,25 ± 0,30
20 Aout 85	ad.	3,32 ± 0,379	0,47 ± 0,057	3,78 ± 0,437	7,14 ± 0,13
20 Aout 85	jeunes	3,68 ± 0,337	0,50 ± 0,037	4,18 ± 0,372	7,33 ± 0,26
18 Sept. 85	ad.	3,62 ± 0,207	0,53 ± 0,029	4,15 ± 0,232	6,91 ± 0,22
18 Sept. 85	jeunes	3,17 ± 0,283	0,45 ± 0,040	3,62 ± 0,323	7,03 ± 0,03
17 Oct. 85	ad.	4,24 ± 0,240	0,68 ± 0,049	4,92 ± 0,287	6,27 ± 0,13
17 Oct. 85	jeunes	5,28 ± 0,828	0,78 ± 0,063	6,06 ± 0,872	6,37 ± 0,45
10 Nov. 85	ad.	4,99 ± 0,546	0,76 ± 0,067	5,75 ± 0,613	6,51 ± 0,21
10 Nov. 85	jeunes	6,19 ± 0,539	0,83 ± 0,082	7,03 ± 0,621	7,45 ± 0,08
14 Dec. 85	ad.	5,00 ± 0,215	0,64 ± 0,027	5,64 ± 0,239	7,83 ± 0,18
14 Dec. 85	senesc.	4,85 ± 0,167	0,67 ± 0,034	5,53 ± 0,201	7,23 ± 0,12
17 Janv. 1986	ad.	5,69 ± 0,214	0,71 ± 0,043	6,40 ± 0,257	8,01 ± 0,19
29 Janv. 86	ad.	6,05 ± 0,163	0,81 ± 0,022	6,86 ± 0,184	7,51 ± 0,16
29 Janv. 86	senesc.	4,27 ± 0,106	0,69 ± 0,027	4,96 ± 0,133	6,20 ± 0,18
12 Fev. 86	ad.	6,45 ± 0,267	0,78 ± 0,037	7,23 ± 0,304	8,23 ± 0,24
14 Mars 86	ad.	5,20 ± 0,276	0,68 ± 0,051	5,88 ± 0,327	7,70 ± 0,36
14 Mars 86	jeunes	6,18 ± 0,459	0,69 ± 0,067	6,87 ± 0,526	9,00 ± 0,27
29 Mars 86	ad.	5,44 ± 0,441	0,67 ± 0,057	6,11 ± 0,498	8,09 ± 0,22
11 Avril 86	ad.	5,25 ± 0,324	0,60 ± 0,043	5,85 ± 0,364	8,76 ± 0,26
27 Avril 86	ad.	5,96 ± 0,518	0,85 ± 0,146	6,81 ± 0,662	7,12 ± 0,63
27 Avril 86	jeunes	6,63 ± 0,364	0,84 ± 0,049	7,47 ± 0,413	7,89 ± 0,24
21 Mai 86	ad.	6,08 ± 0,453	0,78 ± 0,073	6,86 ± 0,526	7,79 ± 0,45
27 Juin 86	ad.	4,02 ± 0,297	0,60 ± 0,047	4,03 ± 0,325	6,70 ± 0,35
10 Juil. 86	ad.	3,35 ± 0,171	0,44 ± 0,014	3,79 ± 0,183	7,56 ± 0,19

Dosages de la Fucoxanthine . ( $\bar{x} \pm sd$ , n = 5)

