



HAL
open science

Caractérisation de la réponse des macroalgues aux stress de la zone intertidale : impact sur la distribution des espèces et sur les rendements de production

Florian Douay

► To cite this version:

Florian Douay. Caractérisation de la réponse des macroalgues aux stress de la zone intertidale : impact sur la distribution des espèces et sur les rendements de production. Océanographie. Université du Littoral Côte d'Opale, 2022. Français. NNT : 2022DUNK0621 . tel-04368905

HAL Id: tel-04368905

<https://theses.hal.science/tel-04368905v1>

Submitted on 2 Jan 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Thèse de Doctorat

*Mention Sciences Agronomiques et Écologiques
Spécialité Sciences de la mer-Biologie et écologie*

présentée à l'*Ecole Doctorale en Sciences Technologie et Santé (ED 585)*

de l'**Université du Littoral Côte d'Opale**

par

Florian DOUAY

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université du Littoral Côte d'Opale

Caractérisation de la réponse des macroalgues aux stress de la zone intertidale : impact sur la distribution des espèces et sur les rendements de production

Soutenue le 08 juin 2022, après avis des rapporteurs, devant le jury d'examen :

M. Barillé Laurent, Professeur, Université de Nantes
M^{me} Noisette Fanny, Professeure, Université du Québec
M^{me} Valéro Myriam, Directeur de recherche, Université Paris-Sorbon
M. Spilmont Nicolas, Maître de Conférences HDR, Université de Lille
M. Gevaert François, Maître de Conférences, Université de Lille
M. Verpoorter Charles, Maître de Conférences, Université du Littoral Côte d'Opale

Président de Jury
Rapporteur
Examineur
Directeur de thèse
Co-directeur
Co-responsable



COLOPHON

Mémoire de thèse intitulé « Caractérisation de la réponse des macroalgues aux stress de la zone intertidale : impact sur la distribution des espèces et sur les rendements de production », écrit par Florian DOUAY, achevé le 9 septembre 2022, composé au moyen du système de préparation de document \LaTeX et de la classe yathesis dédiée aux thèses préparées en France.



Thèse de Doctorat

*Mention Sciences Agronomiques et Écologiques
Spécialité Sciences de la mer-Biologie et écologie*

présentée à l'*Ecole Doctorale en Sciences Technologie et Santé (ED 585)*

de l'**Université du Littoral Côte d'Opale**

par

Florian DOUAY

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université du Littoral Côte d'Opale

Caractérisation de la réponse des macroalgues aux stress de la zone intertidale : impact sur la distribution des espèces et sur les rendements de production

Soutenue le 08 juin 2022, après avis des rapporteurs, devant le jury d'examen :

M. Barillé Laurent, Professeur, Université de Nantes
M^{me} Noisette Fanny, Professeure, Université du Québec
M^{me} Valéro Myriam, Directeur de recherche, Université Paris-Sorbon
M. Spilmont Nicolas, Maître de Conférences HDR, Université de Lille
M. Gevaert François, Maître de Conférences, Université de Lille
M. Verpoorter Charles, Maître de Conférences, Université du Littoral Côte d'Opale

Président de Jury
Rapporteur
Examineur
Directeur de thèse
Co-directeur
Co-responsable



L'Université du Littoral Côte d'Opale n'entend donner aucune approbation ni improbation aux opinions émises dans les thèses : ces opinions devront être considérées comme propres à leurs auteurs.

Mots clés : imagerie spectrale, macroalgues, production primaire, stress abiotique

Keywords: abiotic stress, macroalgae, primary production, spectral imagery

Cette thèse a été préparée au

Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences - UMR 8187 LOG

28 Avenue Foch - BP80

62930 WIMEREUX

Site <https://www.log.cnrs.fr/>

À toi petite étoile...

Pour ce qui est de l'avenir, il ne
s'agit pas de le prévoir, mais de le
rendre possible

Antoine De Saint-Exupéry

**CARACTÉRISATION DE LA RÉPONSE DES MACROALGUES AUX STRESS DE LA ZONE INTERTIDALE :
IMPACT SUR LA DISTRIBUTION DES ESPÈCES ET SUR LES RENDEMENTS DE PRODUCTION****Résumé**

Les macroalgues, en tant qu'organismes photosynthétiques, jouent un rôle prépondérant dans le stockage du carbone en milieu côtier. Une grande partie d'entre elles se développent dans la zone intertidale, qui potentiellement constitue un environnement stressant, dû à l'alternance des phases d'immersion et d'émersion au cours des cycles de marée. Cependant, la compréhension des réponses de ces organismes aux stress de cet environnement particulier reste encore incomplète. Ce travail de thèse a pour objectif d'étudier les effets potentiels des stress de la zone intertidale sur la production primaire ainsi que sur l'évolution de l'aire géographique de répartition de différentes espèces de macroalgues. L'utilisation de chambres benthiques à l'émersion et à l'immersion a permis de suivre l'évolution saisonnière de la production primaire, tandis qu'une nouvelle approche de discrimination des espèces de macroalgues, basée sur l'utilisation des spectres de réflectance hyperspectral des individus, a été développée pour répondre aux besoins de suivis des stocks. La présente étude s'est focalisée sur quatre espèces d'Ochrophyta, caractéristiques du littoral du Pas-de-Calais. Le long de ces côtes, *Pelvetia canaliculata*, *Fucus spiralis*, *Fucus serratus* et *Saccharina latissima* sont caractéristiques de différents étages de la zone littorale et expérimentent donc des périodes d'émersion variées. Les bilans de production journaliers obtenus confirment que les macroalgues constituent l'un des écosystèmes les plus productifs sur la planète, comparable aux systèmes terrestres les plus productifs. Ces mesures ont également montré que la phase d'émersion constituait une période critique pour la production en été, avec l'apparition de phénomènes de photoinhibition important lié aux forts éclaircissements et aux fortes températures. Cependant, la présente étude a également montré que cette phase d'émersion avait un rôle primordial dans les bilans de production, principalement en hiver. En effet, au cours de cette période, la quasi-totalité de la production des macroalgues est réalisée au cours de l'émersion. La mise en place d'une nouvelle procédure de discrimination des macroalgues par leur signature hyperspectrale a permis de différencier, pour la première fois, les principales espèces caractéristiques de l'estran rocheux de la zone d'étude en conditions contrôlées. Cette nouvelle procédure a ensuite été appliquée sur des spectres acquis *in situ* à la fois au cours du découvrément des organismes et lors de la basse mer afin d'étudier l'effet de la dessiccation sur les spectres de réflectance. La dessiccation favorise une discrimination plus efficace des signaux de réflectance hyperspectrale, au travers de la diminution de la variabilité intra-spécifique des réponses spectrales. Un suivi mensuel des spectres de réflectance hyperspectrale des macroalgues a également été réalisé et les résultats de discrimination spectrale obtenus ont montré que la période la plus propice à la réalisation de survols cartographiques était l'été.

Mots clés : imagerie spectrale, macroalgues, production primaire, stress abiotique

**CHARACTERIZATION OF THE RESPONSE OF MACROALGAE TO STRESS IN THE INTERTIDAL ZONE:
IMPACT ON SPECIES DISTRIBUTION AND PRODUCTION YIELDS****Abstract**

Macroalgae, as photosynthetic organisms, play a major role in carbon storage in coastal environments. A large proportion of them develop in the intertidal zone, which potentially constitutes a stressful environment, due to the alternation of immersion and emersion periods during the tidal cycles. However, the understanding of the responses of these organisms to the stresses of this particular environment is still incomplete. The objective of this thesis was to study the potential effects of intertidal stresses on primary production as well as on the evolution of the geographic range of different macroalgal species. The use of benthic chambers both under emersed conditions and underwater allowed to follow the seasonal evolution of primary production, while a new approach to discriminate macroalgal species, based on the use of hyperspectral reflectance spectra of individuals, was developed to meet the needs of stock monitoring. The present study focused on four species of Ochrophyta, characteristic of the Pas-de-Calais coast. Along this coasts, *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* and *S. latissima* are characteristic of different tidal levels and thus experience different emersion durations. The daily production budgets obtained confirmed that macroalgae constitute one of the most productive ecosystems on the planet, comparable to productive terrestrial systems. These measurements also showed that the emersion phase is a critical period for production in summer, with the appearance of important photoinhibition phenomena linked to high light levels and high temperatures. However, the present study also showed that this emersion phase had a primordial role in the production budgets, mainly in winter. Indeed, during this period, it was shown that almost all the macroalgal production was realized during emersion. The implementation of a new procedure of discrimination of macroalgae by their hyperspectral signature allowed to differentiate, for the very first time, the main characteristic species of the rocky shore of the study area under controlled conditions. This new procedure was then applied to spectra acquired *in situ* both just after individuals were emersed and at low tide in order to study the effect of desiccation on reflectance spectra. Finally, desiccation favors a more efficient discrimination of hyperspectral reflectance signals, through the decrease of the intra-specific variability of spectral responses. Monthly monitoring of hyperspectral reflectance spectra of macroalgae was also carried out and the spectral discrimination results obtained showed that the most favorable period for mapping overflights was summer.

Keywords: abiotic stress, macroalgae, primary production, spectral imagery

Remerciements

À l'origine, je n'avais pas prévu de faire une thèse à la suite de mes études à l'Université : trop long, trop technique et surtout trop de rédaction ! Alors, comment se fait-il que vous soyez en train de lire ces quelques lignes ? C'est au cours de mon master 2 que l'idée de poursuivre en thèse a commencé à faire son chemin. C'est lors de mon stage de recherche et à la suite des nombreuses discussions que j'ai pu avoir avec François que mon souhait de réaliser une thèse s'est conforté. C'est pourquoi je tiens à t'adresser quelques mots en premier lieu. Je te remercie tout d'abord d'avoir accepté de monter un projet de thèse. Merci également pour tes nombreux conseils tout au long de ces trois années et tout particulièrement lors de la période, ô combien périlleuse, de la rédaction. Je tiens également à te remercier d'avoir accepté de partager un bout de ton bureau (qui a dit encombré ?) avec moi durant cette thèse, ce qui nous a permis de discuter de nombreux sujets, scientifiques bien-sûr mais bien souvent divers et variés. Que veux-tu ? Tout fout le camp !

Je remercie également Nicolas Spilmont et Charles Verpoorter d'avoir accepté de me faire confiance en participant à l'encadrement de cette thèse en compagnie de François Gevaert. Vos conseils au cours des différentes étapes de cette thèse m'ont permis de m'améliorer sur bien des aspects scientifiques.

Je souhaite maintenant remercier chaleureusement Laurent Barillé, Fanny Noisette et Myriam Valéro qui me font l'honneur d'évaluer ce travail de thèse. J'adresse également un remerciement particulier à Vona Méleder, Lionel Denis et Aline Migné qui m'ont accompagné tout au long de ce travail au travers de mes comités de suivi de thèse. Vos remarques avisées ainsi que vos conseils m'ont permis de garder le cap et d'éviter de me disperser dans toutes les directions, la thèse s'y prêtant tout particulièrement. Et promis, Aline, je ne toucherai plus à la programmation des data-loggers !

Merci aux directeurs du Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences (LOG) François Schmitt et Hubert Loisel, ainsi qu'au directeur de la station marine Lionel Denis, de m'avoir accueilli au sein de la station marine de Wimereux.

Merci également au Pôle Métropolitain Côte d'Opale (PMCO) d'avoir fait confiance à ce projet en acceptant de participer à son financement.

Je tiens également adresser un grand merci à Gwendoline Duong. Merci pour ta grande aide dans la réalisation des analyses pigmentaires, sans ton aide je pense que j'y serais encore aujourd'hui !

Je souhaite ensuite remercier Dominique Menu, parti en retraite (bien méritée). Ton aide dans la mise en place des chambres benthiques a été cruciale pour la bonne réalisation des mesures *in situ*. Puis, il faut dire que tes mains en or nous ont sorti de pas mal de situations délicates (fuites, etc.).

Je voudrais aussi remercier l'ensemble du personnel scientifique, technique et administratif de la station marine de Wimereux pour leur aide et leur disponibilité. Merci à tous pour ces années. Merci à Josette, Christelle, Christine, Ghislaine de faire en sorte que l'on se sente bien dans les locaux de la station. Merci à Thierry et Michel de m'avoir laissé l'accès à l'atelier pour que je puisse réparer ou améliorer les chambres benthiques. Merci également à Philippe pour les nombreux échanges sur les Arduino et les Raspberry ! J'espère que ta nouvelle vie te convient et que tu profites du temps du sud ! Merci également à l'ensemble de l'équipe enseignante qui m'a donné la possibilité d'effectuer des enseignements et de passer de l'autre côté de la barrière !

Merci également à toutes les personnes qui ont permis de rendre ces trois années de thèses plus faciles. Merci à Camille, Émilie, Noémie, Lola, Shagnika, Jules et j'en oublie sûrement ! Merci à toi Cam pour les quelques bières que j'ai pu boire en ta compagnie et les discussions que l'on a pu avoir ensemble ! Merci à Capucine, tu as été présente dans des moments particulièrement difficiles et je t'en serai toujours reconnaissant !

