

OEL Ø2615



C.E.V.A.

CENTRE D'ETUDE ET DE VALORISATION DES ALGUES

BP.3

22610 PLEUBIAN

ETUDE DE CERTAINS ASPECTS ECOPHYSIOLOGIQUES
DES
MAREES VERTES



Décembre 1988
Rapport R 37

P.DION

contrat IFREMER

N° 87/2430443 DERO/EL

C.E.V.A.

CENTRE D'ETUDE ET DE VALORISATION DES ALGUES

BP.3

22610 PLEUBIAN

ETUDE DE CERTAINS ASPECTS ECOPHYSIOLOGIQUES
DES
MAREES VERTES

Décembre 1988
Rapport R 37

P.DION

contrat IFREMER

N° 872430443 DERO/EL

S O M M A I R E

	Pages
1. Introduction et objectifs	1
2. Suivi de la composition en N, P et C de la marée verte	3
2.1. Matériel et Méthodes	
2.1.1. Echantillonnage	
2.1.2. Traitement des échantillons	5
2.1.3. Analyse des éléments N, P et C	
2.2. Résultats	6
2.2.1 Evolution du contenu en phosphore	
2.2.2. Evolution du contenu azoté et du rapport C/N	
2.2.2.1. Azote total	
2.2.2.2. Rapport C/N	13
2.2.3. Discussion	
3. Analyse de la fraction minérale du contenu azoté et de la fraction acido-soluble dans l'eau du phosphore	14
3.1. Matériel et Méthodes	
3.1.1. Echantillonnage	
3.1.1. Traitement des échantillons	15
3.1.2. Paramètres mesurés	
3.1.2.1. Azote minéral	
3.1.2.2. Fraction acidosoluble dans l'eau du phosphore	
3.1.3. Protocoles d'analyse	16
3.1.3.1. Nitrates + nitrites	
3.1.3.2. Phosphore minéral et phosphore organique acidosoluble dans l'eau	17
3.2. Résultats	18
3.2.1. Phosphore minéral et organique de la fraction acidosoluble dans l'eau	

3.2.2. Nitrates et nitrites	22
3.3. Discussion	
4. Action de la lumière sur la photosynthèse de l'ulve des "Marées Vertes" (établissement des profils P/I)	24
4.1. Matériel et méthodes	
4.1.1. Echantillonnage	
4.1.2. Traitement des échantillons	
4.1.3. Mesure de l'activité photosynthétique	
4.1.3.1. Principe	
4.1.3.2. Dispositif expérimental	25
4.1.3.3. Conditions d'incubation	
4.1.3.4. Mesure de la production d'oxygène	28
4.1.3.5. Facteurs externes manipulés	
4.2. Résultats et discussion	29

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DONNEES BRUTES

ETUDE DE CERTAINS ASPECTS ECOPHYSIOLOGIQUES

DES MAREES VERTES

1. Introduction et objectifs

- L'Ulve des marées vertes appartient à la catégorie des végétaux qui peuvent répondre à des perturbations de leurs conditions trophiques par une production de masse.

L'étude des relations entre conditions trophiques et production de masse nécessite l'analyse écophysio-logique de cette production, laquelle doit permettre plus particulièrement :

- (1) l'identification des facteurs de croissance responsables
- (2) la mesure de leur effet limitant sur la production.

Cette analyse peut se faire selon deux approches complémentaires :

- (1) le suivi in situ du statut physiologique de la biomasse au cours de son cycle de croissance
- (2) la simulation en conditions contrôlées de l'action des facteurs externes sur la production.

Dans le cadre de son programme général d'étude sur les proliférations algales, l'IFREMER s'est proposé d'élaborer un modèle numérique du fonctionnement de la marée verte en baie de St Brieuc. Ce modèle intègre un modèle physique (concernant les caractéristiques courantologiques de la baie) et un modèle biologique considéré essentiellement sous ses aspects écophysiologiques.

L'objectif du présent travail est de compléter l'information à destination de ce modèle biologique par :

- (1) un suivi de la composition des Ulves concernant le phosphore total, l'azote total, leurs fractions minérales respectives et enfin le rapport C/N
- (2) une simulation en laboratoire de l'activité photosynthétique de l'Ulve en fonction de la lumière. -

2. Suivi de la composition en N, P et C de la marée verte

2.1. Matériel et Méthodes

2.1.1. Echantillonnage

Les Ulves ont été échantillonnées en Baie de St Brieuc, en deux points situés, l'un au niveau de la plage de Lermot, l'autre sur la rive gauche du Gouessant (Fig.1).

Les prélèvements ont eu lieu en période de morte eau et à mi-marée montante, afin de réduire la probabilité d'échantillonnage d'Ulves venant d'être reprises par l'eau après une longue période d'émersion.

La fréquence de prélèvement a été de deux fois par mois de septembre à fin novembre 1987, d'avril à novembre 1988.

A chaque date de prélèvement, quatre échantillons, de 20 à 50 g, ont été récoltés dans chaque station.

2.1.2. Traitement des échantillons

Les prélèvements ont été transportés humides dans des sacs plastiques et traités dès le retour en laboratoire : lavage à l'eau de mer filtrée, rinçage rapide à l'eau distillée puis lyophilisation avant conservation au sec et à l'abri de la lumière.

2.1.3. Analyse des éléments N, P et C

Les échantillons lyophilisés ont été réduits en poudre avant analyse, à l'aide d'un broyeur à bille.

Le carbone et l'azote total ont été dosés à l'aide de la chaîne C/H/N dont dispose le département DERO/EL (IFREMER, Centre de Brest).

Le phosphore total a été dosé après minéralisation à chaud et à l'acide selon la méthode utilisée par MANLEY et NORR (1984).

2.2. Résultats

2.2.1 Evolution du contenu en phosphore

Le contenu phosphoré des Ulves ne montre pas d'évolution sensible à l'échelle saisonnière (Figs. 2 et 3).

Dans les deux stations, la valeur moyenne se situe autour de 0,4 % de la matière sèche, en dessous et au dessus de laquelle on peut observer des écarts passagers (de 0,3 à 0,6 %). Ces variations sont parallèles dans les deux sites de prélèvement (Figs 4 et 5). On observe que, en fin de saison de prolifération, les quantités de phosphore étaient plus importantes en 1987 qu'en 1988 (Figs 2 et 3).

2.2.2. Evolution du contenu azoté et du rapport C/N

2.2.2.1. Azote total

L'azote total montre une évolution saisonnière nette (Figs. 6 et 8). En début de saison de prolifération, les quantités rapportées à la matière sèche diminuent rapidement, de 5 - 6 % à 2 - 3 % au cours du seul mois de mai. Cette valeur 2 - 3 % se maintient de juin à août, avec un minimum passager à 1,5 % début août 88. Les valeurs remontent ensuite