Dates	Thalles	Fucoxanthine (mg/g MS.)	Fuco. /Chl.a
21 Avril 1985	adultes	2,298 $\pm$ 0,193	0,402
21 Avril 85	jeunes	1,864 $\pm$ 0,039	0,419
21 Mai 85	adultes	2,164 $\pm$ 0,212	0,406
6 Juin 85	adultes	1,757 $\pm$ 0,135	0,308
6 Juillet 85	adultes	1,543 $\pm$ 0,140	0,417
20 Aout 85	adultes	1,447 $\pm$ 0,152	0,436
18 Sept. 85	adultes	1,822 $\pm$ 0,180	0,503
17 Oct. 85	adultes	2,126 $\pm$ 0,129	0,501
10 Nov. 85	adultes	2,202 $\pm$ 0,195	0,442
10 Nov. 85	jeunes	2,390 $\pm$ 0,237	0,386
14 Dec. 85	adultes	2,062 $\pm$ 0,088	0,412
14 Dec. 85	senescents	1,997 $\pm$ 0,235	0,412
17 Janv. 1986	adultes	2,159 $\pm$ 0,125	0,379
29 Janv. 86	adultes	2,113 $\pm$ 0,347	0,349
12 Fev. 86	adultes	2,395 $\pm$ 0,228	0,371
14 Mars 86	adultes	2,467 $\pm$ 0,058	0,475
14 Mars 86	jeunes	2,753 $\pm$ 0,365	0,445
29 Mars 86	adultes	2,053 $\pm$ 0,245	0,377
14 Avril 86	adultes	1,960 $\pm$ 0,210	0,373
27 Avril 86	adultes	2,490 $\pm$ 0,095	0,418
27 Avril 86	jeunes	1,710 $\pm$ 0,205	0,258
21 Mai 86	adultes	2,209 $\pm$ 0,127	0,358
27 Juin 86	adultes	1,885 $\pm$ 0,134	0,469
10 Juillet 86	adultes	1,537 $\pm$ 0,181	0,459

PHOTOSYNTHESE nette de *Sargassum muticum*. ( $\bar{x} \pm s.e$ , n = 8).

Dates	Thalles	mg O <sub>2</sub> /g MS/h	Chl <sub>a</sub>	mg O <sub>2</sub> /mg Chl. a / h
11 Oct. 1984	adultes	13,02 ± 0,418	3,69 ± 0,185	3,53 ± 0,290
10 Dec. 84	adultes	13,64 ± 0,442	4,84 ± 0,187	2,82 ± 0,200
10 Dec. 84	senesc.	8,47 ± 0,162	3,74 ± 0,077	2,26 ± 0,090
21 Mars 1985	adultes	19,64 ± 0,543	6,52 ± 0,197	3,01 ± 0,174
22 Avril 85	adultes	22,87 ± 0,687	5,72 ± 0,123	4,00 ± 0,206
22 Avril 85	jeunes	15,52 ± 0,424	4,45 ± 0,114	3,49 ± 0,185
21 Mai 85	adultes	18,30 ± 0,222	5,33 ± 0,210	3,20 ± 0,165
21 Mai 85	jeunes	16,65 ± 0,322	5,55 ± 0,301	2,99 ± 0,220
6 Juin 85	adultes	13,81 ± 0,425	5,70 ± 0,091	2,42 ± 0,113
6 Juillet 85	adultes	9,77 ± 0,394	3,70 ± 0,143	2,64 ± 0,209
20 Aout 85	adultes	11,22 ± 0,170	3,32 ± 0,169	3,38 ± 0,223
20 Aout 85	jeunes	12,66 ± 0,351	3,68 ± 0,151	3,44 ± 0,411
18 Sept. 85	adultes	15,24 ± 0,762	3,62 ± 0,093	4,18 ± 0,317
18 Sept. 85	jeunes	12,60 ± 0,653	3,17 ± 0,127	3,98 ± 0,365
17 Oct. 85	adultes	15,65 ± 0,567	4,24 ± 0,107	3,69 ± 0,227
17 Oct. 85	jeunes	17,11 ± 0,703	5,28 ± 0,370	3,24 ± 0,360
10 Nov. 85	adultes	13,56 ± 0,498	4,99 ± 0,244	2,78 ± 0,238
10 Nov. 85	jeunes	17,95 ± 0,711	6,19 ± 0,539	2,90 ± 0,228
14 Dec. 85	adultes	14,88 ± 0,471	5,00 ± 0,096	2,97 ± 0,151
14 Dec. 85	senesc.	10,62 ± 0,285	4,85 ± 0,075	2,19 ± 0,093
17 Janv. 86	adultes	15,42 ± 0,589	5,69 ± 0,097	2,71 ± 0,149
17 Janv. 86	senesc.	8,30 ± 0,179	4,27 ± 0,161	1,95 ± 0,116
12 Fev. 86	adultes	18,13 ± 0,509	6,45 ± 0,119	2,81 ± 0,131
13 Mars 86	adultes	18,60 ± 0,866	5,20 ± 0,123	3,58 ± 0,251
13 Mars 86	jeunes	22,72 ± 0,956	6,18 ± 0,205	3,68 ± 0,277
28 Mars 86	adultes	21,42 ± 0,670	5,44 ± 0,197	3,94 ± 0,266
11 Avril 86	adultes	15,09 ± 0,454	5,25 ± 0,145	2,88 ± 0,264
21 Mai 86	adultes	15,98 ± 0,312	6,08 ± 0,203	2,63 ± 0,139
27 Juin 86	adultes	10,72 ± 0,482	4,02 ± 0,133	2,67 ± 0,208
10 Juillet 86	adultes	9,69 ± 0,301	3,35 ± 0,076	2,89 ± 0,155