Un merci tout particulier à Marvin ! Le jeune stagiaire est devenu un grand doctorant ! Même si je n'ai pas pu «t'utiliser» au cours de ton stage de master 2 (foutu COVID) pour participer à mes expérimentations, nos discussions m'ont permis de me sortir, un peu, la thèse de la tête.

Merci également à toi Marine, qui a été ma «partenaire» de thèse au cours de ces trois ans. On a tout vécu ensemble, voire en parallèle, jusqu'à faire en partie les mêmes formations. On se rappellera tout particulièrement la quasi chute au cours de la formation L^AT_EX !

Un merci tout spécial à toi Justine. Tu as su me canaliser et faire en sorte que je ne baisse pas les bras, sans oublier ton aide au cours des expérimentations *in situ*, quelle que soit l'heure (du jour ou plus précisément de la nuit) et les températures, à porter l'ensemble du matériel sur le terrain !

Pour finir je tiens à remercier tout particulièrement toute ma famille sans qui je ne serais pas là aujourd'hui. Plus particulièrement, merci à vous Pap's et Mam's, d'avoir toujours cru en moi et d'avoir tout fait pour que j'arrive là où je suis aujourd'hui. Je pense que vous avez toujours su que je finirais dans un métier tel que celui-ci, avec la réalisation d'expérimentation dès mon plus

jeune âge (le congélateur s'en souvient encore). Vous avez toujours tout fait pour faire en sorte que tous vos enfants soient épanouis et on n'aurait pas pu rêver meilleurs parents ! Merci également à Néné et Loulou, qui, même s'ils pensent que je compte des algues, m'ont toujours soutenu et encouragé. D'aussi loin que je me souviens, c'est avec vous que j'ai effectué mes « premières expériences » scientifiques. Merci à vous quatre pour votre écoute, vos conseils et votre soutien qui m'ont été indispensables.

Pour finir, un grand merci à celle qui partage ma vie. Merci Eugénie pour ton soutien permanent, ton attention lors des moments creux au cours de la rédaction, nos périodes de fous rires après nos longues soirées de travail et le bonheur que tu m'amènes au quotidien.

Sommaire

Résumé	xvii
Remerciements	xix
Sommaire	xxiii
Liste des tableaux	xxvii
Table des figures	xxix
Introduction	1
Effets du changement global sur les populations de macroalgues . . .	11
Objectifs	18
1 Détermination en conditions contrôlées des potentialités photosynthétiques à l'immersion et relation O₂/C.	21
1.1 Introduction	21
1.2 Matériels et méthodes	26
1.2.1 Matériel biologique	26
1.2.2 Montage expérimental en laboratoire	27
1.2.3 Analyse pigmentaire	31
1.2.4 Analyses statistiques	32
1.3 Résultats	32
1.3.1 Évolution des capacités photosynthétiques à l'immersion en conditions contrôlées	32
1.3.2 Relations O ₂ / C mesurées à l'immersion	38
1.3.3 Contenu pigmentaire	43
1.4 Discussion	46
1.4.1 Variations des paramètres photosynthétiques	47
1.4.2 Acclimatations aux forts éclaircements	49
1.4.3 Détermination des relations entre flux d'O ₂ et flux de C	51

1.5 Conclusion	54
2 Production <i>in situ</i> des différentes espèces à l'émersion et à l'immersion	55
2.1 Introduction	55
2.2 Matériels et méthodes	59
2.2.1 Site d'étude et matériel biologique	59
2.2.2 Mesures à l'immersion	60
2.2.3 Mesures à l'émersion	63
2.2.4 Bilan de production à l'échelle de la journée	65
2.2.4.1 Détermination de la hauteur d'eau	65
2.2.4.2 Détermination de l'intensité lumineuse à l'émersion	66
2.2.4.3 Détermination de l'intensité lumineuse lors de l'im-	
mersion	67
2.2.5 Analyses statistiques	68
2.2.6 Bilan des expérimentations en fonction des espèces et de la	
saison	68
2.3 Résultats	71
2.3.1 Évolution saisonnière de la production primaire	71
2.3.1.1 Suivi saisonnier et effet des périodes d'émersion sur	
la production primaire de <i>F. spiralis</i> et <i>F. serratus</i> .	71
2.3.1.2 Comparaison de la production primaire à l'immer-	
sion et à l'émersion avec les espèces des plu hauts	
(<i>P. canaliculata</i>) et des plus bas (<i>S. latissima</i>) niveaux	77
2.3.2 Paramètres photosynthétiques des quatre espèces à l'émersion	
.	81
2.3.3 Comparaison des bilans journaliers théoriques et mesurés	83
2.4 Discussion	88
2.4.1 Comparaison inter-spécifique et saisonnière des bilans de	
production	88
2.4.2 Estimation des bilans de production par modélisation . .	92
2.5 Conclusion	93
3 Développement d'une nouvelle méthode de classification des spectres de réflectance hyperspectraux de macroalgues au sein d'une librairie spectrale	95
3.1 Contexte général et résumé	95
4 Validation de l'approche développée sur des mesures de spectre de réflectance de macroalgues acquis <i>in situ</i>	123
4.1 Introduction	123

4.2	Matériels et méthodes	127
4.2.1	Zone d'étude et matériel biologique	127
4.2.2	Protocole de mesure de la réflectance	129
4.2.3	Traitement et classification des spectres de réflectance	130
4.2.4	Analyse pigmentaire	131
4.3	Résultats	133
4.4	Discussion	158
4.4.1	Impact de la période de mesure sur la classification	159
4.4.2	Évolution saisonnière des résultats de classification	160
4.5	Conclusion	163
	Discussion générale	165
	Bilan de production	165
	Acquisition des bilans de production	165
	Production primaire des macroalgues des côtes du Pas-de-Calais	168
	Effets des stress de la zone intertidale	170
	Mise en place d'outils de cartographie des communautés à macroalgues	172
	Conclusion générale et perspectives	175
	Bibliographie	179
	A Résultats de l'analyse pigmentaire	207
A.1	Phycobiliprotéines	207
A.2	Chlorophylles	208
A.3	Caroténoïdes	210

Liste des tableaux

1.1	Pentes des droites de régression forcées à l'origine du carbone inorganique dissout (CID) en fonction de l'O ₂ pour <i>P. canaliculata</i> , <i>F. spiralis</i> , <i>F. serratus</i> et <i>S. latissima</i> et pour les quatre saisons étudiées. Les pentes dont la valeur est significativement différente de 1 sont indiquées par un *	43
1.2	Valeurs de pentes du C en fonction de l'O ₂ et de leur équivalent QP pour <i>P. canaliculata</i> , <i>F. spiralis</i> , <i>F. serratus</i> et <i>S. latissima</i> . Les pentes dont la valeur est significativement différente de 1 sont indiquées par un *	52
2.1	Résumé des différentes mesures effectuées en fonction de la saison et pour les différentes espèces étudiées. Les cellules en vert indiquent les données acquises lors des mesures <i>in situ</i> , en rouge, l'absence de données et en jaune, les données reconstruites après les mesures <i>in situ</i>	70
2.2	Résultats des bilans de production établis à partir des mesures <i>in situ</i> , et réalisés pour la période d'ensoleillement journalière. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type. Les résultats sont donnés en µmol C g MS ⁻¹ j ⁻¹	85
2.3	Résultats des bilans de production établis à partir des courbes production-éclairage (P-E) et de la modélisation de l'intensité lumineuse, et réalisés pour la période d'ensoleillement journalière. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type. Les résultats sont donnés en µmol C g MS ⁻¹ j ⁻¹	87
2.4	Bilans de production <i>in situ</i> et modélisés, convertis en g C m ⁻² j ⁻¹ . Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type	89
4.1	Périodes d'acquisition des mesures de spectre de réflectance en fonction des espèces considérées	129

Table des figures

1	Cartographie du littoral du Pas-de-Calais et mise en évidence des zones rocheuses le caractérisant	2
2	Représentation, adaptée aux macroalgues, du stress abiotique le long du gradient vertical en lien avec le niveau bathymétrique. Les flèches indiquent l'augmentation du stress. Illustration adaptée de RAFFAELLI et HAWKINS (1999)	4
3	Variation de l'éclairement au sein de la zone intertidale. (A) Évolution journalière et saisonnière de l'intensité (en lux) mesurée à l'émersion au cours de l'année. Chaque point représente une mesure effectuée toutes les 10 min. (B) Variation de la qualité de la lumière en fonction de la hauteur de la colonne d'eau	6
4	Schéma explicatif du fonctionnement du cycle des xanthophylles	7
5	Illustration des quatre espèces étudiées en fonction de leur position bathymétrique. (A) <i>P. canaliculata</i> , (B) <i>F. spiralis</i> , (C) <i>F. serratus</i> et (D) <i>S. latissima</i>	11
6	Modélisation de l'évolution des aires de répartition des communautés à <i>F. serratus</i> d'ici à la fin du siècle selon différents scénarii d'émission de gaz à effet de serre (B1, A1B et A2, groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC)). Illustration adaptée de JUETERBOCK <i>et al.</i> (2013)	13
1.1	Représentation schématique de la chambre de mesure utilisée lors des mesures de production primaire réalisées en conditions contrôlées	27
1.2	Différentes formes de carbonates présentes dans l'eau de mer en fonction du potentiel hydrogène (pH). La concentration est donnée en pourcentage de CID. Les pointillés représentent la zone d'acidité de l'eau de mer (entre 7,5 et 8,6). Illustration adaptée de COPIN-MONTÉGUT (1996)	30

- 1.3 Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de février à l'immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l'aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplikat, (▲) du 2^e réplikat et (●) du 3^e réplikat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplikat, (–) du 2^e réplikat, (–) du 3^e réplikat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d'O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ 33
- 1.4 Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de mai à l'immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l'aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplikat, (▲) du 2^e réplikat et (●) du 3^e réplikat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplikat, (–) du 2^e réplikat, (–) du 3^e réplikat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d'O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ 34
- 1.5 Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de juillet à l'immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l'aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplikat, (▲) du 2^e réplikat et (●) du 3^e réplikat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplikat, (–) du 2^e réplikat, (–) du 3^e réplikat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d'O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ 35
- 1.6 Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de novembre à l'immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l'aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplikat, (▲) du 2^e réplikat et (●) du 3^e réplikat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplikat, (–) du 2^e réplikat, (–) du 3^e réplikat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d'O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ 36

- 1.7 Variations saisonnières des paramètres photosynthétiques de *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima* mesurées en conditions contrôlées. (A) L'efficacité photosynthétique est sans unités, (B) l'éclairement de début de saturation (E_k), est exprimé en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et (C) la valeur de production maximale en lumière saturante (P_{max}) en $\text{mmol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{min}^{-1}$. Les valeurs représentent la moyenne \pm l'écart-type (3 expérimentations) . . . 38
- 1.8 Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de février, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat 39
- 1.9 Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de mai, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat 40
- 1.10 Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de juillet, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat 41
- 1.11 Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de novembre, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat 42

1.12	Variations saisonnières du contenu pigmentaire de <i>P. canaliculata</i> , <i>F. spiralis</i> , <i>F. serratus</i> et <i>S. latissima</i> . La concentration en pigments totaux (A) et la concentration en chlorophylle <i>a</i> (B) sont exprimées en nmol mg MF ⁻¹ . La concentration en pigments antennaires (C) (fucoxanthine et chlorophylle <i>c</i>), ainsi que la concentration du pool des xanthophylles (violaxanthine, antheraxanthine et zéaxanthine) (D) sont exprimées en mol pour 100 mol chl <i>a</i> . Les valeurs représentent la moyenne ± l'écart-type (3 échantillons)	46
2.1	Représentation des chambres benthiques de mesure à l'immersion. (A) photographie des chambres benthiques déployées sur le terrain, (B) représentation schématique des chambres de mesures benthiques à l'immersion	62
2.2	Représentation des chambres benthiques de mesure à l'émersion. (A) photographie des chambres benthiques déployées sur le terrain, (B) représentation schématique des chambres de mesure benthiques à l'émersion	64
2.3	Évolution journalière des flux nets de carbone (μmol g MS ⁻¹ h ⁻¹) (●) et de la luminosité en μmol photons m ⁻² s ⁻¹ (-) pour le mois de février. (A) <i>F. spiralis</i> dont l'immersion est centrée sur le midi solaire, (B) <i>F. spiralis</i> dont l'émersion est centrée sur le midi solaire, (C) <i>F. serratus</i> dont l'immersion est centrée sur le midi solaire et (D) <i>F. serratus</i> dont l'émersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne ± l'écart-type (<i>n</i> = 3)	72
2.4	Évolution journalière des flux nets de carbone (μmol g MS ⁻¹ h ⁻¹) (●) et de la luminosité en μmol photons m ⁻² s ⁻¹ (-) pour le mois de mai. (A) <i>F. spiralis</i> dont l'immersion est centrée sur le midi solaire, (B) <i>F. spiralis</i> dont l'émersion est centrée sur le midi solaire, (C) <i>F. serratus</i> dont l'immersion est centrée sur le midi solaire et (D) <i>F. serratus</i> dont l'émersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne ± l'écart-type (<i>n</i> = 3)	74