EVOLUTION DU PHOSPHORE TOTAL (1987)
MOYENNE ET ERR.STAND. DANS LES 2 SITES

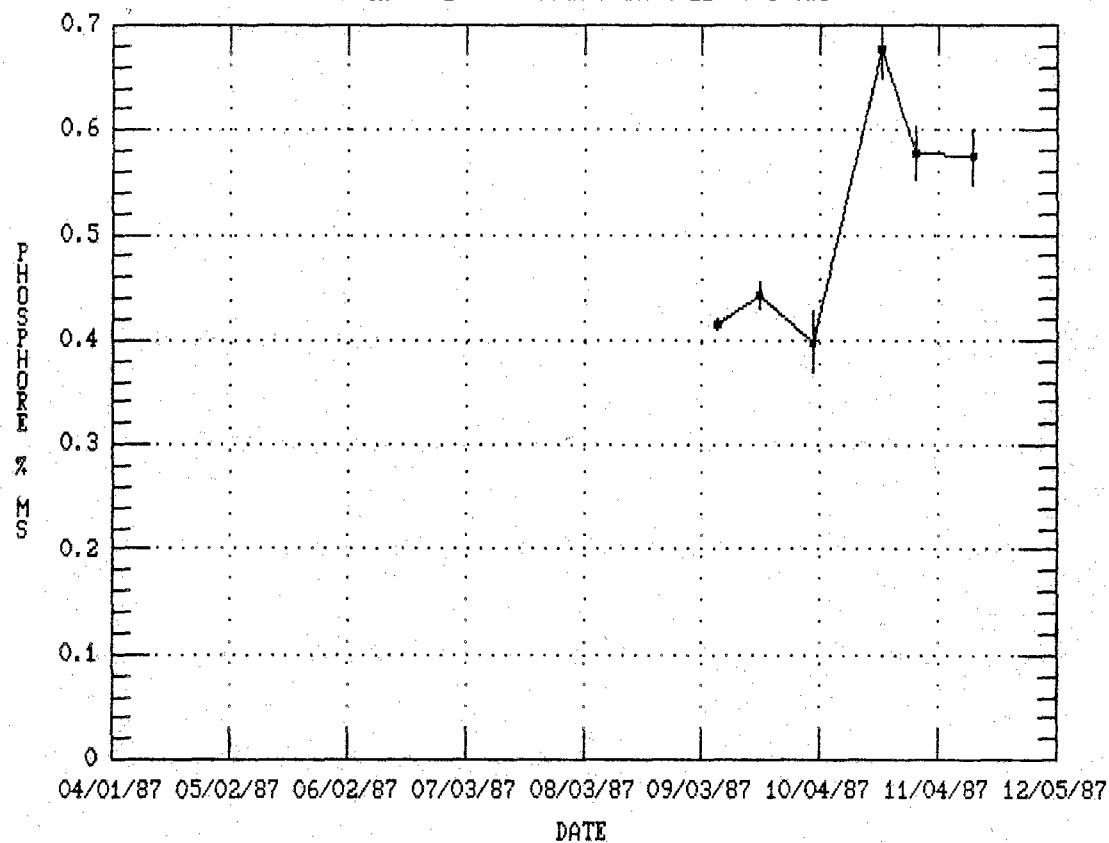


Fig. 2

EVOLUTION DU PHOSPHORE TOTAL (1988)
MOYENNE ET ERR.STAND. DANS LES 2 SITES

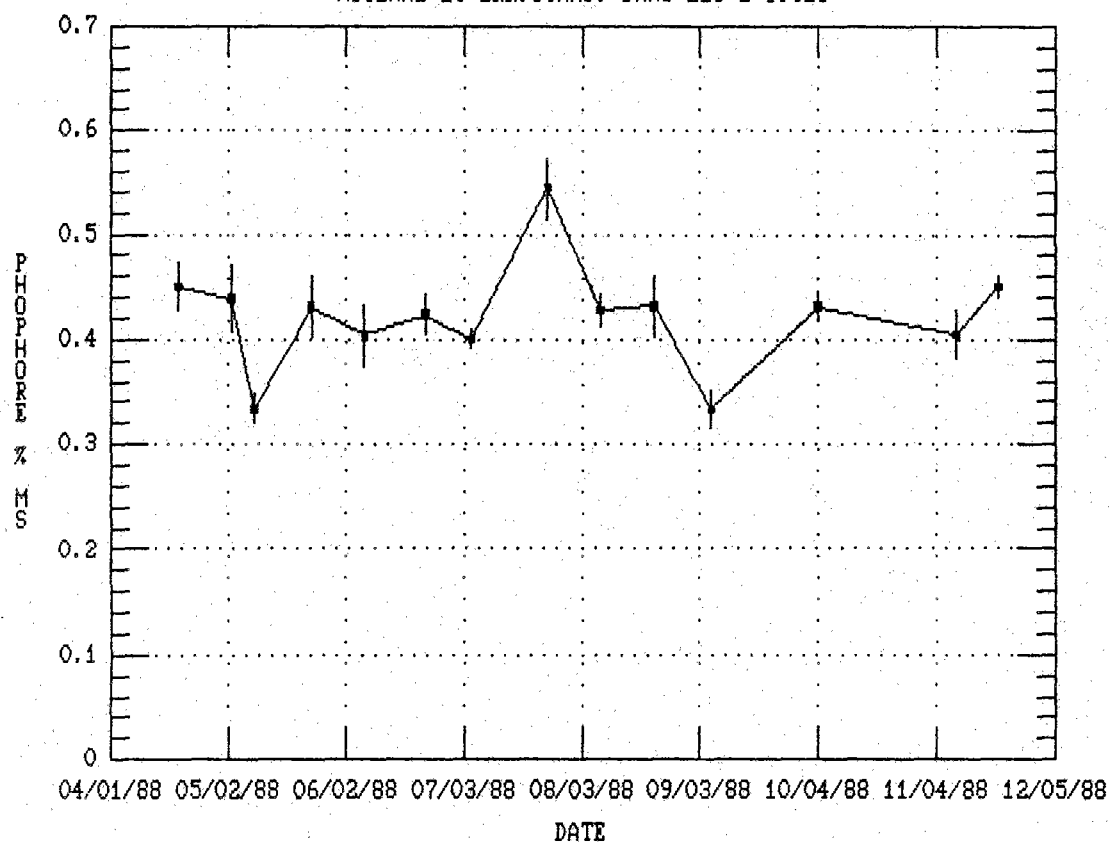


Fig. 3

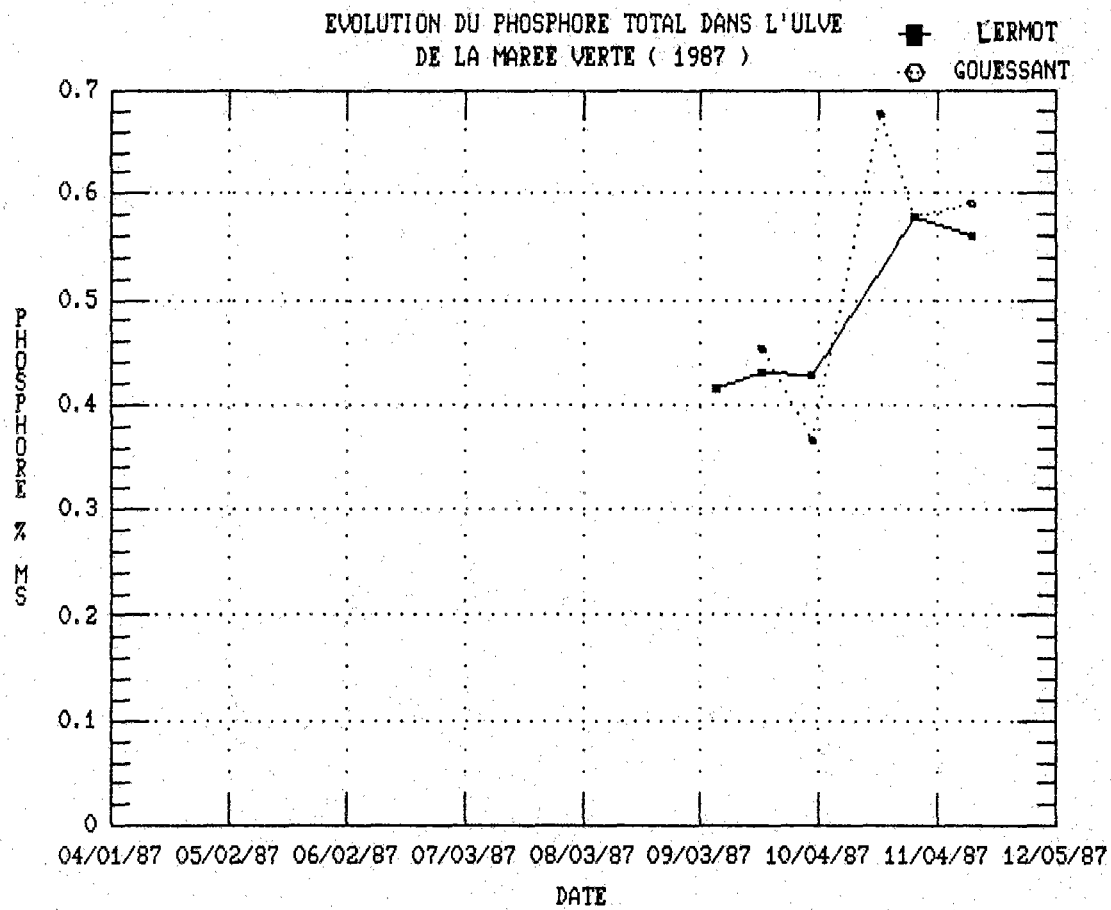


Fig. 4

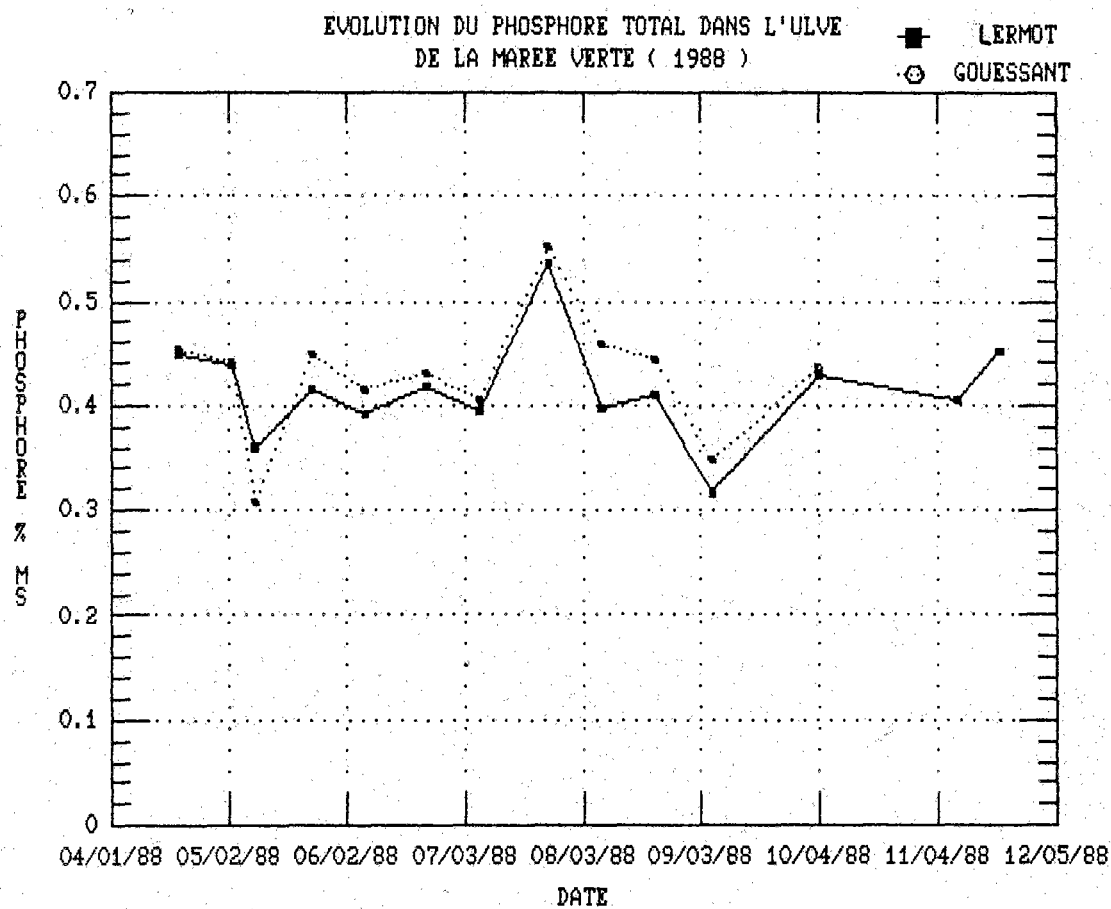