EXPERIENCE STRESS LUMINEUX sur *Sargassum muticum*

TEMPS (jours)	To	To + 2	To + 5	To + 7	To + 9	To + 12
Chl.a (mg / g MS)	6,08 ± 0,45	5,61 ± 0,65	4,09 ± 0,66	4,02 ± 0,39	3,31 ± 0,45	3,44 ± 0,13
Chl.c (mg / g MS)	0,78 ± 0,07	0,74 ± 0,26	0,53 ± 0,09	0,53 ± 0,06	0,42 ± 0,05	0,52 ± 0,05
Chl. totales (mg / g MS)	6,86 ± 0,52	6,35 ± 0,91	4,62 ± 0,75	4,55 ± 0,45	3,73 ± 0,50	3,96 ± 0,18
Chl.a/Chl.c	7,79 ± 0,45	7,90 ± 1,36	7,72 ± 0,74	7,65 ± 0,18	7,11 ± 1,14	6,71 ± 0,76
Fucoxanthine (mg / g MS.)	2,21 ± 0,13	2,18 ± 0,15	1,96 ± 0,26	1,73 ± 0,15	1,60 ± 0,18	1,77 ± 0,07
Fuco. /Chl.a	0,36	0,39	0,47	0,43	0,48	0,52
Photosynthèse nette (mg O <sub>2</sub> / g MS / h)	15,98 ± 0,881	13,01 ± 1,085	8,74 ± 0,593	7,96 ± 0,847	5,22 ± 0,339	11,03 ± 1,288
(mg O <sub>2</sub> / mg Chl.a / h)	2,63 ± 0,403	2,32 ± 0,462	2,14 ± 0,490	1,98 ± 0,403	1,58 ± 0,317	3,21 ± 0,496



Analyses des données de la fig. 51 de BAILLY du BOIS (1984).

Classe 1 =  $\leq 700$  mm  
 Classe 2 = de 701 à 1400 mm  
 Classe 3 = de 1401 à 2100 mm  
 Classe 4 =  $>$  à 2100 mm

CLASSE	1	2	3	4	effectif total.
11 Avril	23	15	1	3	42
fin - Mai	1	10	9	10	30
Mi - juin	1	2	12	9	24
Debut - aout	2	4	4	6	16

%	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
11 Avril	54,8	35,7	2,4	7,1
fin - mai	3,3	33,3	3,0	33,3
Mi - juin	4,2	8,4	50,0	37,5
Debut - aout	12,5	25	25	37,5