- 2.5 Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (-) pour le mois de juillet. (A) *F. spiralis* dont l'immersion est centrée sur le midi solaire, (B) *F. spiralis* dont l'émersion est centrée sur le midi solaire et (C) *F. serratus* dont l'immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleue représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$) 76
- 2.6 Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (-) pour le mois de novembre. (A) *F. spiralis* dont l'émersion est centrée sur le midi solaire et (B) *F. serratus* dont l'immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleue représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$) 78
- 2.7 Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (-) pour le mois de février, pour deux espèces d'Ochromytha. (A) *P. canaliculata* et (B) *S. latissima* dont l'immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleue représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$) 80
- 2.8 Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (-) pour le mois de juillet, pour quatre espèces d'Ochromytha. (A) *P. canaliculata* et (B) *S. latissima* dont l'immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleue représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$) 80
- 2.9 Variations saisonnières des paramètres photosynthétiques à l'émersion pour *P. canaliculata*, *F. spiralis* et *F. serratus* déterminés à partir de mesures *in situ*. (A) l'efficacité photosynthétique (α), est sans unités, (B) l'éclairement de début de saturation (E_k), est exprimé en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et (C) la valeur de production maximale en lumière saturante (P_{max}), est donnée en $\mu\text{mol CO}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$. Les valeurs représentent la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$) 81

- 4.1 Localisation des deux sites d'acquisition des données de réflectance hyperspectrale des macroalgues le long des côtes françaises de la Manche. Le site de Boulogne-sur-Mer a été choisi pour l'acquisition des mesures sur *P. canaliculata*, tandis que le reste des mesures a été réalisé à Audresselles. Afin de se localiser, Wimereux a également été placée sur la carte 128
- 4.2 Illustration des mesures réalisées en condition *in situ*. (A) Support du capteur, doté d'un champ de vision (FOV) de 8° développé au sein du laboratoire. (B) Mesure réalisée à l'aide du spectroradiomètre (ASD) connecté à un ordinateur portable 130
- 4.3 Organigramme des différentes étapes appliquées au cours du processus de classification des macroalgues 132
- 4.4 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de janvier. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du spectral angle mapper (SAM) sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 135
- 4.5 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de février. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 137

- 4.6 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de mai. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 140
- 4.7 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de juin. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 142
- 4.8 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de juillet. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 144
- 4.9 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de août. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 146

- 4.10 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de septembre. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrment, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 149
- 4.11 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de octobre. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrment, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 151
- 4.12 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de novembre. (A) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (B) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 153
- 4.13 Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de décembre. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrment, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l'algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap 155

4.14	Valeurs des coefficients de Kappa de Cohen mesurés sur la comparaison des dendrogrammes obtenus à partir des données de réflectance acquises <i>in situ</i> à un dendrogramme théorique. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer	157
A.1	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en phycocyanine (en pmol mg MF ⁻¹) chez deux espèces de Rhodophyta (<i>Chondrus crispus</i> et <i>Porphyra dioica</i>). Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	207
A.2	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en phycoérythrine (en pmol mg MF ⁻¹) chez deux espèces de Rhodophyta (<i>Chondrus crispus</i> et <i>Porphyra dioica</i>). Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	208
A.3	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en chlorophylle <i>a</i> (en pmol mg MF ⁻¹) chez sept espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	208
A.4	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en chlorophylle <i>b</i> (en pmol mg MF ⁻¹) chez une espèce de Chlorophyta, <i>Ulva lactuca</i> . Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	209
A.5	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en chlorophylle <i>c</i> (en pmol mg MF ⁻¹) chez quatre espèces d'Ochrophyta. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	209
A.6	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en néoxanthine (en pmol mg MF ⁻¹) chez une espèce de Chlorophyta, <i>Ulva lactuca</i> . Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	210
A.7	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en fucoxanthine (en pmol mg MF ⁻¹) chez quatre espèces d'Ochrophyta. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	210
A.8	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en carotène (en pmol mg MF ⁻¹) chez sept espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	211
A.9	Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en lutéine (en pmol mg MF ⁻¹) chez trois espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$)	211

A.10 Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en pigments du cycle des xanthophylles (en pmol mg MF^{-1}) chez cinq espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$)	212
---	-----

Introduction

À l'échelle de la planète, la production primaire nette annuelle globale, qui représente la quantité de carbone fixée au cours de la photosynthèse et intégrant la quantité de carbone dégagée au cours de la respiration végétale, est estimée à environ 104,9 Pg de carbone (BEHRENFELD *et al.*, 2001). Cette production primaire nette est répartie, à contribution quasi identique, entre le milieu terrestre et le milieu marin. En effet, il a été démontré que les océans participaient presque pour moitié à la production primaire nette, avec en moyenne 48,5 Pg de C par an, soit 46,2 % de la production annuelle globale. En comparaison, le milieu terrestre présente une production primaire globale nette de 56,4 Pg de C, soit 53,8 % de la production globale (FIELD, 1998). Tout comme le milieu terrestre, le milieu marin peut être subdivisé en différentes régions, en fonction des caractéristiques physico-chimiques de la zone concernée. Parmi ces régions, les zones situées en milieu littoral, qui forment la jonction entre le milieu terrestre et marin, et plus précisément la zone intertidale, contribueraient à elles seules à 20 % de la production primaire globale, bien que ne représentant que 8 % de la surface globale du milieu marin (MANN, 1982). Ces zones intertidales, plus communément appelées estrans, se situent entre les limites extrêmes des plus hautes et des plus basses mers et forment un système très dynamique, constamment soumis à des changements physico-chimiques et exposées aux pressions anthropiques (RAFFAELLI & HAWKINS, 1999). Deux grands types de substrats peuvent caractériser ce milieu : le substrat dur et le substrat meuble. Le substrat dur des zones intertidales se caractérise fréquemment par la présence d'espèces sessiles, et notamment par des «producteurs primaires». Ces espèces autotrophes ont la capacité d'utiliser le dioxyde de carbone et le carbone inorganique disponibles dans leur environnement afin de produire leur propre matière organique. Au

cours de la photosynthèse, ce processus requiert de l'énergie lumineuse. Dans le cas des substrats rocheux de la zone intertidale, plusieurs types de producteurs primaires peuvent être observés, notamment, les phanérogames marins, les microalgues benthiques et les macroalgues, ces dernières jouant un rôle essentiel en tant que producteurs primaires (MANN, 1973). En effet, malgré leur faible représentativité à l'échelle mondiale en termes de surface de recouvrement, en comparaison au phytoplancton (1 000 fois supérieur aux macroalgues), la production des macroalgues a été estimée à 10 % de celle du phytoplancton (RYTHER, 1963). Ainsi, les macroalgues seraient à l'origine du stockage de 0,19–0,64 Pg C an⁻¹ (DUARTE *et al.*, 2013a). De plus, les macroalgues jouent également un rôle en tant qu'espèce ingénier et définissent majoritairement la structure et le fonctionnement des écosystèmes (SCHIEL, 2006).



FIGURE 1 – Cartographie du littoral du Pas-de-Calais et mise en évidence des zones rocheuses le caractérisant.

Le littoral du Pas-de-Calais, situé entre la Baie d'Authie et la commune de Grand Fort Philippe, borde la Manche, mer épicontinentale caractérisée par une marée semi-diurne aux marnages importants (régime macrotidal). Ce littoral s'étend sur 140 km de linéaire de côte et alterne substrat meuble et rocheux, avec une zone rocheuse majoritairement localisée entre Équihen-Plage et Sangatte (figure 1). Cette zone rocheuse est majoritairement recouverte de macroalgues, et plus particulièrement, en termes de superficie de recouvrement, d'algues brunes, même si les trois phyla (vertes, brunes et rouges) y sont représentés.

La zone intertidale est caractérisée par d'importantes variations des conditions abiotiques, ce qui en fait l'un des écosystèmes les plus extrêmes sur Terre (TOMANEK & HELMUTH, 2002). En effet, l'alternance des phases d'émersion et d'immersion liée à la marée engendre une transition rapide entre le milieu aquatique et le milieu aérien. Cette transition entraîne de rapides et importantes variations des conditions abiotiques, notamment de la luminosité, de la température et de la salinité. La variation de ces conditions entraîne l'apparition de deux types de stress, soit limitant (p. ex. la faible luminosité à l'immersion), soit néfaste (p. ex. les fortes luminosités ou températures à l'émersion) (DAVISON & PEARSON, 1996; GRIME, 1989). L'ensemble de ces stress et leur intensité, définissent la notion de gradient vertical (CHAPPUIS *et al.*, 2014; RAFFAELLI & HAWKINS, 1999; TOMANEK & HELMUTH, 2002), notion centrale de l'écologie en milieu intertidal (figure 2). Dans la zone intertidale, les espèces sessiles, et plus particulièrement les macroalgues, forment de véritables ceintures, qui définissent un niveau marégraphique particulier. Cette zonation est particulièrement visible chez les algues brunes, qui forment de véritables ceintures caractérisées par la dominance d'une espèce (RAFFAELLI & HAWKINS, 1999).

La capacité des macroalgues à résister à ces stress environnementaux détermine leur position au sein de l'estran. Plus précisément, l'origine de cette zonation semble liée à deux facteurs principaux, en fonction de la limite supérieure ou inférieure de la ceinture considérée. Concernant la limite supérieure, de nombreuses études ont montré qu'elle était majoritairement déterminée par les effets des paramètres abiotiques sur les espèces de macroalgues, et leurs capacités à faire face à ces pressions abiotiques (DAVISON & PEARSON, 1996; DORGELO, 1976; JOHNSON *et al.*, 1974; SCHONBECK & NORTON, 1978).

La limite inférieure serait quant à elle principalement définie par les forçages biologiques, et plus particulièrement par la compétition inter-spécifique (LUBCHENCO & MENGE, 1978 ; RAFFAELLI & HAWKINS, 1999 ; SCHONBECK & NORTON, 1980).

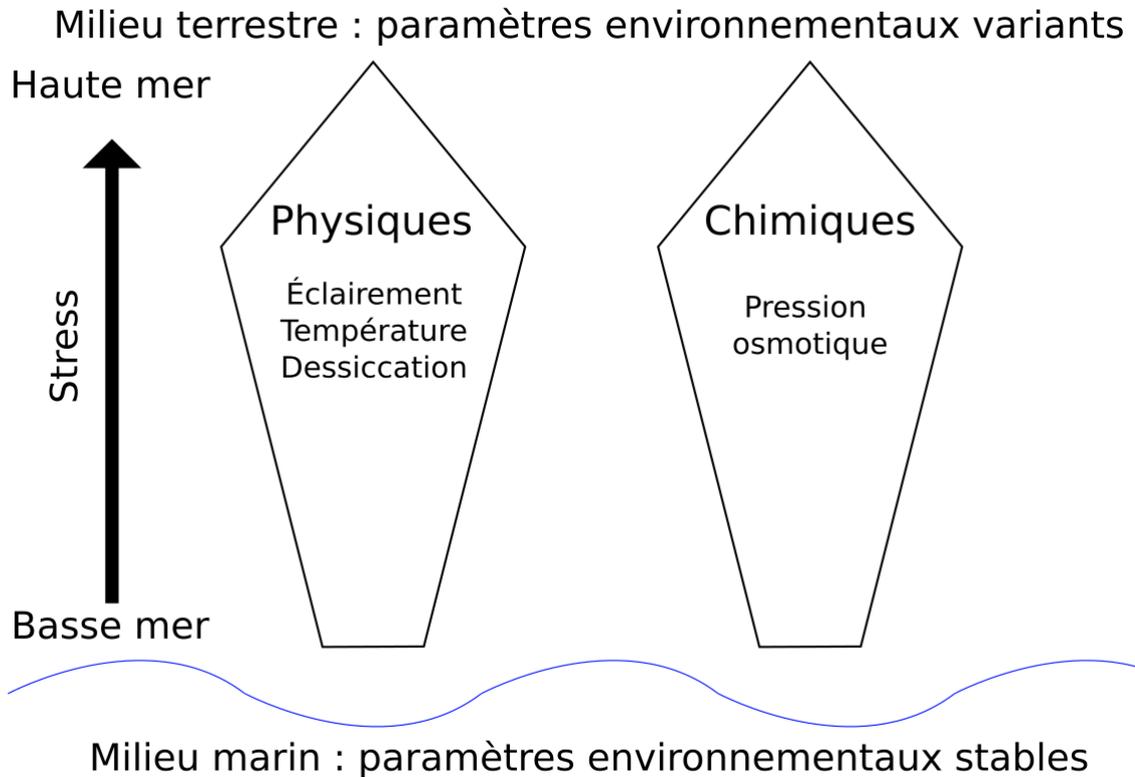


FIGURE 2 – Représentation, adaptée aux macroalgues, du stress abiotique le long du gradient vertical en lien avec le niveau bathymétrique. Les flèches indiquent l’augmentation du stress. Illustration adaptée de RAFFAELLI et HAWKINS (1999).