Fig. 5

EVOLUTION DE L'AZOTE TOTAL (1988)
MOYENNE ET ERR.STAND. DANS LES 2 SITES

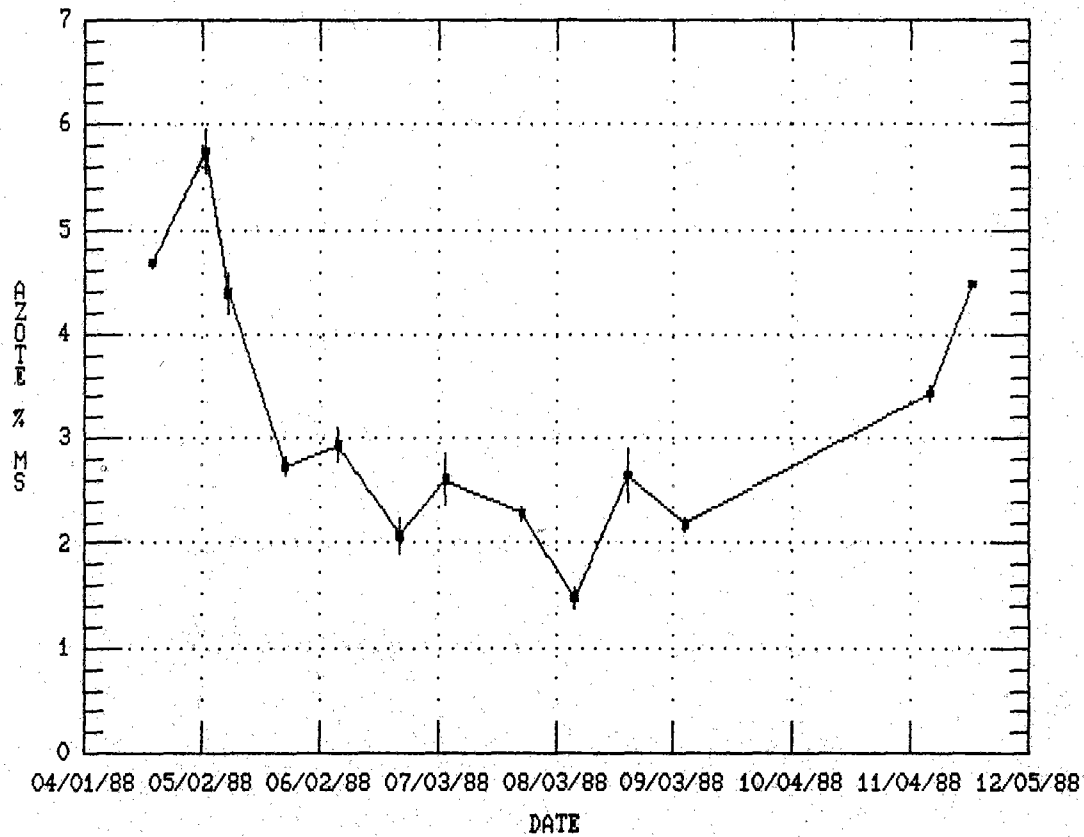


Fig. 6

EVOLUTION DU RAPORT C/N (1988)
MOYENNE ET ERR.STAND. DANS LES 2 SITES

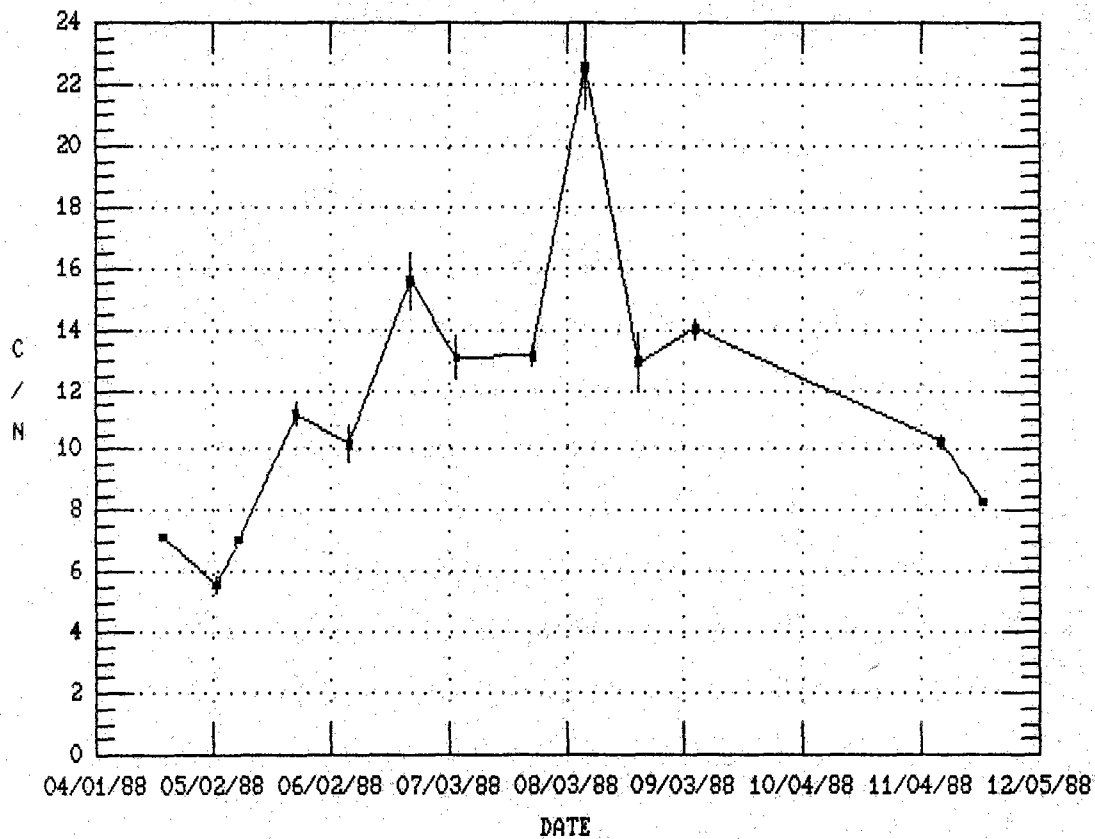
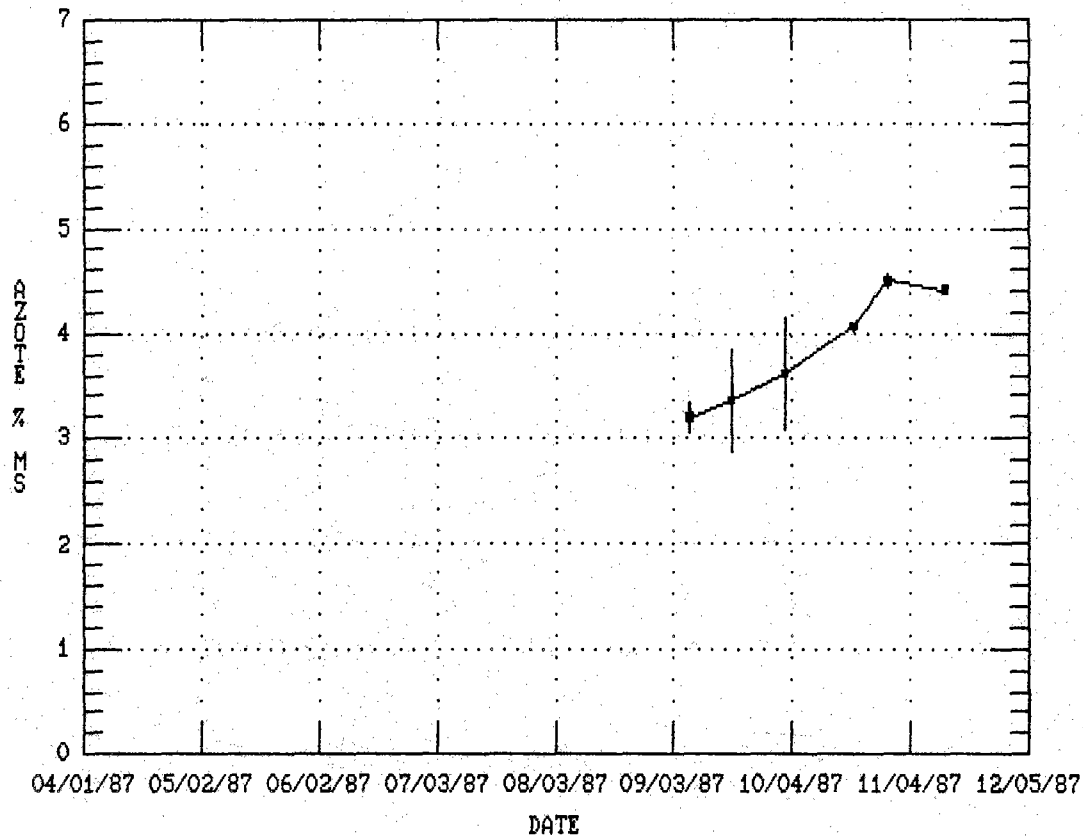
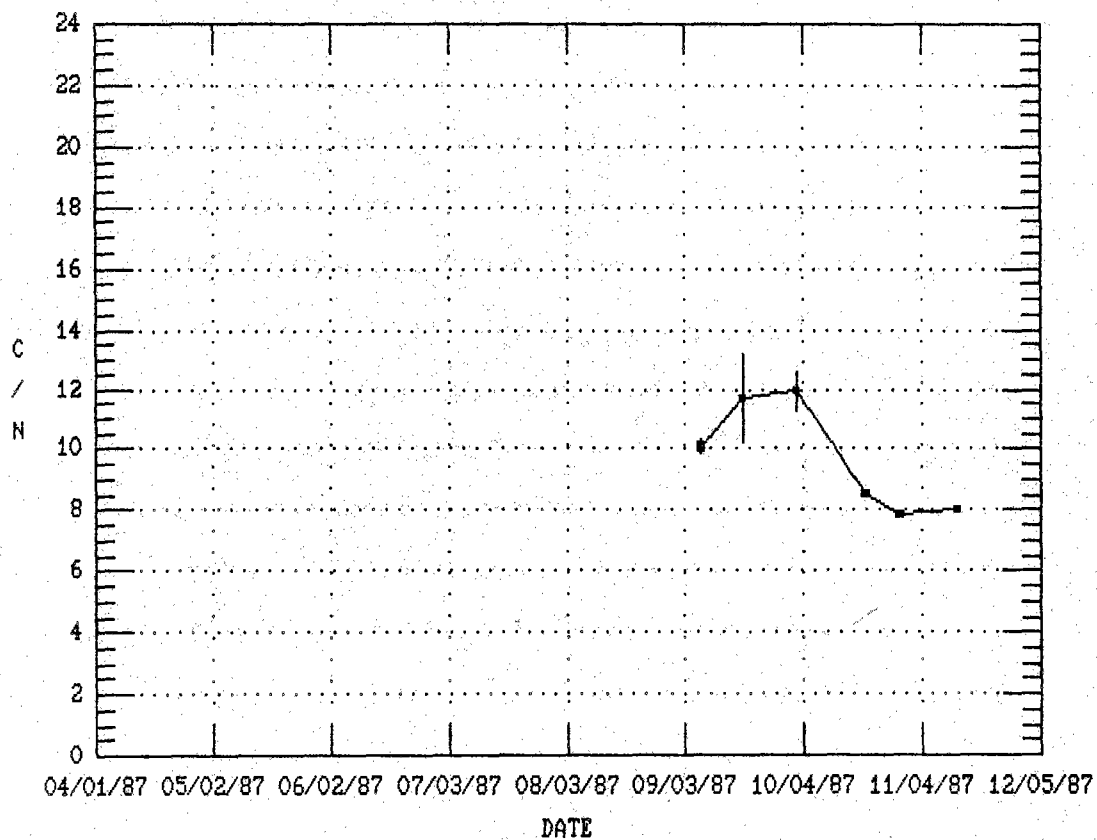