L’éclairement constitue le paramètre abiotique le plus impactant et le plus variable pour les organismes photoautotrophes, à la fois concernant la quantité d’énergie lumineuse reçue (LARKUM *et al.*, 2003 ; MOHSEN *et al.*, 1973 ; ORT & KRAMER, 2009 ; SOROKIN & KRAUSS, 1958), mais également la qualité de cette énergie, définie par le spectre lumineux (HANELT *et al.*, 2003 ; MUTHUVELAN *et al.*, 2002). Des variations de la quantité d’énergie reçue par les macroalgues sont observées à grande échelle, en lien avec les variations saisonnières.

Un suivi de l'intensité lumineuse a été réalisé au cours de cette thèse, montrant cette saisonnalité. En effet, une augmentation de la luminosité a été mesurée de janvier à mai, avec un maximum observé en été, avant de diminuer jusqu'à un minimum atteint pour le mois de décembre (figure 3A). Les variations de l'intensité lumineuse sont aussi observées à plus petite échelle avec les variations journalières (course du soleil, nébulosité, etc.) mais également le cycle de marée. En effet, la hauteur de la colonne d'eau présente au-dessus des macroalgues altère la quantité de lumière perçue par les organismes. Par ailleurs, une altération de la qualité de la lumière en fonction de la charge en particule et de la hauteur de la colonne (DRING & LÜNING, 1994; KIRK, 2011) est observable. Ainsi, au cours des premiers mètres, le spectre de la lumière visible est rapidement altéré pour les longueurs d'onde du rouge, violet et indigo, tandis que pour le bleu et le vert, une pénétration au sein de la colonne d'eau plus importante est observée (figure 3B). Cette caractéristique se traduit notamment par la répartition des macroalgues le long de l'estran, et plus particulièrement des grands groupes de macroalgues (vertes, brunes et rouges). Par exemple, les algues rouges, majoritairement présentes dans les bas-niveaux de l'estran, sont caractérisées par des pigments rouges (phycobilines), dont l'efficacité d'absorption est particulièrement importante en profondeur, où la lumière bleue-verte est dominante (BIEBL, 1962).

En fonction des conditions environnementales de leur habitat, les macroalgues benthiques ont développé des adaptations. Ainsi, les espèces peuplant les bas-niveaux ont développé des mécanismes adaptés aux faibles éclaircements (augmentation de la taille d'antennes, augmentation de la quantité de pigments antennaires) afin d'accroître leur efficacité photosynthétique aux faibles éclaircements. Cependant, il résulte de cette adaptation aux faibles éclaircements, une plus grande sensibilité face aux forts éclaircements, phénomène appelé photoinhibition (HANELT, 1996). Ce phénomène se traduit par un déséquilibre entre la quantité d'énergie lumineuse absorbée et son utilisation lors de la photosynthèse. Le phénomène de photoinhibition peut alors s'exprimer par une diminution de la photosynthèse, voire une destruction des photosystèmes et donc une diminution de l'efficacité photosynthétique (HANELT *et al.*, 2003). Les phénomènes de photoinhibition s'accompagnent généralement de la production de molécules

oxydatives, appelés espèces réactives de l'oxygène (ERO), qui ont un effet néfaste sur la physiologie des macroalgues (peroxydation des lipides, destruction de l'acide désoxyribonucléique (ADN), etc.), et plus spécifiquement dans le cas de cette étude, sur les photosystèmes.

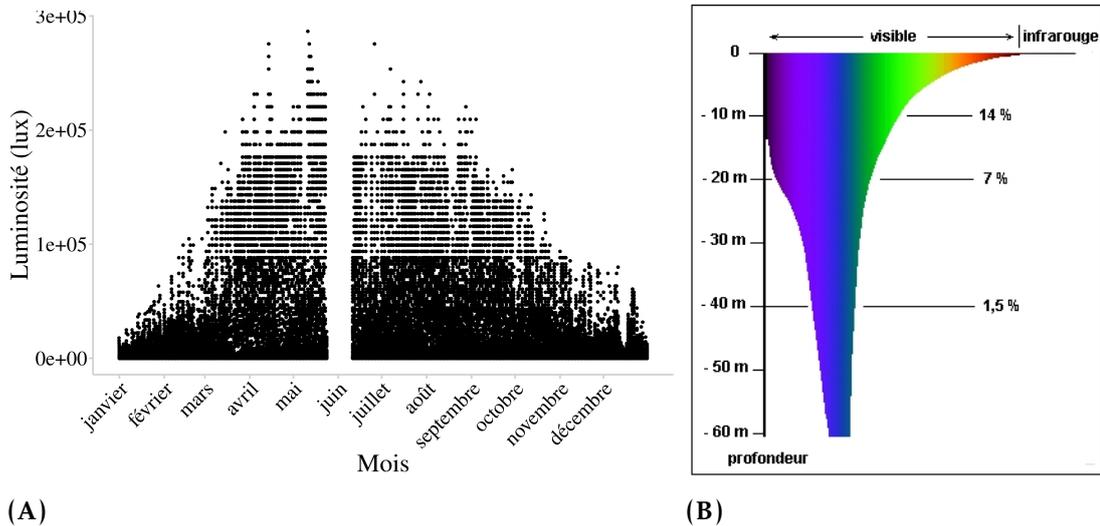


FIGURE 3 – Variation de l'éclairement au sein de la zone intertidale. **(A)** Évolution journalière et saisonnière de l'intensité (en lux) mesurée à l'émersion au cours de l'année. Chaque point représente une mesure effectuée toutes les 10 min. **(B)** Variation de la qualité de la lumière en fonction de la hauteur de la colonne d'eau.

Afin de limiter la formation d'ERO, les macroalgues ont développé divers mécanismes photoprotecteurs. Tout d'abord, les macroalgues sont capables de réguler la taille de leurs antennes collectrices en fonction de la quantité d'énergie lumineuse (ANDERSON & ANDERSSON, 1988). Dans le but d'éviter la photoinhibition, il existe également un mécanisme permettant la dissipation de l'énergie excédentaire sous forme de chaleur. Ce mécanisme, appelé *cycle des xanthophylles* fait intervenir la conversion de la violaxathine en anthéroxanthine puis zéaxanthine, au travers de mécanismes de dé-époxydation catalysés par la violaxanthine dé-époxydase (VDE) (DEMMIG-ADAMS & ADAMS, 1996; VERSHININ & KAMNEV, 1996).

Les deux molécules formées permettent de réduire l'efficacité du transfert de l'énergie lumineuse au sein du photosystème II (PSII) (GILMORE & YAMAMOTO, 1993). Lorsque l'éclairement ambiant descend sous un certain seuil, le cycle peut opérer une réversion et les molécules de zéaxanthine et d'anthéroxanthine sont époxydées en violaxanthine (figure 4). La mise en place du cycle des xanthophylles a été étudiée chez les Phaeophyceae (GEVAERT *et al.*, 2003; GUPTA *et al.*, 2011; MAJOR & DAVISON, 1998) et les Chlorophyceae (GUO *et al.*, 2015; HENLEY *et al.*, 1992; LONGSTAFF *et al.*, 2002; PERCIVAL & SMESTAD, 1972).

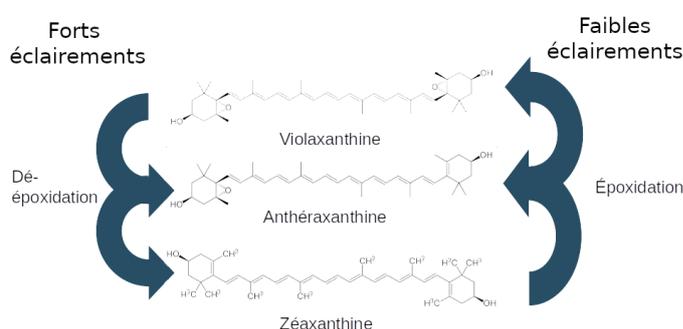


FIGURE 4 – Schéma explicatif du fonctionnement du cycle des xanthophylles.

Le deuxième facteur influant sur les capacités photosynthétiques des macroalgues au sein de la zone intertidale est la température, à la fois au sein du milieu aérien, mais également du milieu marin. Tout comme pour l'intensité lumineuse, les variations de température peuvent être observées à différentes échelles de temps. Ainsi, des variations saisonnières sont observées, liées à l'inclinaison de la Terre et à sa rotation autour du soleil. Dans le cas de l'hémisphère nord, où se sont déroulées les expérimentations menées au cours de cette thèse, les températures les plus faibles sont mesurées au cours des mois de janvier à mars (température moyenne de l'eau de 7 °C, données issues de la bouée Marel de Boulogne sur mer et température moyenne de l'air de 8 °C en 2020, données météo France), tandis que les plus chaudes le sont au cours des mois de juillet à septembre (température moyenne de l'eau de 18 °C, données issues du CDOCO et température moyenne de l'air de 21 °C en 2020, données météo France). Ces variations sont également observées à l'échelle de la journée, avec des différences de

température entre le jour et la nuit. Tout comme pour la lumière, des variations de température sont aussi observées entre le milieu aérien et le milieu marin, qui est un milieu où la température est tamponnée (ZIMMERMAN & KREMER, 1984). Il a été démontré qu'une partie des organismes marins subit des gammes de températures proches de leur limite de tolérance (SOMERO, 2002). Dans le cas où ces limites sont dépassées, les espèces sont susceptibles d'approcher leur limite de tolérance physiologique (DAVISON *et al.*, 1991; HELMUTH *et al.*, 2006; STAEHR & WERNBERG, 2009), ce qui affecte directement les processus métaboliques. Chez les algues, la photosynthèse est particulièrement sensible à ces phénomènes (GERARD, 1984; GERARD, 1997; MAJOR & DAVISON, 1998; NEPPER-DAVIDSEN *et al.*, 2019). Dans certains cas, ces hausses sont responsables d'une hausse de la mortalité, comme observée sur les côtes chiliennes par MARTINEZ *et al.* (2003) au cours d'un phénomène El Niño, ayant entraîné une augmentation de la mortalité de *Lessonia nigrescens*. Afin de faire face à ces variations de température, des mécanismes permettent aux macroalgues, et plus largement aux organismes de la zone intertidale, de maintenir des processus métaboliques efficaces. La réponse au choc thermique, ou heat shock response (HSR) en anglais, constitue l'un des mécanismes de réponse aux variations de température (HAMMOND & HOFMANN, 2010; TOMANEK, 2010). La HSR est fortement liée à l'expression des protéines de choc thermique, ou heat shock protein (HSP) en anglais (SØRENSEN *et al.*, 2003; TOMANEK, 2010), qui sont une famille de protéines chaperons. Ces protéines permettent aux organismes de réduire les modifications liées aux stress par repliement des protéines cellulaires dénaturées, ou en dégradant et en remplaçant les protéines non réparables (HOFMANN & TODGHAM, 2010). Ces HSP peuvent être exprimées en réponse à une variété de facteurs de stress (FEDER & HOFMANN, 1999), dont la réponse au stress thermique, qui se produit lors d'une augmentation de 5 à 10 °C supérieure à la température moyenne de l'environnement de l'organisme considéré (LINDQUIST, 1986; SU *et al.*, 2014). En fonction de l'intensité de la réponse, ce processus permet de caractériser le niveau de tolérance au stress de l'organisme ainsi que l'intensité du stress subi (SØRENSEN *et al.*, 2003). Chez les macroalgues, l'effet de la température est généralement associé au phénomène de dessiccation, qui s'exprime par une importante perte en eau des individus (jusqu'à 80 %, en fonction des espèces) (DORGELLO, 1976).

Ce phénomène constitue également un stress majeur chez les espèces intertidales (CONTRERAS-PORCIA *et al.*, 2011). Pour éviter les effets de la dessiccation, un ajustement du potentiel hydrique des organismes permet de maintenir un équilibre nécessaire au bon fonctionnement du métabolisme, et dans le cas des macroalgues, de la photosynthèse. Tout comme le stress lumineux, le stress dessiccatif s'exprime par la formation d'ERO, que les cellules neutralisent au travers de l'activation des mécanismes antioxydants. De nombreuses études ont été menées sur la compréhension du mécanisme de dessiccation sur les macroalgues ainsi que la mise en place des mécanismes antioxydants (BURRITT *et al.*, 2002; COLLEN & DAVISON, 1999; COLLÉN & DAVISON, 1999; CONTRERAS PORCIA *et al.*, 2013; CONTRERAS-PORCIA *et al.*, 2011; FLORES-MOLINA *et al.*, 2014; KUMAR *et al.*, 2011; LÓPEZ-CRISTOFFANINI *et al.*, 2013; ROSS & ALSTYNE, 2007). Enfin, une des caractérisations de la résistance à une perte importante en eau est la capacité des individus à réactiver les fonctions cellulaires après réhydratation (ALPERT, 2000).

Parmi les macroalgues, les algues brunes, ou Ochrophyta, constituent un groupe particulièrement étudié, notamment due à leur large aire de répartition mondiale (COYER *et al.*, 2006; RAFFAELLI & HAWKINS, 1999) et à leurs rôles spécifiques au sein des différentes communautés. En effet, les algues brunes, majoritairement représentées, dans le cas du littoral du Pas-de-Calais, par des espèces appartenant à l'ordre des Fucales et des Laminariales, sont considérées comme des espèces fondatrices en engendrant des modifications importantes de leur environnement et des ressources disponibles pour les autres espèces (BERTNESS *et al.*, 1999; WERNBERG *et al.*, 2010). Ces macroalgues favorisent l'accroissement de la diversité spécifique, particulièrement par la création de nouveaux habitats, la protection vis-à-vis de potentiels prédateurs (RAFFAELLI & HAWKINS, 1999) ou encore l'apport de matière organique (DUGGINS *et al.*, 1989) au travers de leur forte production. En effet, les communautés à algues brunes font partie des systèmes les plus productifs, par unité de surface, sur terre (BIRKETT *et al.*, 1998; MANN, 1973; VADAS SR *et al.*, 2004). Ces différentes caractéristiques font des algues brunes des modèles parfaits dans l'étude des effets environnementaux sur la photosynthèse, avec, par exemple, l'étude des effets des variations lumineuses (DELEBECQ, 2011; GEVAERT *et al.*, 2003; HUPPERTZ *et al.*, 1990) ou

de la température (DAVISON *et al.*, 1991 ; MAJOR & DAVISON, 1998). Les Laminariales se développent principalement dans les eaux tempérées froides à polaires (température inférieure à 20 °C), caractérisées par de forts apports en nutriment (STENECK *et al.*, 2002), tandis que les Fucales sont majoritairement présentes le long des côtes de l’océan Atlantique et Pacifique Nord, de la Manche et de la mer du Nord (LÜNING, 1990). Au sein de l’estran, les Laminariales dominent généralement dans les bas niveaux de la zone infralittorale, jusqu’à des profondeurs 95 m, pour les eaux les plus claires (BARTSCH *et al.*, 2008), tandis que les Fucales sont caractéristiques de la zone médiolittorale. Le littoral du Pas-de-Calais est caractérisé par la présence majoritaire, en termes de surface de recouvrement, de 4 espèces d’Ochrophyta, parmi lesquelles se trouve 3 Fucales et 1 Laminariales. Les Fucales se révèlent présentes au sein de la zone médiolittorale, et plus particulièrement dans le médiolittoral supérieur pour *P. canaliculata*, dans le médiolittoral moyen pour *F. spiralis* et dans le médiolittoral inférieur pour *F. serratus*. Les Laminariales, principalement *S. latissima*, sont quant à elles inféodées à la zone infralittorale. D’un point de vue morphologique, les individus de *P. canaliculata* (figure 5A) sont caractérisés par des thalles mesurant de 10 à 15 cm et présentent un repli en forme de gouttière permettant la rétention d’eau lors de la marée descendante. Cette espèce forme la ceinture la plus haute observable sur l’estran avant les lichens (DORGELO, 1976). Les espèces de Fucus sont quant à elles caractérisées par un thalle plat, qui se différencie par une bordure dentelée chez *F. serratus* (figure 5C) contrairement à *F. spiralis* (figure 5B) qui présente une bordure régulière. Ces deux espèces peuvent atteindre plusieurs centimètres de long dans notre zone d’étude (et jusqu’à un mètre pour d’autres littoraux) pour une biomasse de plusieurs kilogrammes au mètre carré (MEICHSSNER *et al.*, 2021). Elles possèdent une durée de vie comprise entre 2 à 5 ans. Enfin, *S. latissima* (figure 5D) se présente sous la forme d’une longue fronde en lanière, pouvant atteindre 3 m de longueur, mais dépassant rarement les 1 m dans notre zone d’étude. La fronde est également caractérisée par des bords ondulés et présente des gaufrures de part et d’autre.

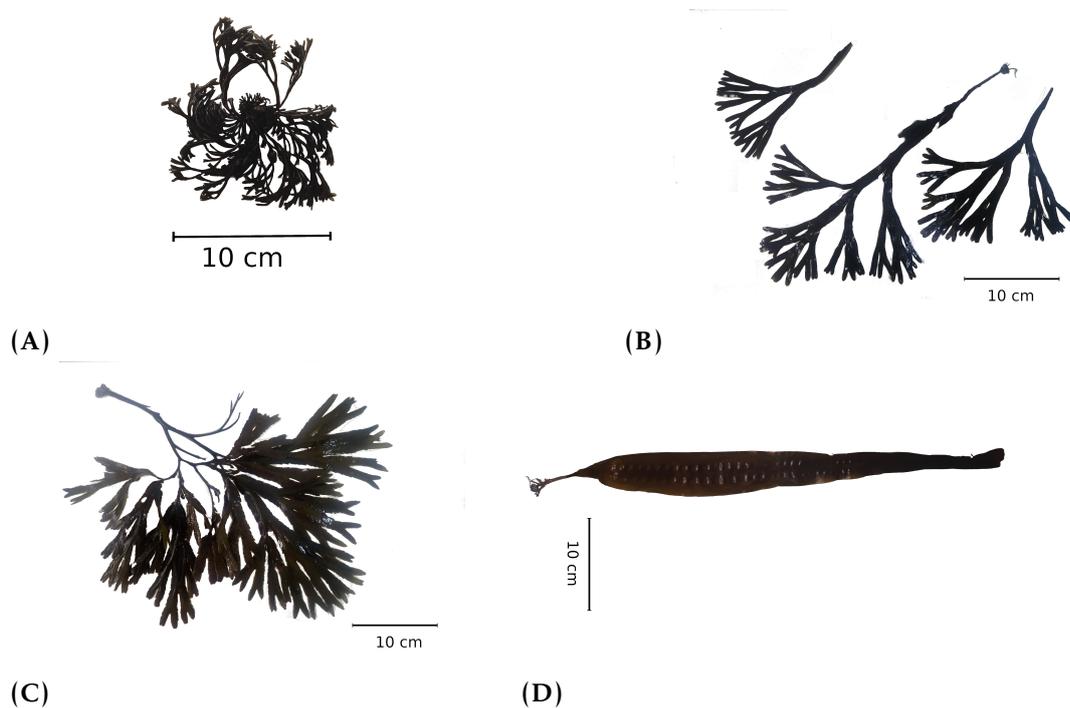


FIGURE 5 – Illustration des quatre espèces étudiées en fonction de leur position bathymétrique. (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*.

Effets du changement global sur les populations de macroalgues

Depuis les dernières décennies, le changement global a entraîné des modifications importantes des conditions environnementales, et plus particulièrement une augmentation globale de la moyenne des températures à l'échelle de la planète, touchant à la fois les milieux aérien et marin. Ainsi, pour le milieu aérien, les températures moyennes globales ont augmenté de 1,2 °C depuis l'Ère pré-industrielle et devraient dépasser les 1,5 °C d'ici à 2030. Les projections les plus pessimistes, réalisées par le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), sur la hausse des températures à long terme (2080-2100), tablent sur une augmentation des températures globales de 3,3 à 5,7 °C (SSP5-8.5), avec des scénarios les plus probables aux alentours de 2,8 à 4,6 °C (SSP3-7.0) (MASSON-DELMOTTE *et al.*, 2021). Le même phénomène a été observé

pour le milieu marin avec une augmentation de 0,2 à 0,3 °C de la température moyenne de l'eau des mers du sud de l'Europe, tandis que la mer de Norvège et la mer du Nord ont subi une augmentation moyenne de 0,3 à 0,7 °C depuis les années 80 (LIMA & WETHEY, 2012) et de futures augmentations sont encore à attendre au cours du XXI^e siècle (MASSON-DELMOTTE *et al.*, 2021). Ces augmentations des températures moyennes entraînent des modifications dans les schémas de répartition géographique des espèces (BERNSTEIN *et al.*, 2008). Ainsi, il a été démontré que les macroalgues sont fortement sensibles à l'augmentation des températures (FERNÁNDEZ, 2011), qui engendrent des changements importants dans les aires de répartitions géographiques des communautés de macroalgues (FILBEE-DEXTER & WERNBERG, 2018; JUETERBOCK *et al.*, 2013; WERNBERG & STRAUB, 2016). Cependant, dans le cas des macroalgues, ces changements sont majoritairement liés aux phénomènes de vagues de chaleurs marines, qui impliquent une augmentation brutale et extrême de la température (NEPPER-DAVIDSEN *et al.*, 2019; SMALE *et al.*, 2019), et dont la fréquence et l'intensité ont augmenté depuis 1980 (MEEHL & TEBALDI, 2004; OLIVER *et al.*, 2018; PERKINS *et al.*, 2012). Concernant les Ochrophyta, il a été démontré d'important retrait des populations, potentiellement imputables aux changements globaux (GEVAERT *et al.*, 2008; RAYBAUD *et al.*, 2013; STENECK *et al.*, 2002; VOGT & SCHRAMM, 1991). Par exemple, JUETERBOCK *et al.* (2013) ont réalisé une modélisation de l'évolution des communautés à *F. serratus* d'ici à 2100 selon différents scénarii du GIEC. Les résultats obtenus ont montré une remontée de l'aire de répartition septentrionale et un déclin des populations localisées au sud de l'Europe (figure 6).

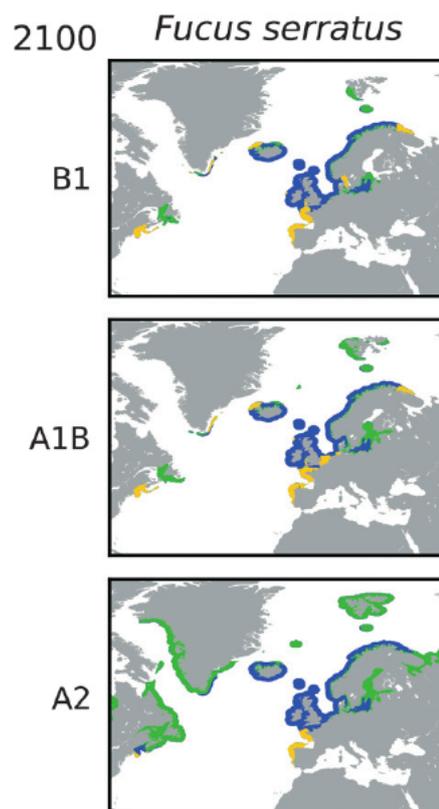


FIGURE 6 – Modélisation de l'évolution des aires de répartition des communautés à *F. serratus* d'ici à la fin du siècle selon différents scénarii d'émission de gaz à effet de serre (B1, A1B et A2, GIEC). Illustration adaptée de JUETERBOCK *et al.* (2013).

Dans le cas des communautés à *S. latissima*, il a été montré un déclin des communautés au profit des espèces d'algues éphémères, dites algues «gazonnantes», comme observées par MOY et CHRISTIE (2012) sur les côtes ouest de la Norvège pour *S. latissima*. Ces modifications pourraient engendrer une diminution dans les bilans de production globaux (CHRISTIE *et al.*, 2019; FILBEE-DEXTER & WERNBERG, 2018). Afin de quantifier l'effet du changement global sur les bilans de production des macroalgues, il est nécessaire d'acquérir une bonne compréhension et quantification des mécanismes photosynthétiques et de mettre en place des bilans de production primaire précis. L'étude de la production primaire et de la respiration sont le sujet de nombreuses expérimentations depuis de nombreuses décennies. Historiquement, et encore de nos jours, l'estimation

de la production primaire chez les macroalgues passent par des mesures de taux de croissance sur des individus marqués (hole-punching) (CREED *et al.*, 1998; GERARD & MANN, 1979; MANN, 1972; PESSARRODONA *et al.*, 2018; SMALE *et al.*, 2020). L'estimation de la production primaire peut également être effectuée par quantification chimique du carbone organique stocké au sein des organismes (HATCHER *et al.*, 1977). Cependant, l'un des inconvénients de ces deux techniques est qu'elles ne prennent pas en compte les pertes de matières organiques (par exemple l'érosion des thalles ou la formation d'exsudats), surestimant les résultats de production obtenus (GAGNÉ & MANN, 1987; PESSARRODONA *et al.*, 2018). Récemment, l'intérêt s'est porté sur le développement de chambres d'incubation permettant d'isoler les individus ou communautés de leur environnement. À la fois adaptées aux mesures à l'immersion et à l'émersion, ces chambres benthiques sont basées sur la mesure des flux gazeux et permettent d'obtenir des informations précises quant aux bilans de production (BORDEYNE, 2016; GEVAERT *et al.*, 2011; MIGNÉ *et al.*, 2019; ROTH *et al.*, 2019; TAIT & SCHIEL, 2010; WHITE *et al.*, 2021). Néanmoins, l'utilisation d'une telle technique ne permet pas la comparaison directe des résultats obtenus à l'immersion et à l'émersion, mesures opérants sur deux gaz différents. En effet, à l'émersion, les mesures sont réalisées sur le dioxyde de carbone tandis qu'à l'immersion, ces mesures sont effectuées sur le dioxygène. Malgré la possibilité de mesurer directement les flux de carbone dans le milieu aqueux, les contraintes expérimentales (prélèvement fréquent impliquant des plongées) ou matérielles (il n'existe à ce jour aucun capteurs de potentiel hydrogène (pH) de terrain assez précis) empêchent toute utilisation de la mesure du CO₂ pour des suivis à haute fréquence sur un cycle complet d'immersion. Afin de répondre à cette limitation, il est possible de mettre en place des relations entre les flux de carbone et d'oxygène, au travers de mesures en conditions contrôlées. Ce facteur de conversion, appelé quotient photosynthétique (QP) permet d'exprimer les données obtenues à l'immersion en quantité de carbone (DEREGIBUS *et al.*, 2016; HANELT *et al.*, 2003; HATCHER *et al.*, 1977). Cependant, peu de données de QP ont été acquises sur les macroalgues, en lien avec la nécessité de mesurer en parallèle les flux de carbone et d'oxygène. Les mesures réalisées jusqu'à présent ont cependant montré une grande variabilité du QP, en fonction de la saison, mais également des espèces étudiées.