Fig. 7

EVOLUTION DE L'AZOTE TOTAL (1987)
MOYENNE RT ERR.STAND. DANS LES 2 SITES



EVOLUTION DU RAPPORT C/N (1987)
MOYENNE ET ERR.STAND. DANS LES 2 SITES



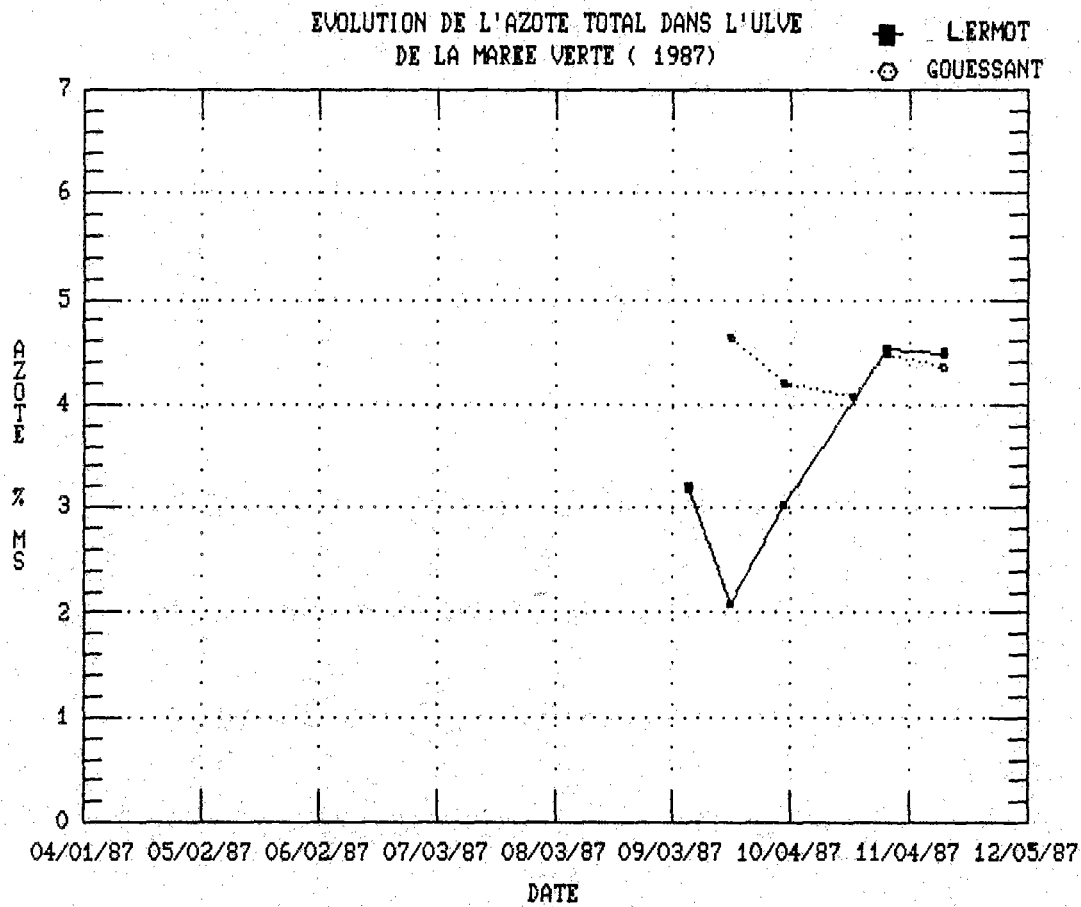


Fig. 10

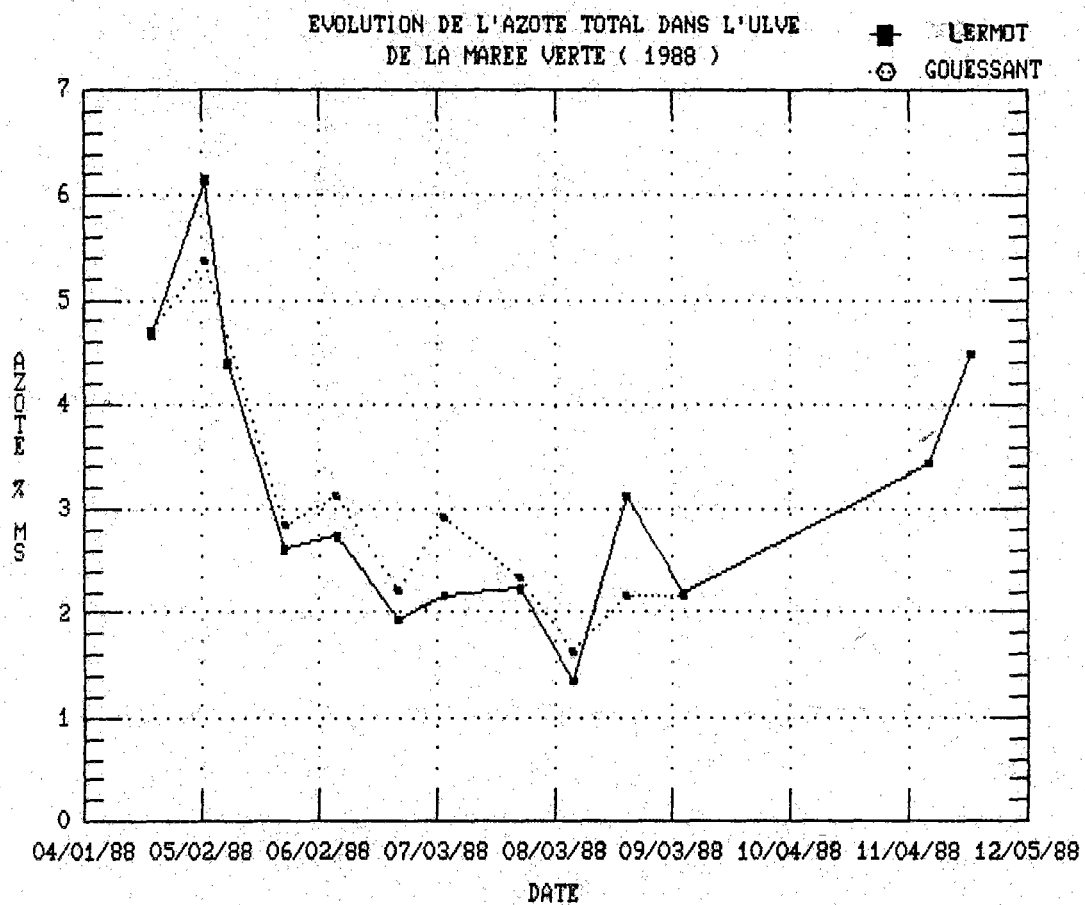


Fig. 11

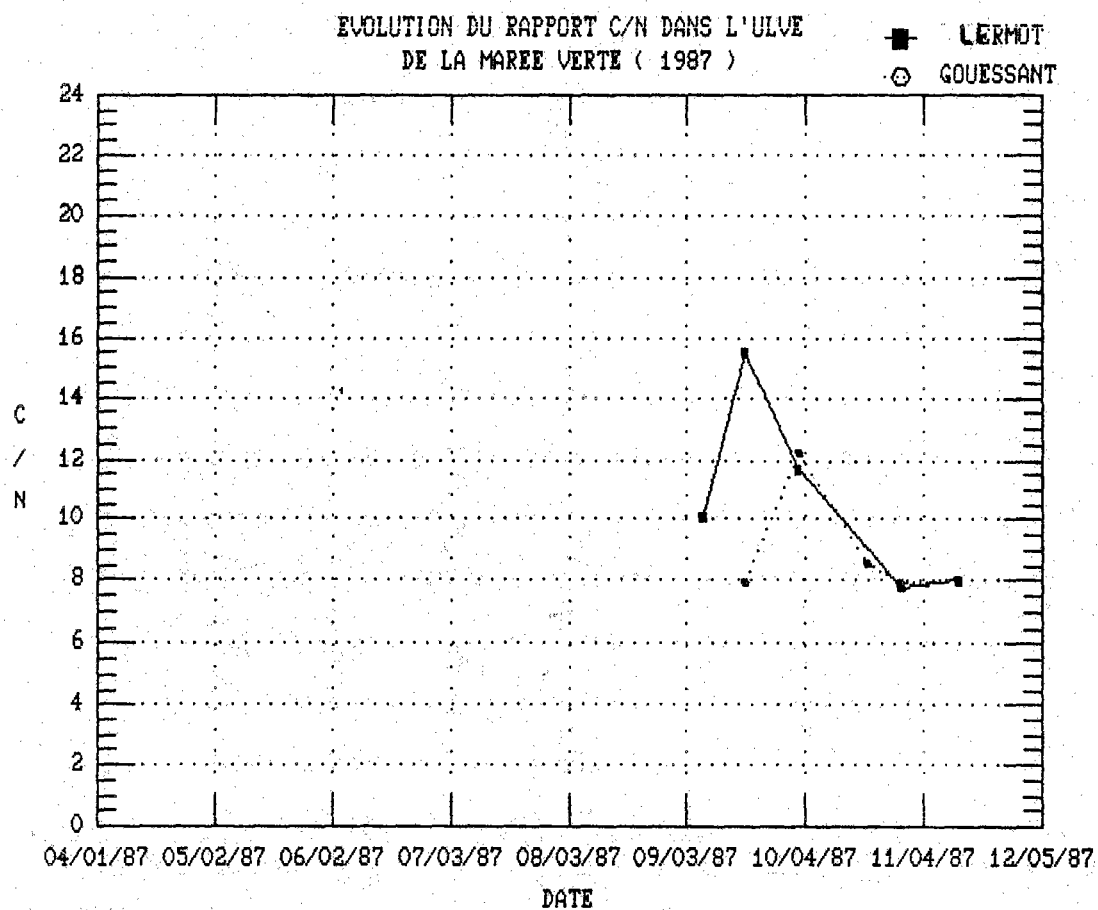


Fig. 12

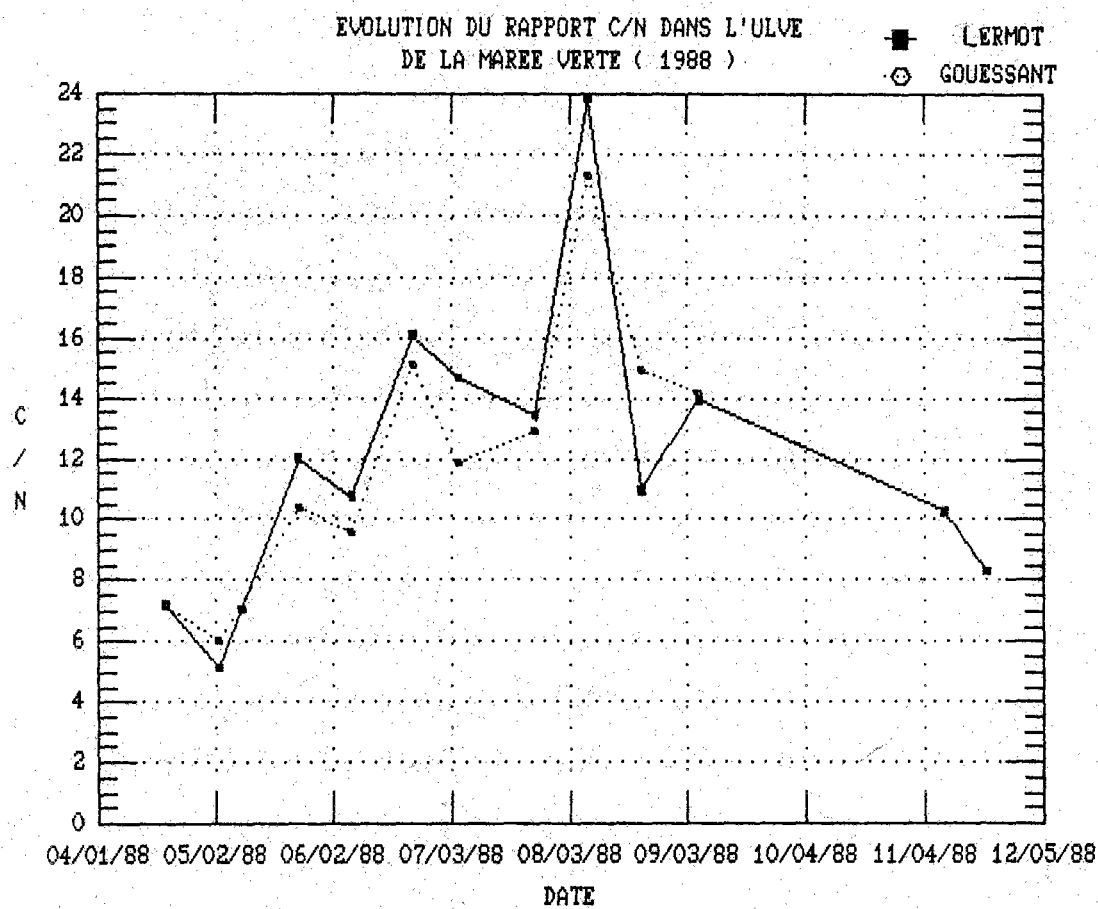


Fig. 13

progressivement jusqu'à un niveau de 4 - 5 % atteint fin novembre. Les valeurs enregistrées dans les deux points d'échantillonnage sont comparables, de même que leurs variations à court terme évoluent dans le même sens (Figs 10 et 11). Un écart important est cependant enregistré pour l'azote entre les deux points d'échantillonnage en automne 1987 (Fig.10).

2.2.2.2. *Rapport C/N*

L'évolution saisonnière (Figs. 7 et 9) du rapport C/N est inverse de celle de l'azote total. Des valeurs élevées (> 20) sont atteintes au début du mois d'août indiquant une limitation importante de la nutrition azotée par rapport à la nutrition carbonnée. Les variations à court terme évoluent dans le même sens dans les deux stations de prélèvement (Figs. 12 et 13).

2.2.3. Discussion

Alors que le phosphore total ne montre pas d'évolution saisonnière marquée au cours du développement de la marée verte, l'azote total passe par un minimum net pendant la phase de production, indiquent que cette dernière est limitée par les quantités externes disponibles en sels azotés.

Les valeurs de phosphore comme celles d'azote sont comparables d'une station de prélèvement à l'autre, montrant que la proximité du Gouessant n'influence pas la composition des Ulves, sauf peut être pour l'azote en fin de saison 1987.

Les variations à court terme de ces valeurs, d'un prélèvement à l'autre (environ tous les 15 jours), sont parallèles dans les deux sites d'échantillonnage, indiquant qu'il existe en fond de baie des fluctuations dans les conditions externes de la croissance des Ulves (lumière, sels nutritifs et/ou autres facteurs).

3 Analyse de la fraction minérale du contenu azoté et de la fraction acido-soluble dans l'eau du phosphore

3.1. Matériel et Méthodes

3.1.1. Echantillonnage

Une vingtaine d'échantillons ont été prélevés au point de récolte du Gouessant, au début (Avril-Mai) au milieu (fin Juillet) et vers la fin (fin Septembre) de la marée verte.

3.1.2. Traitement des échantillons

Les échantillons d'Ulves ont été nettoyés à l'eau de mer filtrée puis rincés rapidement à l'eau distillée avant d'être congelés.

3.1.3. Paramètres mesurés

3.1.2.1. *Azote minéral*

Seuls les nitrates et les nitrites ont été analysés dans les tissus des Ulves. Il n'existe pas actuellement de méthodes fiables pour le dosage de l'ammoniaque intracellulaire, dans la mesure où une désamination des protéines pendant l'extraction vient généralement augmenter les teneurs de manière importante (ROSENBERG et RAMUS, 1982)

3.1.2.2. *Fraction acidosoluble dans l'eau du phosphore*

Cette fraction contient le phosphore minéral de l'échantillon ainsi que le phosphore organique d'un ensemble de petites molécules jouant un grand rôle dans le métabolisme (AMP, ADP, ATP, phosphoglucides).

3.1.3. Protocoles d'analyse

3.1.3.1. *Nitrates + nitrites*

L'extraction des nitrates et des nitrites a été effectuée à l'alcool, selon un protocole utilisé pour les Laminaires (GAGNE et al., 1982 et GAGNE comm.pers.). L'extraction à l'alcool est préférable à une extraction à l'eau dans la mesure où, pour cette dernière, un broyage poussé en milieu aqueux est nécessaire. Les étapes du protocole menant au dosage sont les suivantes :

- Prélever 2 g de matière fraîche, couper en petits morceaux et introduire dans un erlen;
- Ajouter environ 50 ml d'éthanol bouillant à 100 %, ramener à ébullition rasante sur plaque chauffante ;
- Laisser en contact 1/4 d'heure ;
- Filtrer et récupérer les morceaux d'algues ;
- Compléter à 200 ml le filtrat résultant des trois filtrations avec de l'éthanol à 80 % ;
- Evaporer 5 ml de la solution au "rotavapor" ;

- Dissoudre le résidu dans 200 ml d'eau distillée et procéder au dosage.

L'azote nitreux et l'azote nitrique ont été dosés à l'aide d'un autoanalyseur de marque SKALAR.

3.1.3.2. *Phosphore minéral et phosphore organique acidosoluble dans l'eau*

Un protocole d'extraction et de dosage a été mis au point pour les Ulvées d'après différents travaux concernant des végétaux supérieurs (PRADET et al. 1972) ou d'autres algues (FLOCH' 1979, CHOPIN 1985) .

- Prendre 2 g de matière fraîche congelée (pesée avant congélation)
- Les couvrir d'une solution de TCA à 0,6 N dans l'éther, à - 20°C (environ 50 ml)
- Laisser au congélateur au minimum 5 ' pour une extraction totale (ce temps n'a pas de limite supérieure)
- Filtrer et récupérer le culot dans un bécher

- Ajouter une solution de TCA 0,1 N dans l'eau (environ 80 ml) et attendre la décoloration complète de l'algue (la couleur devient alors "vert-beige")
- Filtrer sur l'erlen contenant le premier extrait
- Agiter le mélange eau-éther pendant quelques minutes
- Laisser décanter dans une ampoule et récupérer la fraction soluble dans l'eau.

Le phosphore inorganique a été dosé par la méthode de MURPHY et RILEY (1962). Le phosphore total de la fraction acidosoluble dans l'eau a été dosé ; après minéralisation à chaud et à l'acide de 2 ml d'extrait, selon la méthode utilisée pour le phosphore total.

3.2. Résultats

3.2.1. Phosphore minéral et organique de la fraction acidosoluble dans l'eau

Les résultats obtenus sont exprimés par rapport à la matière sèche (Tableau I (A)) et par rapport au phosphore total ((Tableau I (B))).

T A B L E A U I

TENEURS EN PHOSPHORE INORGANIQUE (P_ PO4 -) ET EN PHOSPHORE DE LA FRACTION
ACIDOSOLUBLE DANS L'EAU (P_ Ac.sol)

(A) Valeurs exprimées en % de la matière sèche

18/04		24/05		25/07		20/09	
P_ PO4 -	P_ Ac.sol	P_ PO4 -	P_ Ac.sol	P_ PO4 -	P_ Ac.sol	P_ PO4 -	P_ Ac.sol
0,109	! 0,175	0,049	! 0,248	0,075	! 0,140	0,086	! 0,290
0,103	! 0,132	0,099	! 0,330	0,086	! 0,096	0,087	! 0,191
0,085	! 0,358	0,065	! 0,147	0,091	! 0,167	0,088	! 0,185
0,088	! 0,262	0,048	! 0,138	0,065	! 0,127	0,085	! 0,203
	!	0,035	! 0,081	0,067	! 0,137	0,082	! 0,196
	!	0,057	! 0,138	0,058	! 0,149	0,089	! 0,208
	!		!	0,072	! 1,187		!

$\bar{x} = 0,096$ $\bar{x} = 0,229$ $\bar{x} = 0,059$ $\bar{x} = 0,180$ $\bar{x} = 0,073$ $\bar{x} = 0,143$ $\bar{x} = 0,086$ $\bar{x} = 0,212$
 $\pm 0,011$ $\pm 0,099$ $\pm 0,022$ $\pm 0,091$ $\pm 0,011$ $\pm 0,029$ $\pm 0,003$ $\pm 0,039$

(B) Valeurs exprimées en % du phosphore total
(d'après les données de la Fig. 2)

18/04		24/05		25/07			
21,3 %	! 58,2 %	14,0 %	! 42,5 %	13,5 %	! 26,5 %	24,0 %	! 57,3 %

T A B L E A U I I

TENEURS EN AZOTE NITRIQUE ET NITREUX (N NO₃- + N NO₂-)

(A) Valeurs exprimées en % de la matière sèche

18/04	! 24/05	25/07	! 20/09
0,298	! 0,096	0,020	! 0,098
0,278	! 0,127	0,011	! 0,091
0,231	! 0,176	0,029	! 0,104
0,208	! 0,137	0,043	! 0,091
	! 0,081	0,016	! 0,098
	! 0,080	0,015	! 0,135
	! 0,237	0,075	! 0,074
	! 0,235	0,075	! 0,084
	! 0,175		!
	! 0,235		!
	! 0,218		!