Ainsi, HATCHER *et al.* (1977) ont montré que le QP pouvait varier de 0,7 à 1,5 en fonction de la saison chez *Laminaria longicruris*. Afin de réaliser des bilans de production précis sur une zone donnée, il est nécessaire de connaître les stocks de macroalgues présents dans cette même zone, impliquant la réalisation de cartographies précises. À ma connaissance, peu d'études ont porté sur la cartographie des communautés de macroalgues à grande échelle, expliquant le manque d'information sur ces communautés. La méthode de cartographie la plus communément utilisée est basée sur la réalisation de relevés cartographiques *in situ* au cours desquels les communautés sont identifiées visuellement et délimitées par des relevés de géolocalisation et navigation par un système de satellites (GNSS). Cette méthode a été utilisée par AUGIER *et al.* (1960) afin de cartographier les espèces présentes sur l'île de Ré et d'Oléron (Golfe de Gascogne, Nouvelle-Aquitaine). Le même travail a été réalisé par JACOBS (1979) sur la péninsule de Quiberon (Bretagne) et les résultats obtenus ont été comparés à ceux disponibles dans la littérature. Plus récemment, THIBAUT *et al.* (2005) ont répertorié la distribution des macroalgues présentes au sein du parc national de Port-Cros (méditerranée). Sur notre zone d'étude, localisée sur le littoral du Pas-de-Calais, et à notre connaissance, seule une étude s'est attachée à cartographier de manière précise les communautés de macroalgues. Cette étude, utilisant la méthode de la cartographie *in situ*, a été réalisée par GEVAERT *et al.* (2017). Cependant, cette méthode de cartographie est souvent considérée comme étant onéreuse financièrement, longue à réaliser et ne pas être applicable sur de grandes surfaces d'étude, notamment lié au coût en temps et logistique des missions de cartographie (BAJOUK *et al.*, 1996; NELSON *et al.*, 2006; NIJLAND, 2019; OLMEDO-MASAT *et al.*, 2020). L'utilisation de la télédétection constitue une alternative aux mesures directes sur le terrain. Ce terme rassemble l'ensemble des techniques permettant l'observation de la Terre, et de ce qui la compose, sans qu'il n'y ait de contact direct entre l'entité observée et un quelconque capteur (PAUL & FRANKREICH, 1991). Il existe différentes techniques de télédétection (acoustique, laser, sismographie, etc.), toutes permettant d'analyser différents types de signaux. Dans le cas de la cartographie des macroalgues, la télédétection optique, qui repose sur le signal spectral des cibles étudiées, semble être la technique la plus prometteuse. Cette technique de télédétection est basée sur l'étude

de la réflexion et de l'émission du rayonnement électromagnétique provenant du soleil (BARIOU, 1978). La spectroimagerie permet donc d'obtenir des images de la surface de la Terre, en fonction d'un ensemble de longueurs d'onde appartenant à différentes régions du spectre électromagnétique. Ainsi, chaque objet émet un spectre différent en fonction de l'énergie ré-émise pour chaque longueur d'onde du spectre électromagnétique. Ces différences sont directement liées aux propriétés (structurelles, physiques et chimiques) de l'objet, mais également aux conditions d'observation (angle d'incidence et d'émergence). Les capteurs spectraux utilisés en télédétection sont en mesure d'enregistrer la réflexion des objets étudiés. La réflectance spectrale [$\rho(\lambda)$], propre à chaque objet, est formée par le ratio entre l'énergie réfléchie et l'énergie incidente, et cela, en fonction de la longueur d'onde. Pour chaque longueur d'onde, le spectre de réflectance est donc donné par la formule :

$$\rho(\lambda) = \frac{E_E(\lambda)}{E_I(\lambda)} \times 100 \quad (1)$$

avec $\rho(\lambda)$ la réflectance spectrale (ou réflectivité) pour une longueur d'onde définie, $E_E(\lambda)$ l'énergie réfléchie à la longueur d'onde définie et $E_I(\lambda)$ l'énergie incidente à la longueur d'onde définie. Un spectre de réflectance se définit par la mesure de la réflectance pour différentes longueurs d'ondes, ce qui permet de construire une *courbe de réflectance spectrale*. En fonction du comportement spectral de cette courbe, il est possible de discriminer les objets ciblés. Dans le cas de l'utilisation de la télédétection pour la cartographie des macroalgues, seule une partie du spectre électromagnétique est utilisée (JACKSON & HUETE, 1991). En effet, les études relatives à l'analyse de la végétation (c.-à-d. macroalgues) exploitent les longueurs d'onde contenues majoritairement dans le spectre électromagnétique du visible, compris entre 400 nm et 700 nm, régions d'absorption des photopigments composants ces organismes. Au sein de la télédétection optique, deux grands types de télédétection permettent d'analyser les cibles selon leurs résolutions spectrales. Ce paramètre se définit comme étant la capacité d'un capteur à détecter deux longueurs d'ondes successives (ROBIN, 1995). Cette résolution sera, par extension, également définie par le pas spectral qui caractérise la distance entre deux longueurs d'ondes successives. Ainsi, les images

multispectrales sont caractérisées par des bandes spectrales d'une largeur importante et en nombre limité (généralement une dizaine de bandes). Ce type d'image est par exemple utilisé pour la discrimination des zones de végétation ou encore dans le calcul de certains indices (NDVI, NDWI, etc.). *A contrario*, les données hyperspectrales sont définies par un nombre important de bandes spectrales (habituellement plus de 100) et un pas très faible (quelques nm). Les acquisitions hyperspectrales permettent d'obtenir un spectre de réflectance aux bandes spectrales étroites et contiguës. L'augmentation de la résolution spectrale permet donc d'obtenir une signature spectrale beaucoup plus précise de l'entité étudiée et, par ce biais, de réaliser une discrimination plus précise des entités entre elles dans le cas d'un mélange. Cette technique permet également de relier aux variations des caractéristiques spectrales d'une cible, un processus physique ou biologique (p. ex. humidité, stress, etc.). L'utilisation des mesures de réflectance spectrale dans la cartographie des macroalgues a été rendu accessible par la démocratisation et l'accès facilité aux images acquises par les satellites. VIOLLIER *et al.* (1985) ont été parmi les premiers à montrer l'intérêt de l'imagerie spectrale dans la discrimination des phyla de macroalgues. Cette technique a ensuite été largement utilisée pour discriminer les grands phyla de macroalgues (BAJOUK *et al.*, 1996; VIOLLIER *et al.*, 1985), différencier les macroalgues des autres types de végétaux (HOCHBERG & ATKINSON, 2000; KARPOUZLI *et al.*, 2004; KUTSER *et al.*, 2006a), suivre les invasions de macroalgues (MEINESZ, 2007; POPULUS *et al.*, 1994) ou encore cartographier de larges étendues d'algues monospécifiques (ANDERSON *et al.*, 2007; NIJLAND, 2019; SCHROEDER *et al.*, 2020; STEKOLL *et al.*, 2006; UHL *et al.*, 2016; YU *et al.*, 2017).

Cependant, l'ensemble de ces études n'a pas permis une discrimination de la totalité des macroalgues présentes sur une zone. Cette limitation était notamment en partie liée à la résolution spatiale des images disponibles. L'avènement des drones a néanmoins permis de s'affranchir de cette contrainte, et leur faible coût ainsi que la facilité de déploiement a rapidement attiré la communauté scientifique vers cette solution (ANDERSON & GASTON, 2013; MANFREDA *et al.*, 2018). De plus, la miniaturisation des capteurs a permis d'équiper ces drones de capteurs hyperspectraux à haute résolution, qui, en plus de la faible hauteur de vol des drones, a rendu possible l'acquisition d'images à haute résolution

(2 cm par pixel) (KISLIK *et al.*, 2020; ROSSITER *et al.*, 2020). Jusqu'à présent, la discrimination des objets observés au travers de la télédétection spectral, et spécifiquement la discrimination des macroalgues, passait par l'utilisation de spectres de réflectance purs (composé uniquement de l'objet à identifier) acquis en parallèle des survols, ou d'une connaissance *a priori* des espèces en place (CHAO RODRÍGUEZ *et al.*, 2017). À ma connaissance, seules deux études se sont intéressées à la discrimination des individus en partant d'une librairie constituée de spectres de réflectance de différentes espèces d'algues et aucune des deux n'a conclu en la possibilité de discriminer les différents individus en fonction de leur espèce d'appartenance et en tenant compte de la variabilité intraspécifique. En effet, CHAO RODRÍGUEZ *et al.* (2017) ont montré que l'utilisation d'une librairie spectrale permettait de discriminer seulement les phyla tandis que les travaux de OLMEDO-MASAT *et al.* (2020) ont démontré la possibilité d'atteindre le niveau de l'espèce, mais sans tenir compte de la variabilité intraspécifique. Il apparaît donc nécessaire de tester les possibilités de discrimination des espèces de macroalgues, afin de mettre en place des méthodologies permettant d'obtenir des cartographies précises des ceintures de macroalgues.

Objectifs

Pour caractériser les effets potentiels des stress de la zone intertidale sur la production primaire des macroalgues et sur leur répartition, il est nécessaire de mettre en place des suivis saisonniers de la production primaire des communautés de macroalgues majoritaires en place et d'en définir les stocks au travers d'un travail de cartographie précis. Ce travail passe par l'acquisition de données de production *in situ* et l'utilisation de données de cartographie précises et régulières. Pour répondre à ces besoins, le présent travail s'articule autour de deux grands chapitres. Le premier vise à caractériser l'évolution saisonnière des bilans de production primaire chez quatre espèces d'Ochrophyta (*P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima*), en lien avec les stress de la zone intertidale, et plus particulièrement au cours de l'émersion, mais également leur potentiel de réponse aux variations saisonnières de ces conditions environnementales, par l'étude de leur réponse pigmentaire.

Ce premier chapitre est subdivisé en deux sections, la première portant sur l'étude en laboratoire de l'évolution saisonnière des paramètres photosynthétiques des différentes espèces à l'immersion. Au travers de l'étude de ces paramètres et de leur évolution, il est possible de caractériser les potentiels d'acclimatation des macroalgues à un environnement changeant. De plus, cette partie a permis la détermination du QP, élément nécessaire à la réalisation des bilans de production primaire à l'immersion et à l'émersion. La seconde section porte sur l'acquisition de mesures de production primaire *in situ* chez les quatre espèces de macroalgues étudiées au cours d'un cycle de marée complet, à la fois à l'immersion et à l'émersion. Ces mesures ont permis l'établissement des bilans de production au travers des données acquises *in situ*, mais également par l'utilisation de la modélisation. Cette partie a aussi permis de comparer les résultats acquis *in situ* à ceux calculés à partir de la modélisation. Le second chapitre porte sur la mise en place d'une nouvelle méthodologie de cartographie des stocks de macroalgues au travers de l'étude de leur signature hyperspectrale. Cette cartographie passe par le développement d'une nouvelle approche de discrimination des macroalgues basée sur l'utilisation d'une bibliothèque constituée des spectres de réflectance hyperspectrale de différentes espèces. Ce chapitre s'articule autour de deux sections. La première porte sur l'élaboration d'une nouvelle méthodologie basée sur l'utilisation de spectres acquis en conditions contrôlées. Cette partie se présente sous la forme d'un papier publié dans Remote Sensing (DOUAY *et al.*, 2022). La seconde partie porte sur l'application de la méthode sur des spectres acquis sur le terrain afin de tester la robustesse de la méthodologie. Cette étape, intermédiaire entre le développement et l'utilisation sur des images acquises lors de survols cartographiques, est nécessaire à la validation de la méthodologie (DEKKER *et al.*, 1992). La mise en place de ces outils de cartographie doit permettre l'obtention de cartographie précise des stocks de macroalgues, ainsi que les suivis des populations face au changement global, responsable de l'accroissement de la pression liée aux stress de la zone intertidale, dans le but de mettre en place des bilans de production les plus précis. L'ensemble des résultats obtenus, ainsi que les perspectives dégagées à l'issue de cette thèse, sont abordés dans la discussion générale.

Détermination en conditions contrôlées des potentialités photosynthétiques à l'immersion et relation O_2/C .