$\bar{x} = 0,254$ $\bar{x} = 0,163$ $\bar{x} = 0,035$ $\bar{x} = 0,097$
 $\pm 0,041$ $\pm 0,063$ $\pm 0,026$ $\pm 0,018$

(B) Valeurs exprimées en % de l'azote total
(d'après les données des Figs. 5 et 7)

18/04	! 24/05	25/07	! 20/09
5,4 %	! 5,8 %	1,6 %	! 2,8 - 3,9 %

T A B L E A U I I I

Détail de la fraction minérale du contenu azoté des Ulves

au 31/05/88

Moyennes sur 4 échantillons

=====			
!	! % m.s.	! % N	!
!-----!			
! N total	! 3,81 ± 0,15	! 100	!
!-----!			
! N O3-	! 0,245 ± 0,03	! 6,3	!
!-----!			
! N O2-	! 0,02 ± 0,005	! 0,5	!
!-----!			
! N H4 +	! 0,19 ± 0,02	! 5,0	!
=====			

3.2.2. Nitrates et nitrites

Les valeurs de nitrates + nitrites contenus dans les échantillons ont été rapportées à la matière sèche ((Tableau II (A))) et à l'azote total ((Tableau II (B))).

Ces valeurs peuvent être facilement assimilées à celles des seuls nitrates , dans la mesure des faibles quantités de nitrites ordinairement présentes dans les algues, situation vérifiée dans un échantillonnage supplémentaire effectué fin mai 88 (Tableau III, dans lequel des valeurs d'ammoniaque sont aussi fournies à titre indicatif).

3.3. Discussion

La fraction phosphorée acidosolubles dans l'eau des Ulves représente 25 à 60 % du phosphore total. Elle correspond au phosphore inorganique et à un ensemble de petites molécules phosphorées jouant un rôle important dans le métabolisme : phosphoglucides et A M P, A D P et A D P intervenant dans le calcul de la charge énergétique. Le phosphore inorganique totalise 13 à 24 % du phosphore total mais ne constitue vraisemblablement pas la réserve essentielle de phosphore dans l'Ulve . On attribue, en effet, généralement ce rôle à des

polyphosphates (LOBBAN et al. 1985), lesquels se trouvent sans doute en grande quantité dans la fraction non acidosoluble dans l'eau du phosphore total mesuré.

Les nitrates, en revanche, sont considérés comme un élément important de la réserve azotée des algues. Chez les Laminaires, par exemple, ils peuvent représenter 1/3 de l'azote total au début du cycle annuel de croissance (CHAPMAN & CRAGIE 1977). Les quantités mesurées dans les Ulves sont faibles : 0,03 à 0,25 % de la matière sèche, de 1,5 à 6 % de l'azote total selon la période de prélèvement. Le prélèvement de juillet (Tableau II) présente les valeurs les plus faibles rapportées à la matière sèche comme à l'azote total. Ces observations renforcent la constatation précédente d'une limitation de la nutrition azotée en période estivale de développement de la marée verte.

La fraction minérale de l'azote total ne joue donc pas un rôle prépondérant dans la réserve utilisable par les Ulves de la marée verte, en situation de déficit externe en ressources azotées. Pour les Ulves comme pour d'autres algues, les acides aminés, les protéines et particulièrement les pigments photosynthétique peuvent jouer ce rôle de réserve azotée (ROSENBERG et RAMUS 1982, RAMUS 1983).

4. Action de la lumière sur l'activité photosynthétique de l'Ulve des "Marées Vertes" (établissement des profils P/I)

4.1. Matériel et méthodes

4.1.1. Echantillonnage

Les Ulves ont été prélevées six fois au point de récolte du Gouessant entre le mois de Mai et le mois de Novembre 1988.

4.1.2. Traitement des échantillons

Les échantillons ont été transportés humides dans des sacs plastiques et conservés avant expérimentation dans le circuit d'eau de mer filtrée du laboratoire, pendant une durée n'excédant pas deux jours.

4.1.3. Mesure de l'activité photosynthétique

4.1.3.1. *Principe*

L'activité photosynthétique des Ulves a été mesurée par leur production d'oxygène en volume liquide, clos et agité. Cette production correspond, en réalité, à la photosynthèse nette, c'est-à-dire à la production totale d'oxygène par l'algue moins

sa consommation par respiration pendant la durée d'incubation. Une éventuelle photorespiration n'a été pas prise en compte dans le calcul de la photosynthèse totale (ou brute). Le choix de la production d'oxygène comme paramètre de mesure de l'activité photosynthétique chez des macroalgues est justifié dans LEVAVASSEUR (1980).

4.1.3.2. *Dispositif expérimental*

L'ensemble du dispositif est schématisé dans la Fig.14. Il est constitué d'un bain d'eau douce thermostaté contenant les incubateurs et un bac de réserve pour l'eau de mer filtrée utilisée dans les incubations. Un système d'agitation favorise les échanges gazeux entre les échantillons et leur milieu d'incubation. Deux rampes de néons "True Light" 65 W permettent aux échantillons de recevoir une énergie lumineuse maximale de l'ordre de $2\ 200\ \mu\text{E/m}^2/\text{s}$ (capteur sphérique) avec une qualité spectrale voisine de celle de la lumière du jour. La commande de mise en marche de chaque néon est indépendante, ce qui permet l'obtention de différentes intensités lumineuses.

4.1.3.3. *Conditions d'incubation*

Le volume des incubateurs utilisés pendant les expériences était de 1 100 cc.

Légende Fig.14

B A N C D E P H O T O S Y N T H E S E (Schéma au 1/10ème)

V L Vue longitudinale

C T Coupe transversale

1- Grand aquarium (200 l)

2- Petit aquarium (45 l)

3- Caisson

4- Agitateur magnétique

5- Néon "True Light" 65 W

6- Bain thermostaté (eau douce)

7- Eau de mer filtrée pour incubation

8- Cryostat

9- Thermostat + agitation

10- Incubateur en verre contenant de l'eau de mer filtrée
(0,5 à 2 l)

11- Echantillon d'algue

Performances actuelles du banc :

Régulation thermique : 5 à 30°C

Energie maximale reçue au milieu de l'aquarium > 2000 μ E/cm²/s
(Capteur sphérique)

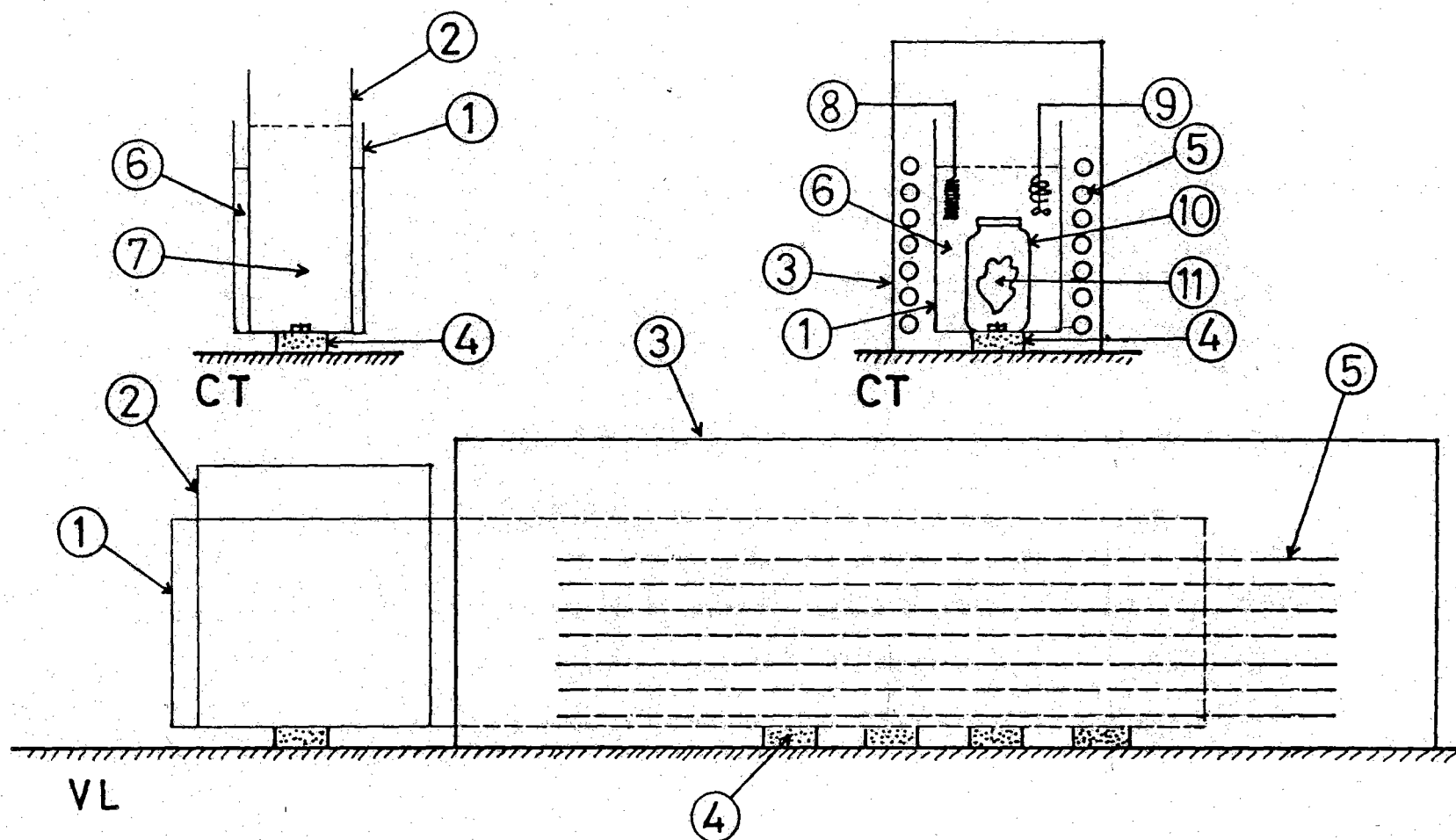


Fig. 14

La durée d'incubation, limitée à une heure, n'a pas conduit, avec le rapport volume d'incubation/masse d'algue utilisé, à un effet de confinement négatif sur la production d'oxygène (cf. LEVAVASSEUR 1980).

4.1.3.4. *Mesure de la production d'oxygène*

L'oxygène dissous a été dosé par la méthode de WINKLER (STRICKLAND et PARSONS, 1972). La production d'oxygène a été mesurée par différence de concentration entre le temps initial et le temps final de l'incubation.

Les valeurs de photosynthèse sont exprimées en mg de O₂ par gramme de matière sèche.

4.1.3.5. *Facteurs externes manipulés*

Cinq à six conditions lumineuses ont été testées à chaque expérimentations correspondant à une période de prélèvement. Elles se répartissent selon un gradient allant de l'énergie maximale utilisable à l'obscurité (mesure de la respiration).

La température utilisée à chaque expérimentation correspondait à celle mesurée dans le milieu au moment des prélèvements.

4.2. Résultats et discussion

Les valeurs de photosynthèse brute (photosynthèse nette + respiration) obtenues en fonction de la lumière à chaque date de prélèvement sont reportées dans les figures 15 à 21.

Deux paramètres sont généralement pris en compte dans la définition des courbes P/I (Photosynthèse/Irradiance) : la photosynthèse maximale à saturation, P_{max} , et la valeur I_k de lumière à partir de laquelle on obtient cette saturation. En fait, les valeurs de photosynthèse présentées dans les différentes figures ne montrent presque jamais ce profil théorique, composé d'une partie initiale rectiligne et d'un plateau de saturation horizontal. Il se trouve qu'un ajustement non linéaire selon l'équation de Michaelis, tel qu'il est à chaque fois proposé dans les figures, intègre beaucoup mieux la distribution des valeurs obtenues à chaque date d'expérimentation. Les valeurs théoriques de V_{max} et K_m sont présentées pour les différentes dates d'expérimentation dans le Tableau IV.

Au printemps, la productivité photosynthétique de l'Ulve des marées vertes (Fig. 15) constitue un record pour les algues déjà analysées de ce point de vue dans cette région et à cette époque (cf. LEVAVASSEUR 1987).

Aucun phénomène de photo-inhibition n'a pu être observé à une quelconque date d'expérimentation.

La capacité photosynthétique des Ulves est apparue variable au cours de la saison de prolifération, indépendamment des variations de la température de travail (qui était celle relevée au moment du prélèvement dans la baie). La comparaison des Figs 15 - 16 - 19 et 20 (correspondant à une température d'expérimentation de 15°C) permet de constater une diminution de la capacité en période estivale. Cette diminution est vraisemblablement variable en fonction de l'échantillonnage si l'on compare les Figs. 17 et 18 qui correspondent à des périodes rapprochées au mois d'Août. Le prélèvement du 21/11/88 (Fig. 21) a montré une grande hétérogénéité dans les réponses photosynthétiques, sans doute en relation avec la dégénérescence de la marée verte à cette période.

T A B L E A U IV

=====

! V max (mg O ₂ /H//g MS) et Km (μE/m ² /s)	!
! des courbes de saturation photosynthétique	!
! (photosynthèse brute)	!

=====

! DATE	! TEMPERATURE	! V max	! Km	!
! 05/05/88	! 15°C	! 86 ± 3.2	! 549 ± 65	!
! 13/06/88	! 15°C	! 45 ± 2.6	! 223 ± 59	!
! 08/08/88	! 21°C	! 23 ± 2.7	! 291 ± 150	!
! 22/08/88	! 21°C	! 46 ± 7.4	! 373 ± 204	!
! 22/08/88	! 15°C	! 24 ± 1.9	! 218 ± 70	!
! 11/10/88	! 15°C	! 60 ± 5.2	! 460 ± 150	!
! 21/11/88	! 12°C	! 54 ± 9.7	! 505 ± 303	!

=====

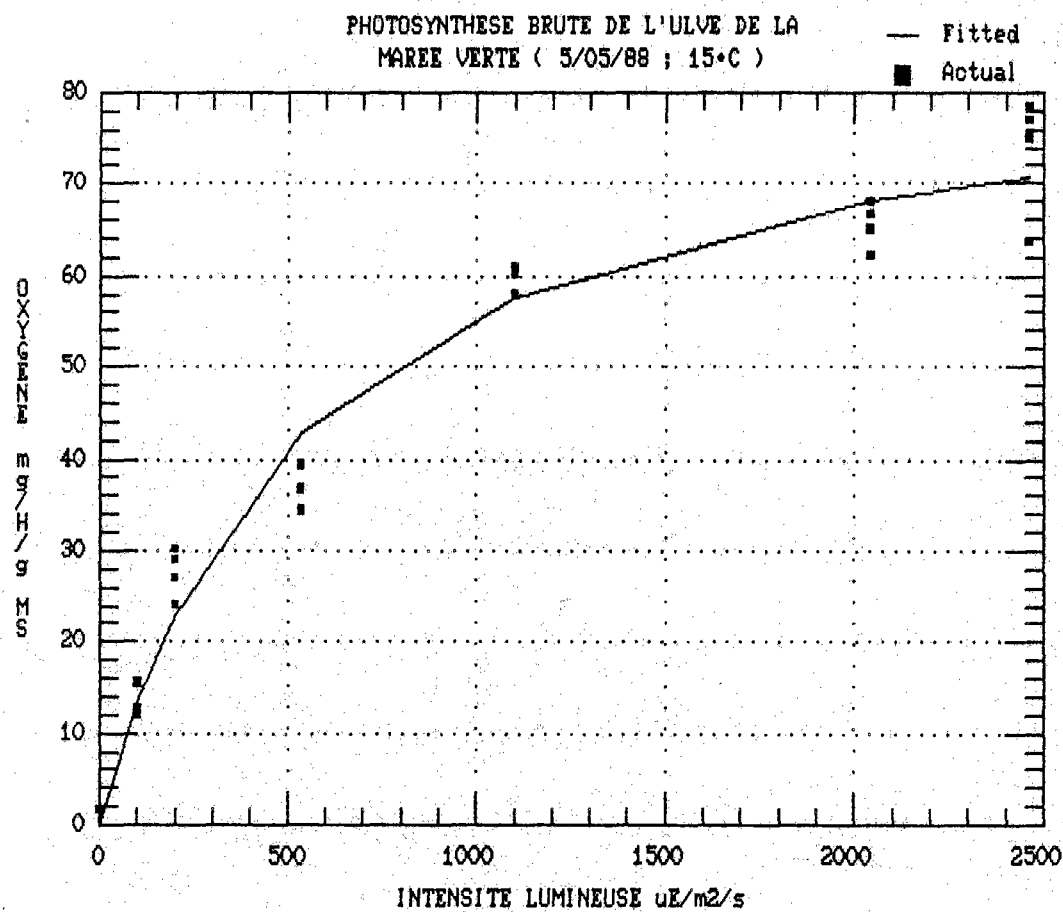


Fig. 15

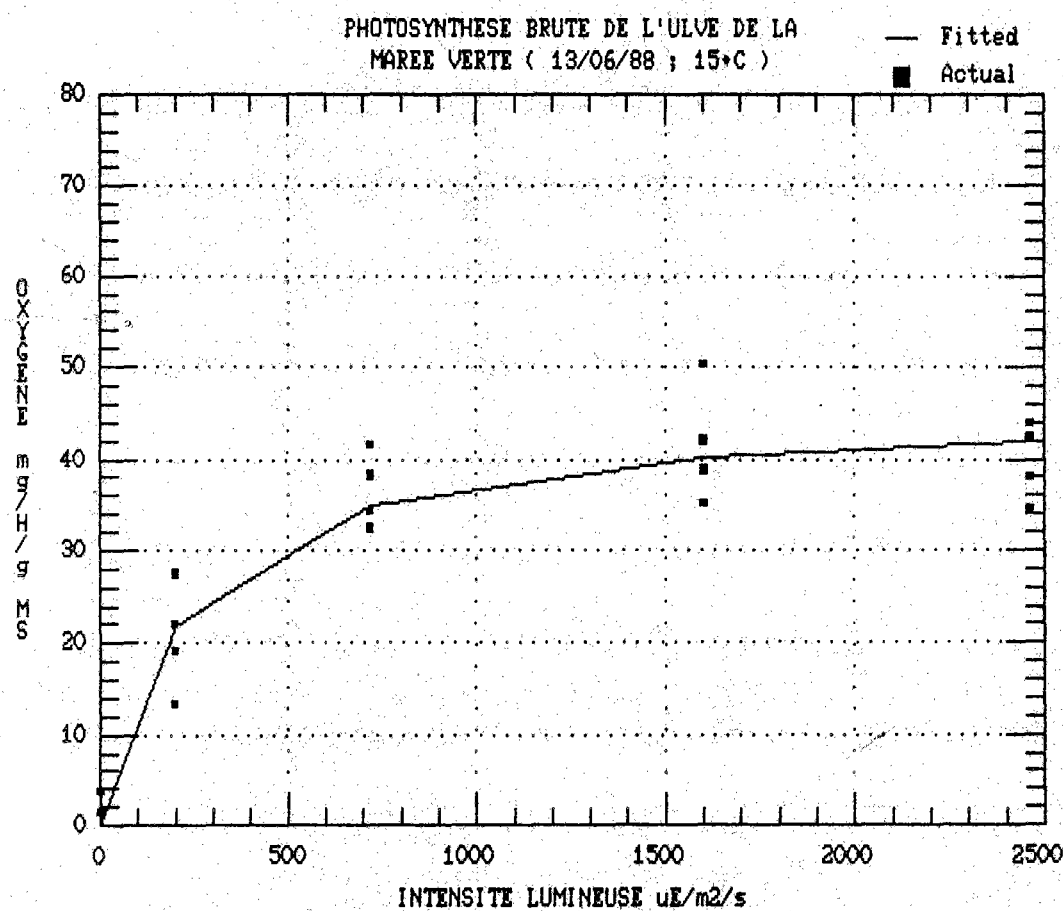


Fig. 16

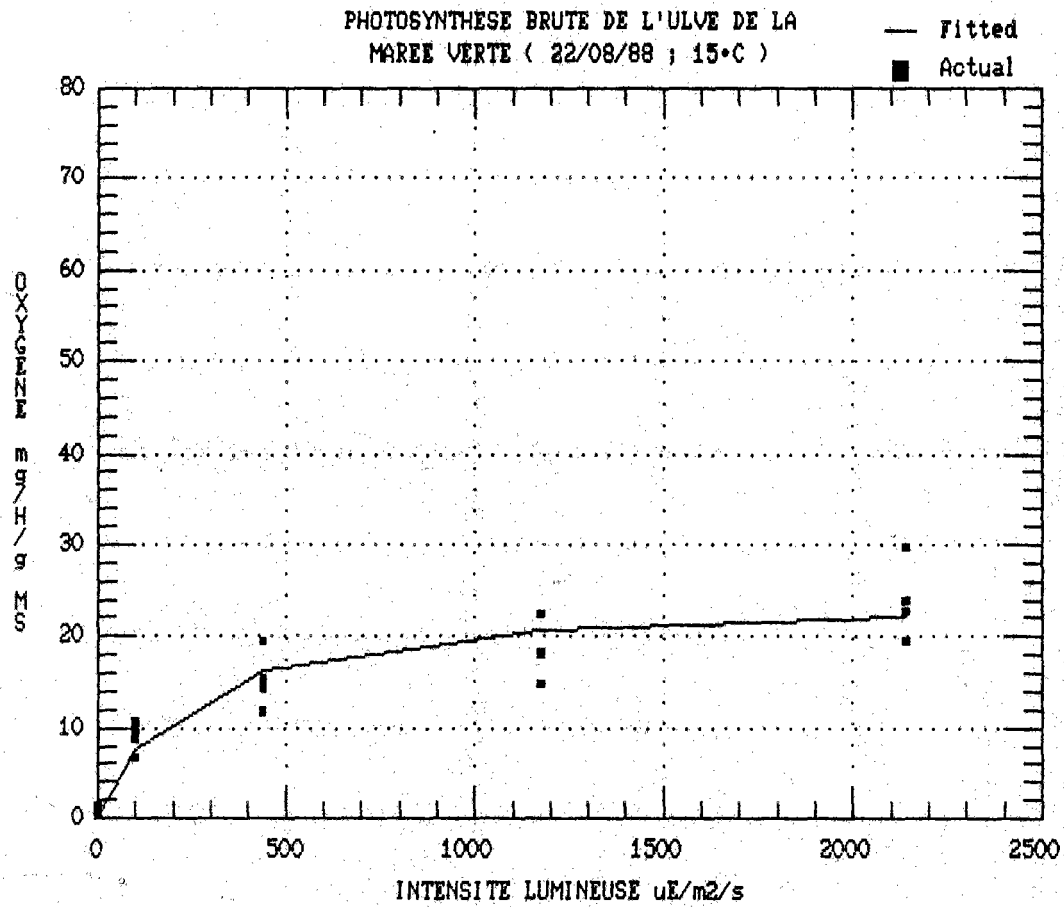


Fig. 17

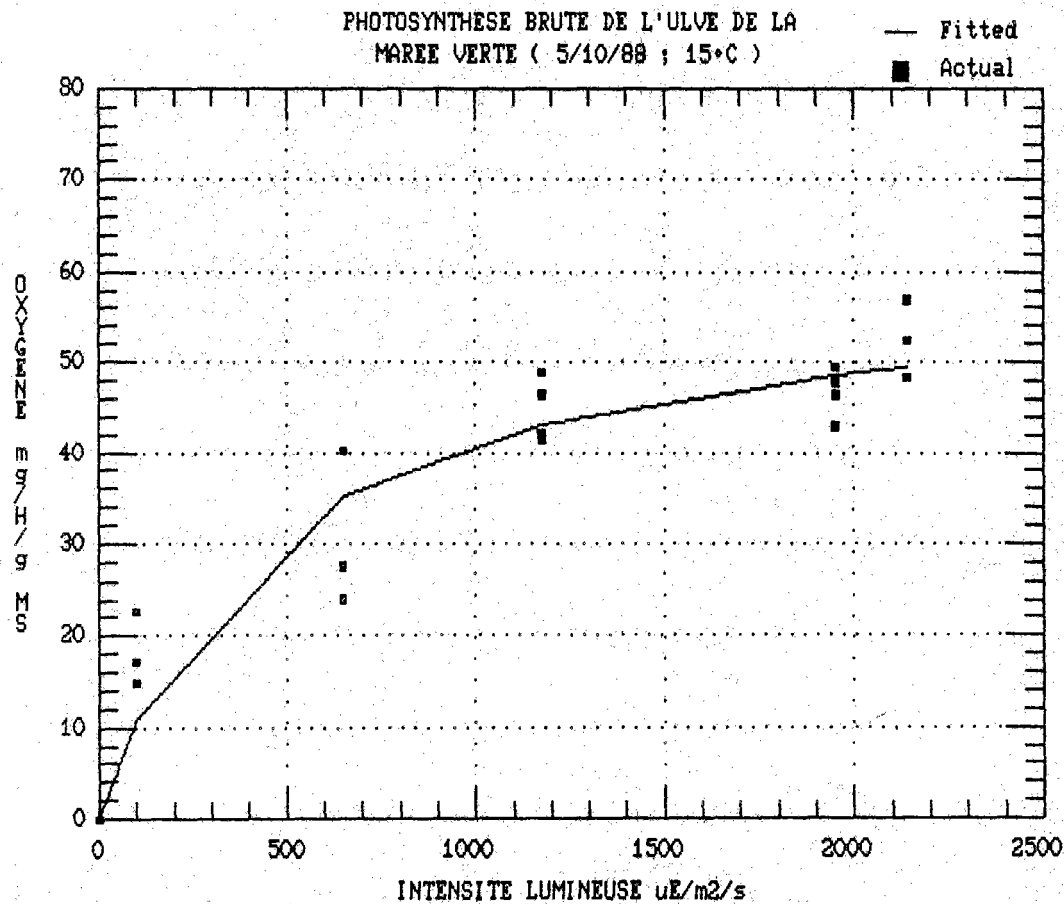


Fig. 18

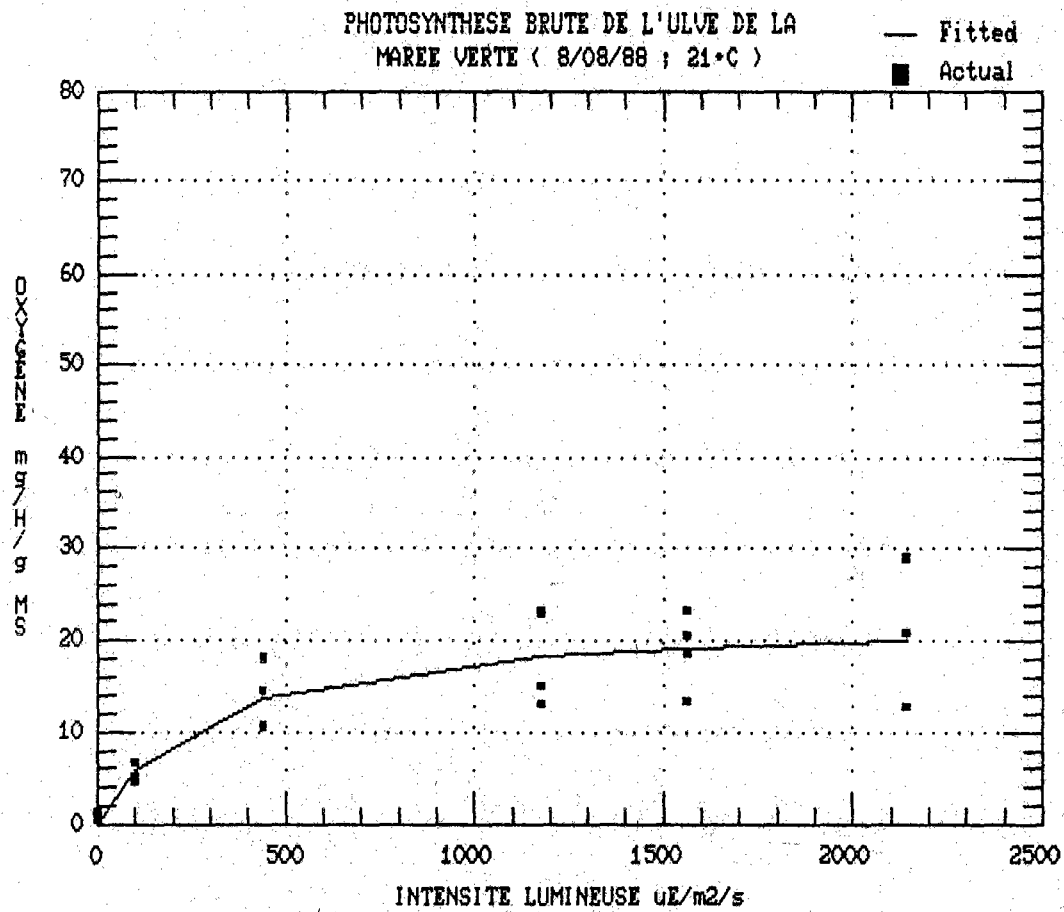


Fig. 19

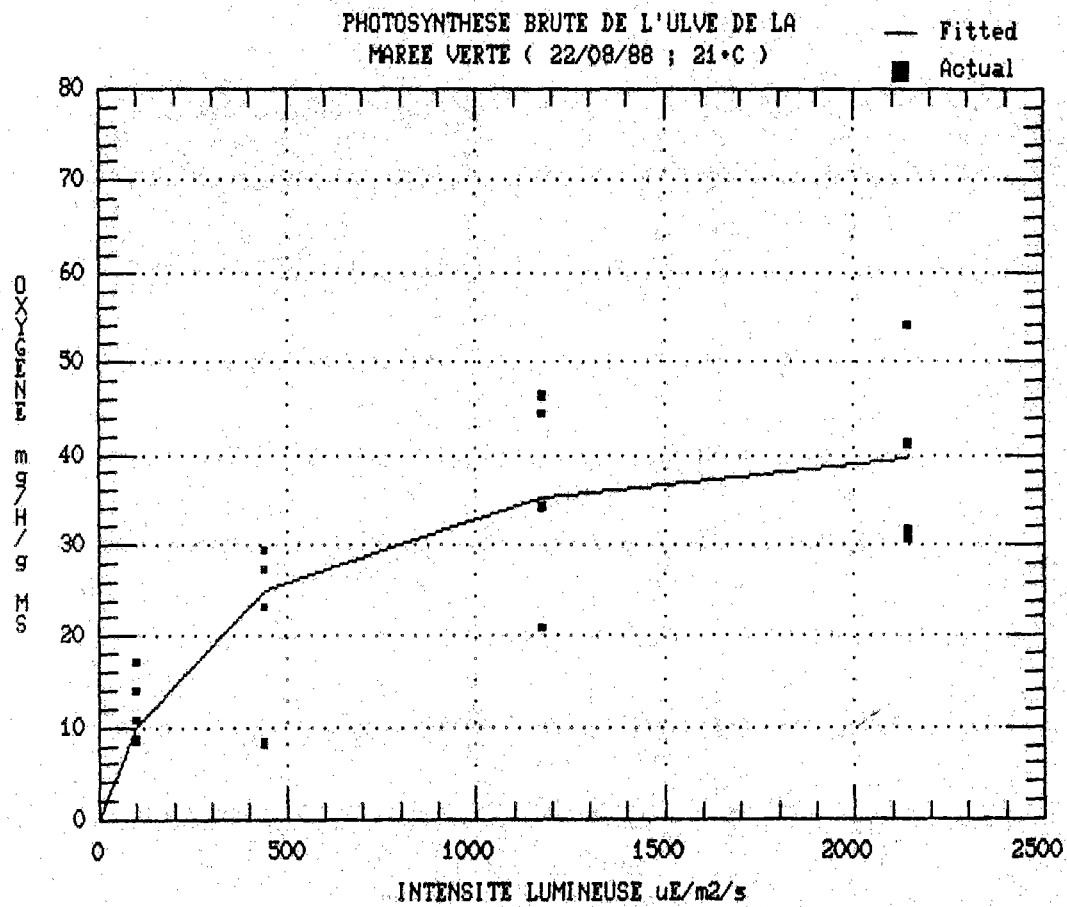


Fig. 20

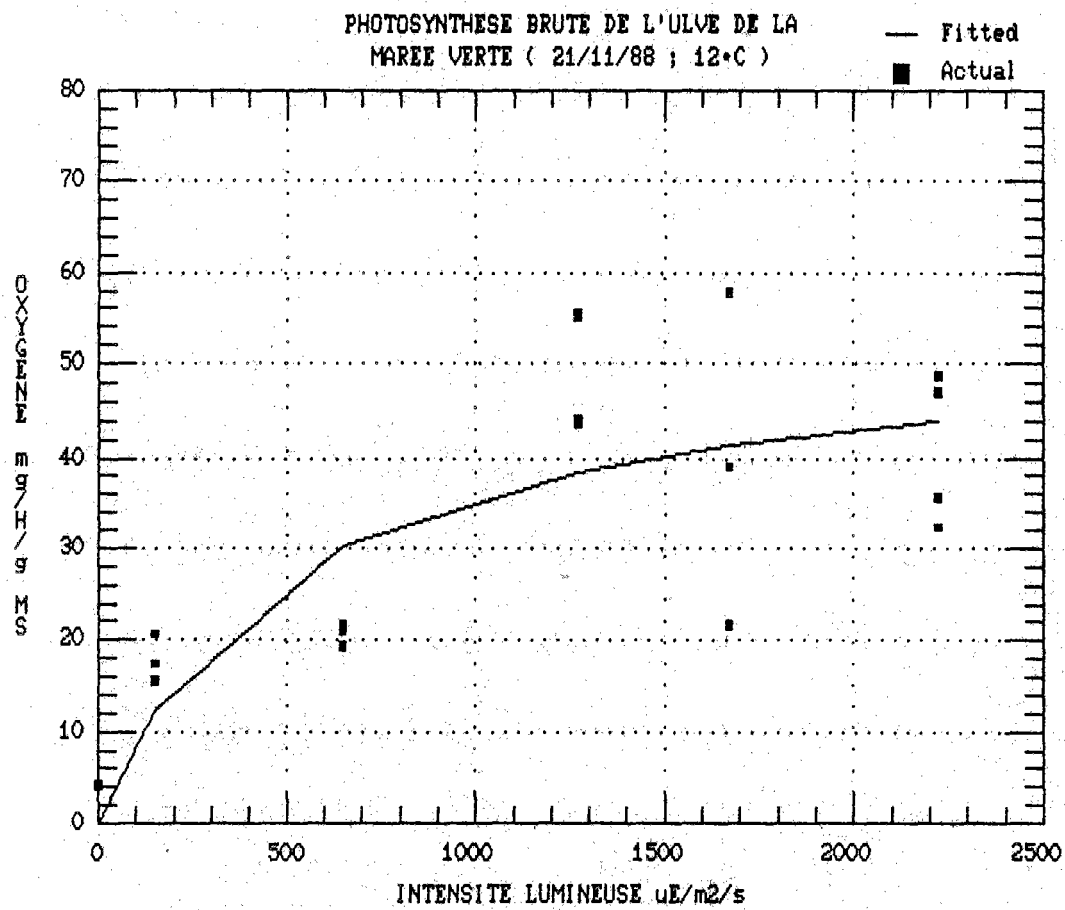


Fig. 21

B I B L I O G R A P H I E

CHAPMAN, A.R.O., CRAIGIE, J.S., 1977. Seasonal growth in Laminaria longicruris : Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. Mar. Biol., 40 : 197-205

CHOPIN, T., 1985. Variations saisonnières de la nutrition phosphorée, des carraghénanes et de la croissance chez deux formes de l'algue rouge Chondrus crispus Stackhouse. Thèse 3ème cycle. Université de Bretagne Occidentale. Brest.

FLOC'H J.Y., 1979. Etude du transport à longue distance des éléments minéraux dans le thalle des algues brunes. - Thèse d'Etat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, Tome I.

GAGNE, J.A., MANN, K.H., CHAPMAN, A.R.O., 1982. Seasonal patterns of growth and storage in Laminaria longicruris in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. Mar. Biol., 69 : 91-101

LEVAVASSEUR G., 1980. Comportement photosynthétique de quelques macrophytes benthiques de la région de Roscoff : intérêt écophysiological et incidence sur la productivité. Thèse de troisième cycle. Université P et M Curie, Paris.

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

LOBBAN C.S., HARRISON P.J. & DUNCAN M.J., 1985. The physiological ecology of seaweeds. Cambridge University Press, Cambridge.

MANLEY S.L., NORTH W.J., 1984. Phosphorus and the growth of juvenile Macrocystis pyrifera (Phaeophyta) sporophytes. J. Phycol., 20 : 389-393.

MURPHY J., RILEY J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. - Anal. Chim. Acta., 27 : 31-36