1.1 Introduction

Le rôle des milieux aquatiques marins dans le stockage du carbone (C) a été démontré depuis longtemps, avec notamment les travaux de FIELD (1998). Les producteurs primaires sont constitués majoritairement des organismes photosynthétiques qui utilisent l'énergie lumineuse pour produire des composés organiques nécessaires à leur survie et à leur croissance. Au cours de cette conversion, le C est réduit au cours du cycle de Calvin et s'accompagne de la libération de dioxygène. La photosynthèse contribue donc au piégeage du C présent sur Terre. Parmi les organismes photosynthétiques caractérisant les milieux marins, les macroalgues, majoritairement présentes le long des littoraux, seraient à elles seules responsables du stockage d'environ 20 % du carbone total stocké au sein des océans (DUARTE *et al.*, 2013a). Plus particulièrement, les algues brunes (Ochrophyta) feraient partie des systèmes biologiques les plus productifs par unité de surface (VADAS SR *et al.*, 2004) et les communautés à « forêts de

kelps » (c.-à-d. algues brunes appartenant au Laminariales) seraient considérées comme étant l'équivalent des forêts tropicales humides en termes de production. Les algues brunes pourraient ainsi constituer un puits de C non négligeable à l'échelle mondiale (SMITH, 1981). Cependant, peu de données de production à grande échelle sont disponibles sur ces organismes. La quantification précise de leur capacité à stocker le C apparaît comme cruciale au vu des problématiques actuelles causées par le changement global. Cette estimation s'effectue au travers de la réalisation de bilans de production qui permettent de quantifier la quantité de carbone stocké par unité de masse ou de surface, sur une période de temps donnée.

Du fait de leur large aire de répartition au niveau mondial, de leur facilité d'accès, mais aussi du rôle qu'elles jouent dans les bilans biogéochimiques, les algues brunes qui caractérisent les grandes ceintures de la zone intertidale, constituent des modèles d'étude à fort intérêt pour les recherches conduites en laboratoire et *in situ* sur les effets de différents facteurs sur les mécanismes photosynthétiques. Notamment, les études ont porté sur l'effet de l'éclairement (GUO *et al.*, 2015; HENLEY *et al.*, 1992; HUPPERTZ *et al.*, 1990; SAND-JENSEN, 1988), l'effet de la température (DAVISON *et al.*, 1991; FALK *et al.*, 1990; FRANKLIN, 1994; MAJOR & DAVISON, 1998), de la dessiccation (WILLIAMS & DETHIER, 2005) ou bien encore de la disponibilité en nutriment sur les mécanismes photosynthétiques (FIGUEROA *et al.*, 2009). Cependant, les bilans de production acquis ne tiennent pas toujours compte de la saisonnalité, mais également du niveau bathymétrique qui jouent un rôle non négligeable sur les bilans de production. En effet, les études menées sur l'évolution annuelle des bilans de production primaire, aussi bien à l'émersion (BORDEYNE *et al.*, 2020; GOLLÉTY *et al.*, 2008; MIGNÉ *et al.*, 2015) qu'à l'immersion (GEVAERT *et al.*, 2002; TAIT & SCHIEL, 2010), ont conclu à d'importantes variations saisonnières dans les bilans de production. De plus, il a été démontré, depuis plusieurs décennies, une régression des communautés à algues brunes en lien notamment avec le phénomène de changement global (GEVAERT *et al.*, 2008; RAYBAUD *et al.*, 2013; STENECK *et al.*, 2002; VOGT & SCHRAMM, 1991). Or ces régressions pourraient avoir un impact non négligeable sur les bilans de production globaux (CHRISTIE *et al.*, 2019; FILBEE-DEXTER & WERNBERG, 2018).

Afin d'acquérir les bilans de production les plus précis possibles, il est nécessaire d'effectuer des mesures *in situ* à la fois au cours des périodes d'immersion et d'émersion. En effet, en fonction de la position bathymétrique des espèces étudiées, les temps d'émersion et d'immersion expérimentés par ces dernières diffèrent. Ainsi les espèces de hauts niveaux (c.-à-d. médiolittoral supérieur) sont soumises à des temps d'émersion long et régulier tandis que les espèces localisées dans les plus bas niveaux (c.-à-d. zone médiolittorale inférieure/infralittoral) sont plus longtemps immergées. Or il a été montré que le niveau bathymétrique de localisation des espèces jouait un rôle non négligeable sur les bilans de production. Par exemple, BORDEYNE (2016) a montré que la production primaire nette annuelle des communautés à *F. serratus*, localisées dans le médiolittoral inférieur, était pour 68,4 % réalisée lors des périodes d'émersion, tandis qu'elle ne l'était qu'à 55,8 % pour la communauté à *Fucus vesiculosus*, située plus haut sur l'estran (médiolittoral moyen). Cependant, tandis qu'au cours de l'émersion, les bilans sont établis à partir de la mesure des flux de carbone, les bilans à l'immersion sont généralement effectués à partir de mesure des flux d'O₂. En effet, même si la mesure des flux de C est possible à l'immersion, notamment au travers de différentes techniques telles que la mesure de l'évolution du pH et de l'alcalinité (AXELSSON, 1988; ROSENBERG *et al.*, 1995), la mesure du carbone radio-isotopique (¹⁴C) (WILLIAMS *et al.*, 1979) ou encore de l'isotope stable du C (¹³C) (MILLER III & DUNTON, 2021) la mesure en continu et à haute fréquence du carbone n'est techniquement pas possible à l'immersion. Afin d'obtenir des bilans de production à l'émersion et à l'immersion, il est donc nécessaire de mettre en place des facteurs de conversion entre flux de C et flux de O₂. Ce facteur de conversion, appelé QP, est généralement considéré comme étant égal à 1 au sein de la littérature. Cependant, il n'existe que peu d'études portant sur la mesure en parallèle entre assimilation de C et l'évolution de la concentration en dioxygène (MERCADO *et al.*, 2003; ROSENBERG *et al.*, 1995) et toutes concluent à une variation importante de ce paramètre par rapport à la valeur communément admise. Notamment, il a été démontré que cette valeur pouvait être différente d'une espèce à une autre et qu'au sein d'une même espèce, une variation était possible en lien avec la photorespiration et de l'assimilation en nutriments (ROSENBERG *et al.*, 1995).

Il apparaît donc nécessaire de mettre en place des QP pour chaque espèce étudiée et pour chaque saison considérée, au travers de mesures en laboratoire. Ces mesures en laboratoire permettent également d'établir des courbes production-éclairage (P-E) à l'immersion, nécessaire à la comparaison des capacités photosynthétiques entre les différentes espèces. De plus, pour la présente zone d'étude, les conditions environnementales ne permettent pas la réalisation *in situ* des courbes P-E à l'immersion, contrairement à l'émersion. En effet, au cours de l'immersion, les horaires d'immersion, ainsi que les variations rapides de l'intensité lumineuse, et plus particulièrement sur les ceintures les plus hautes (*P. canaliculata*) et les plus basses (*S. latissima*), ne permettent pas l'acquisition de mesure de photosynthèse dans les faibles intensités lumineuses, indispensables à la réalisation des courbes P-E.

L'une des principales difficultés pour les macroalgues, et plus largement pour les organismes autotrophes, est le maintien optimal de la capture et de l'utilisation de l'énergie, tout en évitant une capture d'énergie excessive de l'énergie lumineuse, dommageable pour le centre réactionnel (CR). Les différentes espèces de macroalgues ont donc développé des mécanismes de protection vis-à-vis de ces pressions environnementales, en fonction de leur position bathymétrique au sein de la zone intertidale. Ainsi, les macroalgues localisées dans les zones les plus basses de l'estran favorisent des processus d'optimisation de la capture de l'énergie lumineuse, disponible en faible quantité dans ces milieux, tandis que les espèces des plus hauts niveaux sont sujettes à des éclaircissements excessifs fréquents (HARKER *et al.*, 1999; RODRIGUES *et al.*, 2000). Les capacités photosynthétiques des différentes espèces composant la zone intertidale varient donc en fonction de leur position bathymétrique et en fonction des conditions environnementales et de leur évolution saisonnière.

L'ensemble des paramètres évoqués précédemment agit majoritairement sur le fonctionnement de l'appareil photosynthétique, lieu de capture de l'énergie et de fixation du carbone. Cette optimisation des capacités photosynthétiques nécessite l'ajustement de l'appareil photosynthétique, au travers de modifications de son organisation et de son fonctionnement (HANELT *et al.*, 2003; LARKUM *et al.*, 2003). Ces modifications passent notamment par des variations de la composition en pigment antennaire ou en chlorophylle *a*, par ajustement de la taille de

l'antenne collectrice ou encore sur la stœchiométrie des centres réactionnels I et II et des composants de la chaîne d'électron (ENRÍQUEZ *et al.*, 1994; LARKUM *et al.*, 2003). La capacité des organismes à optimiser leurs paramètres photosynthétiques est le facteur principal de survie au sein d'environnements changeants (ENSMINGER *et al.*, 2001). Notamment, les milieux côtiers sont caractérisés par un changement rapide et fréquent de la lumière, paramètre le plus variable au sein de cet environnement (KIRK, 2011). Ainsi, il est possible d'observer des variations d'éclairements importantes au cours d'une même journée, en lien avec l'évolution de l'azimut solaire, des conditions météorologiques, de la quantité de matière organique dissoute dans l'eau et des variations de la hauteur d'eau en lien avec le cycle des marées (DRING & LÜNING, 1994; KIRK, 2011). Afin de caractériser ces différences de réponses en fonction des conditions d'éclairements, des courbes P-E peuvent être établies, au travers de l'utilisation de modèles d'ajustement. Il existe plusieurs modèles d'ajustement de ces courbes dont les deux plus connus sont le modèle de WEBB *et al.* (1974) et le modèle de EILERS et PEETERS (1988). La différence majeure entre ces deux modèles tient dans le fait que le modèle d'EILERS et PEETERS, contrairement à celui de WEBB *et al.*, tient compte des phénomènes de photoinhibition pouvant survenir pour des forts éclairements. Ces courbes caractérisent l'activité photosynthétique d'une partie d'un organisme, d'un individu ou d'une communauté, en fonction de la lumière incidente. Plus particulièrement, ces courbes permettent de calculer des paramètres photosynthétiques, qui sont utilisés pour mettre en évidence les variations des capacités photosynthétiques entre différentes espèces, ou encore de caractériser l'évolution saisonnière de ces capacités photosynthétiques. Parmi les paramètres calculables, trois sont majoritairement utilisés, à savoir l'efficacité photosynthétique, représentée par la valeur de la pente pour des éclairements limitants (pente à l'origine) notée α , la valeur de la photosynthèse maximale à saturation notée P_{max} et enfin, le paramètre de saturation lumineuse notée E_k , c'est-à-dire l'éclairement de début de saturation, couramment utilisé pour indiquer le début de la photosynthèse sous saturation lumineuse (COUTINHO & ZINGMARK, 1987).

La présente étude a pour but de répondre à deux objectifs. Le premier objectif est de comparer les potentialités photosynthétiques de quatre espèces par le biais

de leur comportement à l'immersion lors de mesures en conditions contrôlées. Le second objectif repose sur la mise en place, pour les différentes espèces étudiées et pour chaque saison, des relations à l'immersion entre C et O₂ au travers de la mesure en simultanée de ces deux paramètres. Les mesures ayant été répétées au cours des différentes saisons, la comparaison des potentialités photosynthétiques est également réalisée en lien avec l'évolution saisonnière *via* des mesures réalisées au cours de chaque saison.

1.2 Matériels et méthodes

1.2.1 Matériel biologique

Les mesures ont été réalisées sur quatre espèces d'algues brunes (Ochrophyta) caractéristiques de l'estran rocheux de la Manche orientale ; *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima*. Le choix des algues brunes comme modèle d'étude a été dicté par deux facteurs, à savoir, leur forte production, mais également les phénomènes de régressions visibles, le long des littoraux tempérés, depuis plusieurs années. En effet, ces régressions laissent à penser une diminution des bilans de production globaux des littoraux, phénomène qu'il reste à quantifier. Le choix des espèces s'est porté sur les deux espèces majoritairement présentes le long du littoral de la Côte d'Opale, *F. spiralis* et *F. serratus*. Ces deux espèces sont localisées au niveau de la zone médiolittorale, et plus particulièrement dans le médiolittoral moyen pour *F. spiralis* et dans le médiolittoral inférieur pour *F. serratus*. Afin de compléter ces mesures par des comparaisons avec des espèces localisées dans des étages bathymétriques contrastés, deux autres espèces ont aussi été étudiées, *P. canaliculata* caractéristique du médiolittoral supérieur et *S. latissima* inféodée à la zone infralittorale. Les individus ont été collectés sur les estrans rocheux autour de Wimereux (50°45'N, 1°35'E) au moment de l'émersion de chaque communauté afin de minimiser tout stress physiologique. Immédiatement après le prélèvement, les individus ont été immergés dans de l'eau de mer jusqu'au retour au laboratoire, pour éviter leur dessiccation. De retour du terrain, les échantillons ont été maintenus dans des conditions proches de celles expérimentées *in situ* en respectant les phases d'immersion et d'émersion. Les

prélèvements ont été réalisés la veille de chaque expérimentation afin d'éviter une potentielle acclimatation à des conditions différentes des conditions environnementales (luminosité, température, etc.). Le suivi saisonnier des capacités photosynthétiques et du rapport entre oxygène et carbone a été réalisé pour chacune des saisons sur *F. spiralis* et *F. serratus*, et pour les deux saisons les plus extrêmes (l'été et l'hiver) sur *P. canaliculata* et *S. latissima*. Ainsi, les mesures ont été réalisées en juillet 2020, novembre 2020, février 2021 et mai 2021 pour les deux espèces de *Fucus* et en juillet 2020 et février 2021 pour *P. canaliculata* et *S. latissima*.