PRADET A., RAYMOND P., NARAYANAN A., 1972. Confirmation de la présence de l'AMP cyclique dans les semences de Laitue, var. Reine de mai. C.R. Acad. Sc. Paris, 275

RAMUS, J., 1983. A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation : II. brown, green and red seaweeds. J. Phycol., 19 : 173-178

ROSENBERG, G., RAMUS, J., 1982. Ecological growth strategies in the seaweeds Gracilaria foliifera (Rhodophyceae) and Ulva sp. (Chlorophyceae) : Soluble nitrogen and reserve carbohydrates. Mar. Biol., 66 : 251-259.

STRICKLAND, J.D.H., PARSONS, T., 1972. - A practical handbook of seawater analysis Rev.ed. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 167 : 1-311.

D O N N E E S B R U T E S

Data File - A:UP1TS

Row	PH	N	SPH	DATE
---	--	-	---	----
1	0.415	2	5E-3	9/07/87
2	0.442857	7	0.0126706	9/18/87
3	0.3975	8	0.0294443	10/02/87
4	0.676667	3	0.02848	10/20/87
5	0.5775	8	0.0246221	10/29/87
6	0.575	8	0.0266592	11/13/87

Fig. 2

Data File - A:UPTS

Row	PH	N	SPH	DATE
---	--	-	---	----
1	0.45	8	0.0229907	4/19/88
2	0.438571	7	0.0323985	5/03/88
3	0.33375	8	0.01375	5/09/88
4	0.43125	8	0.0297872	5/24/88
5	0.40375	8	0.0300558	6/07/88
6	0.42375	8	0.0199944	6/23/88
7	0.4	8	8.66025E-3	7/05/88
8	0.544286	7	0.0291022	7/25/88
9	0.4275	8	0.0149702	8/08/88
10	0.431667	6	0.0302673	8/22/88
11	0.33375	8	0.0172106	9/06/88
12	0.43125	8	0.0131526	10/04/88
13	0.405	4	0.0221736	11/09/88
14	0.45	2	0.01	11/20/88

Fig. 3

PH = phosphore

SPH = erreur standard phosphore

Figs. 8 et 9

Tue Dec 20 1988 03:17:16 PM

Page 1

Data File - A:UCN1TS

Row	AZ	CN	N	N	SAZ	SCN	DATE
---	--	--	-	-	---	---	----
1	3.191	10.068	2	2	0.137	0.208	9/07/87
2	3.36325	11.6946	8	8	0.486066	1.44211	9/18/87
3	3.61725	11.9345	8	8	0.530892	0.659917	10/02/87
4	4.06733	8.54867	3	3	0.0363242	0.0830468	10/20/87
5	4.49367	7.88244	9	9	0.0551143	0.065827	10/29/87
6	4.41538	8.01075	8	8	0.0442477	0.0377855	11/13/87

Figs. 6 et 7

Tue Dec 20 1988 03:21:43 PM

Page 1

Data File - A:UCN1TS

Row	AZ	CN	N	N	SAZ	SCN	DATE
---	--	--	-	-	---	---	----
1	4.67829	7.18557	7	7	0.0395701	0.0630536	4/19/88
2	5.75125	5.60675	8	8	0.212062	0.238702	5/03/88
3	4.3925	7.094	4	4	0.193711	0.0866689	5/09/88
4	2.73713	11.2099	8	8	0.10146	0.420084	5/24/88
5	2.93625	10.1866	8	8	0.161207	0.620916	6/07/88
6	2.0775	15.5859	8	8	0.160132	0.920886	6/23/88
7	2.60614	13.0973	7	7	0.240569	0.698091	7/05/88
8	2.28575	13.1535	8	8	0.0650494	0.329112	7/25/88
9	1.4875	22.5559	8	8	0.103316	1.33283	8/08/88
10	2.64967	12.951	6	6	0.262303	0.960539	8/22/88
11	2.17938	14.0113	8	8	0.0606424	0.30207	9/06/88
12	3.43975	10.2763	4	4	0.0773395	0.205616	11/09/88
13	4.477	8.279	2	2	4E-3	0.015	11/20/88

AZ = azote

SAZ = erreur standard azote

CN = C/N

SCN = erreur standard C/N

Fri Dec 16 1988 09:49:29 AM

Page 1

Data File - C:U1

Row	LUM	PHOTO
---	---	-----
1	0	-4.07
2	0	-3.51
3	0	-3.3
4	0	-1.18
5	100	8.98
6	100	9.83
7	100	12.63
8	100	12.53
9	200	27.3
10	200	26.01
11	200	21.13
12	200	24.06
13	535	33.73
14	535	36.35
15	535	31.52
16	535	36.34
17	1100	57.33
18	1100	55.06
19	1100	57.92
20	1100	54.86
21	2040	63.55
22	2040	61.97
23	2040	64.96
24	2040	59.26
25	2460	72.21
26	2460	60.66
27	2460	73.97
28	2460	75.55

Fig. 15

photosynthèses nettes

(05/05/88 ; 15°C)

Data File - C:U2

Row	LUM	PHOTO
---	---	----
1	0	-5.87
2	0	-1.64
3	0	-4.15
4	0	0.68
5	200	10.28
6	200	18.97
7	200	16.15
8	200	24.48
9	719	35.2
10	719	29.37
11	719	38.6
12	719	31.33
13	1600	35.7
14	1600	47.2
15	1600	32.1
16	1600	38.9
17	2460	31.6
18	2460	35.1
19	2460	40.9
20	2460	39.21

Fig. 16

photosynthèses nettes

(13/06/88 ; 15°C)

Data File - C:U3

Row	LUM	PHOTO
---	---	----
1	0	-1.34
2	0	-1.99
3	0	-2.19
4	0	-6.21
5	100	2.343
6	100	3.87
7	100	1.932
8	440	7.844
9	440	15.48
10	440	11.75
11	1175	10.334
12	1175	20.366
13	1175	12.38
14	1560	15.833
15	1560	10.591
16	1560	17.829
17	1560	20.52
18	2140	18.12
19	2140	10
20	2140	26.25

Fig. 17

photosynthèses nettes

(08/08/88 ; 21°C)

Data File - C:U4

Row	LUM	PHOTO
---	---	-----
1	0	-7.71
2	0	-4.33
3	0	-2.37
4	0	-4.55
5	100	18.74
6	100	13.4
7	100	15.5
8	100	21.88
9	440	34.21
10	440	28
11	440	13
12	440	32.14
13	1175	51.18
14	1175	25.7
15	1175	38.98
16	1175	49.23
17	2140	58.82
18	2140	35.42
19	2140	36.33
20	2140	45.87

Fig. 18

photosynthèses nettes

(22/08/88 ; 21°C)

Data File - C:U5

Row	LUM	PHOTO
---	---	-----
1	0	-2.46
2	0	-3.5
3	0	-6.31
4	0	-3.65
5	100	4.96
6	100	2.67
7	100	5.88
8	100	6.707
9	440	15.6
10	440	10.4
11	440	7.78
12	440	11.54
13	1175	14.28
14	1175	10.86
15	1175	18.48
16	2140	25.78
17	2140	19.84
18	2140	18.7
19	2140	15.58

Fig. 19

photosynthèses nettes

(22/08/88 ; 15°C)

Fri Dec 16 1988 10:02:05 AM

Page 1

Data File - C:U6

Row	LUM	PHOTO
---	---	-----
1	0	-2.5
2	100	20.24
3	100	14.7
4	100	12.41
5	650	24.97
6	650	21.52
7	650	24.95
8	650	37.72
9	1175	43.89
10	1175	39.74
11	1175	38.9
12	1175	46.42
13	1950	46.93
14	1950	40.43
15	1950	45.35
16	1950	43.9
17	2140	54.38
18	2140	49.93
19	2140	49.92
20	2140	45.82

Fig. 20

photosynthèses nettes

(11/10/88 ; 15°C)

Fri Dec 16 1988 09:27:33 AM

Page 1

Data File - C:U7

Row	LUM	PHOTO
---	---	-----
1	0	2.1
2	150	18.5
3	150	13.3
4	150	13.3
5	150	13.6
6	650	17.2
7	650	17.23
8	650	19.55
9	650	19.03
10	1270	42.1
11	1270	53.3
12	1270	41.7
13	1270	52.9
14	1670	19.6
15	1670	55.6
16	1670	36.9
17	2220	46.6
18	2220	44.9
19	2220	30.2
20	2220	33.6

Fig. 21

photosynthèses nettes

(21/11/88 ; 12°C)

! DATE	! P - Z m.s.	! N - Z m.s.	! C - Z m.s.	! C/N
! 7/09/87	! 0,41 - 0,42	! 3,328 - 3,054	! 32,808 - 31,384	! 9,860 - 10,276
! 18/09/87	! 0,43 - 0,41 - 0,45	! 2,170 - 2,140 - 2,134	! 31,580 - 33,091 - 33,455	! 14,555 - 15,463 - 15,675
	! 0,40 - 0,46 - 0,50	! 1,900 - 4,780 - 4,790	! 30,835 - 36,770 - 36,790	! 16,230 - 7,692 - 7,670
	! 0,40	! 4,644 - 4,340	! 36,632 - 36,390	! 7,888 - 8,380
! 2/10/87	! 0,32 - 0,45 - 0,54	! 2,785 - 2,625 - 3,224	! 36,607 - 34,269 - 33,223	! 13,146 - 13,054 - 10,305
	! 0,40 - 0,30 - 0,40	! 3,477 - 2,586 - 2,380	! 35,317 - 35,695 - 34,590	! 10,156 - 13,800 - 14,510
	! 0,44 - 0,31 - 0,40	! 6,502 - 5,350	! 67,231 - 54,390	! 10,341 - 10,150
! 20/10/87		! 4,134 - 4,050	! 34,659 - 35,130	! 8,385 - 8,650
	! 0,62 - 0,70 - 0,70	! 4,000	! 34,490	! 8,600
	! 0,66			
! 29/10/87	! 0,59 - 0,66 - 0,51	! 4,413 - 4,461 - 4,395	! 34,554 - 34,545 - 34,449	! 7,830 - 7,745 - 7,839
	! 0,55 - 0,52 - 0,50	! 4,808 - 4,563 - 4,510	! 37,303 - 34,833 - 36,120	! 7,758 - 7,633 - 7,990
	! 0,57 - 0,70 - 0,50	! 4,630 - 4,219 - 4,430	! 36,731 - 35,115 - 34,970	! 7,934 - 8,324 - 7,880
! 13/11/87	! 0,53 - 0,51 - 0,62	! 4,658 - 4,396 - 4,340	! 37,262 - 35,007 - 35,408	! 8,000 - 7,964 - 8,159
	! 0,58 - 0,69 - 0,50	! 4,564 - 4,359 - 4,340	! 35,974 - 34,681 - 34,500	! 7,882 - 7,956 - 7,930
	! 0,66 - 0,48 - 0,50	! 4,333 - 4,320	! 34,670 - 35,400	! 8,001 - 8,180

LERMOT

GOUESSANT

DATE	P - Z m.s.	N - Z m.s.	C - Z m.s.	C/N
19/04/88	0,46 - 0,55 - 0,34 0,44 - 0,45 - 0,35 0,46 - 0,51	4,723 - 4,529 - 4,685 4,718 - 4,857 - 4,636 4,606	33,666 - 33,043 - 33,648 33,725 - 33,355 - 34,166 33,617	7,128 - 7,296 - 7,182 7,149 - 6,867 - 7,361 7,306
3/05/88	0,48 - 0,45 - 0,43 0,39 0,59 - 0,31	6,464 - 6,286 - 6,483 5,340 - 5,816 - 5,485 5,128 - 5,004	29,807 - 33,482 - 31,256 31,432 - 31,928 - 32,746 31,591 - 33,001	4,611 - 5,326 - 4,821 5,886 - 5,490 - 5,964 6,161 - 6,596
9/05/88	0,38 - 0,32 - 0,36 0,38 - 0,30 - 0,34 0,32 - 0,27	4,024 - 4,368 4,933 - 4,245	29,478 - 30,887 34,065 - 30,021	7,326 - 7,071 6,906 - 7,073
24/05/88	0,46 - 0,31 - 0,53 0,36 - 0,39 - 0,46 0,56 - 0,44	2,213 - 2,575 - 3,088 2,567 - 2,839 - 2,796 3,068 - 2,752	28,755 - 31,536 - 31,586 32,133 - 28,576 - 29,734 31,030 - 29,924	12,991 - 12,249 - 10,229 12,520 - 10,066 - 10,635 10,113 - 10,872
7/06/88	0,44 - 0,32 - 0,31 0,50 - 0,51 - 0,40 0,30 - 0,45	2,682 - 2,791 - 2,021 3,476 - 3,213 - 2,876 3,161 - 3,266	27,917 - 26,964 - 29,006 30,246 - 30,024 - 28,933 29,744 - 31,267	10,408 - 9,659 - 14,351 8,701 - 9,345 - 10,052 9,410 - 9,567
23/06/88	0,41 - 0,37 - 0,39 0,50 - 0,52 - 0,35 0,43 - 0,36	1,721 - 1,955 - 1,916 2,175 - 2,035 - 1,796 3,044 - 1,876	31,544 - 28,878 - 31,168 32,558 - 32,898 - 31,886 30,114 - 31,107	18,325 - 14,769 - 16,267 14,969 - 16,162 - 17,745 9,894 - 16,566
5/07/88	0,38 - 0,40 - 0,41 0,39 - 0,42 - 0,36 0,44 - 0,46	2,086 - 2,489 1,920 - 3,875 - 2,826 2,570 - 2,476	31,288 - 31,853 31,169 - 32,178 - 32,674 31,415 - 31,416	14,996 - 12,796 16,235 - 11,191 - 11,564 12,223 - 12,676
25/07/88	0,67 - 0,45 - 0,53 0,50 - 0,55 - 0,45 0,62	2,547 - 2,169 - 2,086 2,113 - 2,300 - 2,146 2,423 - 2,506	30,329 - 29,495 - 28,862 30,385 - 30,118 - 29,807 30,504 - 29,867	11,909 - 13,599 - 13,834 14,382 - 13,094 - 13,887 12,588 - 11,936

LERMOT

GOUESSANT

! DATE	! P - % m.s.	! N - % m.s.	! C - % m.s.	! C/N
! 8/08/88	! 0,40 - 0,38 - 0,38	! 1,239 - 1,431 - 1,154	! 31,646 - 31,894 - 31,483	! 25,547 - 22,283 - 27,276
!	! 0,43 - 0,50 - 0,44	! 1,561 - 1,141 - 1,82%	! 31,550 - 31,605 - 34,68%	! 20,209 - 27,699 - 19,00%
!	! 0,47 - 0,4%	! 1,681 - 1,86%	! 33,642 - 34,39%	! 20,011 - 18,41%
! 22/08/88	! 0,40 - 0,42	! 3,334 - 3,574 - 2,487	! 35,500 - 34,895 - 31,022	! 10,648 - 9,764 - 12,474
!	! 0,37 - 0,3%	! 2,19%	! 32,30%	! 14,71%
!	! 0,55 - 0,4%	! 2,062 - 2,24%	! 31,352 - 33,46%	! 15,203 - 14,90%
! 6/09/88	! 0,39 - 0,26 - 0,30	! 2,303 - 1,941 - 2,390	! 30,661 - 29,452 - 31,662	! 13,314 - 15,171 - 13,250
!	! 0,32 - 0,31 - 0,4%	! 2,125 - 2,100 - 1,974	! 29,697 - 29,252 - 30,49%	! 13,973 - 13,828 - 15,44%
!	! 0,33 - 0,3%	! 2,366 - 2,23%	! 31,350 - 30,77%	! 13,248 - 13,764
! 9/11/88	! 0,45 - 0,43 - 0,39	! 3,558 - 3,254	! 35,958 - 35,445	! 10,105 - 10,892
!	! 0,35	! 3,371 - 3,576	! 33,916 - 35,928	! 10,060 - 10,048
! 20/11/88	! 0,44 - 0,46	! 4,473 - 4,481	! 36,964 - 37,168	! 8,264 - 8,294

LERMOT

GOUESSANT