1.2.2 Montage expérimental en laboratoire

Au cours de l'expérimentation, des thalles complets ont été placés dans des chambres de mesure, d'un volume de 3 L, constituées d'un cylindre en Plexiglas®, laissant passer 92% de l'intensité lumineuse appartenant au spectre visible (GEVAERT *et al.*, 2011) (figure 1.1).

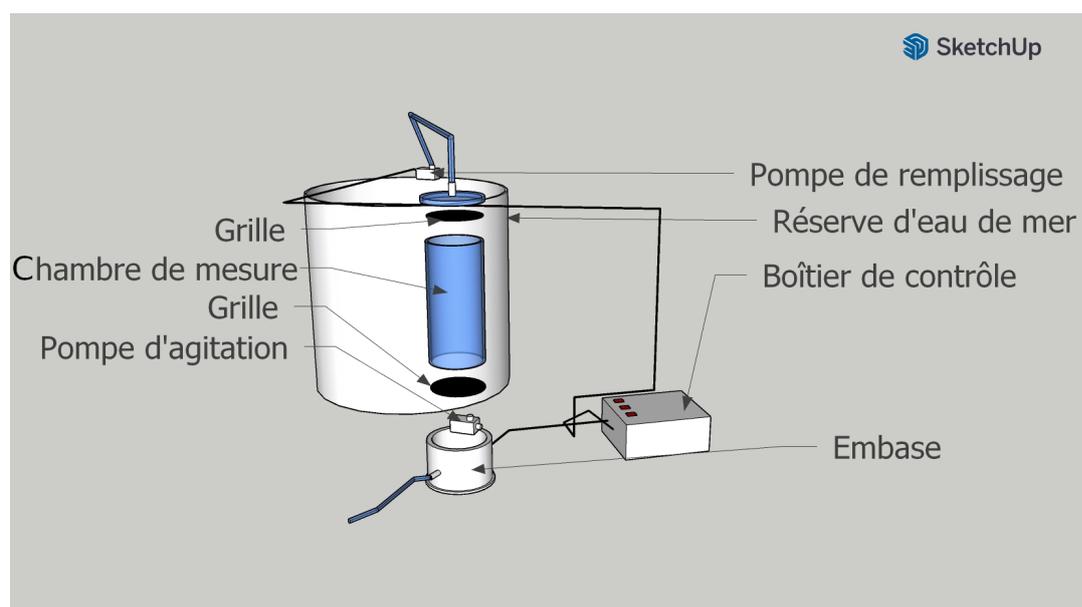


FIGURE 1.1 – Représentation schématique de la chambre de mesure utilisée lors des mesures de production primaire réalisées en conditions contrôlées.

Des mesures préliminaires ont permis de déterminer la quantité optimale

de matériel à utiliser au cours de l'expérience afin d'obtenir un signal exploitable, tout en évitant le phénomène d'auto-ombrage, induit par l'utilisation d'individus trop grands. Les résultats acquis ont montré que pour *P. canaliculata*, *F. serratus* et *F. spiralis*, cette quantité était de 30 g MS, ce qui représente un individu de *F. serratus* ou de *F. spiralis* et environ 3 individus de *P. canaliculata*. Dans le cas de *S. latissima*, les résultats ont démontré que la quantité optimale de matériel à utiliser était d'approximativement 10 g MS. Deux grilles permettent de piéger le thalle dans la zone de mesure transparente, pour éviter tout biais de mesure lié à une exposition à l'ombre et toute perte de matériel lors du renouvellement du milieu. Au cours de l'expérience, les individus ont été exposés à une série de 11 éclairagements d'intensité croissante (c.-à-d. entre 0–2 500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durant des incubations de 15 min. La valeur maximale d'éclairement a été choisie afin de dépasser la valeur maximale relevée *in situ* à l'immersion (1 800 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Les mesures au noir (0 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ont permis de mesurer la respiration des individus. Un projecteur de type lumière du jour (400–700 nm) à halogène (Joker-Bug 800 ; K5600 Lighting, Bouafle, France) a été utilisé comme source lumineuse, et l'intensité d'exposition a été mesurée à l'aide d'un capteur de lumière plan (Li-192SA ; LiCor, Lincoln, Nebraska, USA) raccordé à une centrale d'acquisition (Li 1400 ; LiCor, Lincoln, Nebraska, USA). Entre chaque incubation, le milieu a été renouvelé, afin d'éviter toute limitation en nutriments ou saturation en oxygène. Le renouvellement a été réalisé à l'aide d'une pompe immergée dans une réserve d'eau de mer, placée dans les mêmes conditions de température pour éviter toutes variations brutales de la température. L'ensemble du système a été immergé dans un bain thermostaté pour éviter toute variation de la température du milieu de mesure. Pour chaque espèce, les mesures ont été réalisées en triplicate au cours de trois séries d'incubations. L'évolution de la concentration en oxygène au sein de la chambre d'incubation a été suivie en continu, *via* l'utilisation d'un OxyMini (OxyMini ; WPI, Sarasota, FL, USA). Les flux d'oxygène ont ensuite été calculés en analysant les régressions linéaires entre la quantité d'O₂ et le temps. Les valeurs de respiration ont ensuite été soustraites aux valeurs de flux nets acquises lors des expériences, afin d'obtenir les valeurs de flux bruts. Les résultats obtenus ont ensuite été exprimés en fonction de la masse sèche (MS) de

chaque individu (en g) obtenue en passant les individus à l'étuve à 60 °C durant 48 h. Pour chaque individu, les courbes production-éclairement (P-E), basées sur l'utilisation des données de flux bruts, ont été ajustées à l'aide du logiciel SYSTAT (Systat Software ; San Jose, CA). Pour rendre compte du phénomène de photoinhibition, le modèle d'EILERS et PEETERS (1988) a été utilisé afin d'ajuster les courbes P-E (équation 1.1).

$$P = \frac{I}{a \times I^2 + b \times I + c} \quad (1.1)$$

avec I l'intensité lumineuse et P la valeur de production brute, exprimé en flux d'oxygène. À partir des coefficients déterminés (a , b et c), ce modèle permet de calculer les paramètres des courbes P-E, à savoir : α , l'efficacité photosynthétique (équation 1.2), P_m , la production maximale (équation 1.3) et I_k , l'intensité lumineuse de début de saturation (équation 1.4) :

$$\alpha = \frac{1}{c} \quad (1.2)$$

$$P_m = \frac{1}{b + 2 \times \sqrt{a \times c}} \quad (1.3)$$

$$I_k = \frac{c}{b + 2 \times \sqrt{a \times c}} \quad (1.4)$$

Afin d'établir les relations entre O_2 et C, les flux de carbone inorganique dissout (CID) ont été mesurés au cours de l'expérimentation, en parallèle des mesures d' O_2 précédemment décrites. Le CID représente la concentration totale en C présent dans le milieu aqueux, et ce quelle que soit sa forme chimique (CO_2 , CO_3^{2-} , HCO_3^- , etc.). Le CID se définit donc comme étant la somme des formes de C présentes (équation 1.5) :

$$CID = [CO_2]_{dissous} + [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}] \quad (1.5)$$

La concentration des différentes formes de C dissout est fonction du potentiel hydrogène (pH) de l'eau de mer (figure 1.2).

La détermination de la concentration en CID a été réalisée par détermination

de l'alcalinité totale (AT) et du pH. Pour cela, un échantillon d'eau a été prélevé au début et à la fin de chaque incubation et le pH a été mesuré à l'aide d'une sonde à pH (Sentix[®]41 ; WTW) connectée à un boîtier d'affichage (Multi 350i ; WTW, Xylem).

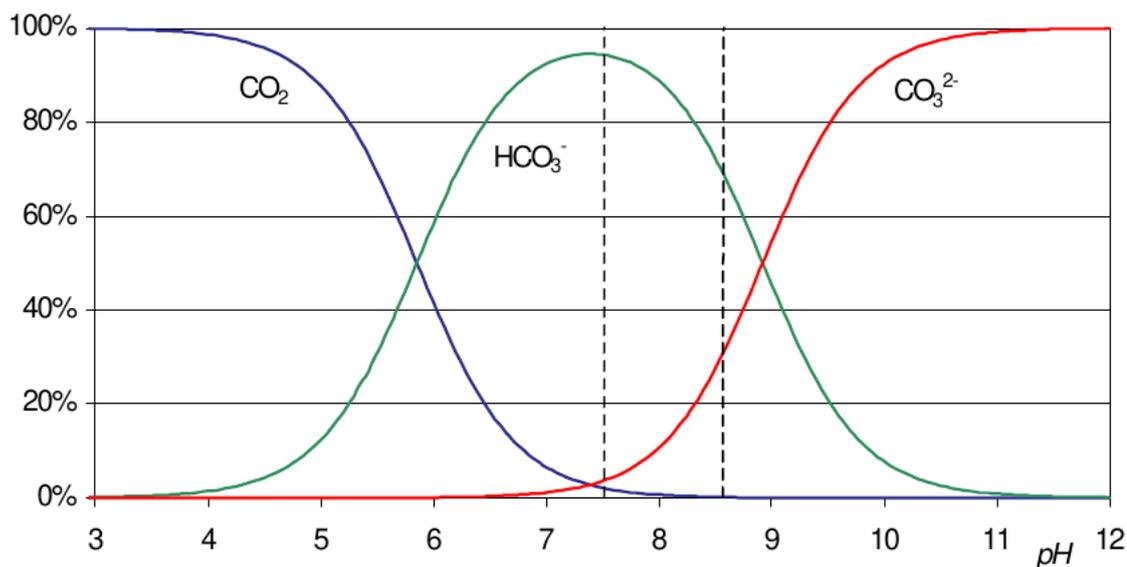


FIGURE 1.2 – Différentes formes de carbonates présentes dans l'eau de mer en fonction du pH. La concentration est donnée en pourcentage de CID. Les pointillés représentent la zone d'acidité de l'eau de mer (entre 7,5 et 8,6). Illustration adaptée de COPIN-MONTÉGUT (1996).

L'AT de l'échantillon a ensuite été déterminée au moyen d'un titrateur automatique (Tirando 888t ; Metrohm) équipé d'une électrode PT1000 (précision de $0,10 \pm 0,02$ mV). La photosynthèse ne modifiant pas l'alcalinité de l'eau de mer (COPIN-MONTÉGUT, 1996), les résultats obtenus au cours d'une même expérimentation (c.-à-d. l'ensemble des mesures réalisées sur une espèce) ont été moyennés afin de réduire les biais liés aux erreurs de mesure. Au cours de la titration, l'équilibre des carbonates est tiré vers le $CO_{2dissous}$ en acidifiant l'échantillon à une valeur de pH comprise entre 3,5 et 4, par ajout d'une solution d'HCl à 0,1 M et de NaCl à 0,6 M. La titration est ensuite poursuivie jusqu'à atteindre une valeur de pH de 3. En parallèle, l'évolution de la potentiométrie est suivie afin de déterminer l'AT. Les données potentiométriques obtenues ont été analysées à l'aide du package R *seacarb* pour obtenir les valeurs d'AT qui ont permis, avec

les valeurs de pH, de calculer les concentrations en CID. Les flux de CID ont été obtenus en déterminant la pente de la régression linéaire entre les valeurs de concentrations initiales et finales pour chaque incubation. Les résultats obtenus ont été exprimés en fonction de la masse sèche de chaque individu (en g). La relation entre la concentration d'O₂ et de C a ensuite été déterminée en calculant la pente de la régression linéaire entre les valeurs de flux nets de ces deux paramètres.

1.2.3 Analyse pigmentaire

Afin de caractériser les adaptations physiologiques des macroalgues aux variations saisonnières, l'évolution saisonnière du contenu pigmentaire des quatre espèces étudiées a été analysée. Des disques de thalles ont été prélevés en parallèle des mesures de production en laboratoire (c.-à-d. juillet 2020, novembre 2020, février 2021, mai 2021). Les échantillons prélevés ont été congelés et conservés à -80° jusqu'à l'extraction pigmentaire. Pour estimer la variabilité intra-espèces, trois individus ont été échantillonnés pour chaque espèce. L'extraction des pigments a été réalisée, sous faible lumière, en broyant les échantillons dans un mortier, préalablement refroidi, avec du méthanol et quelques gouttes de dichlorométhane. L'extrait obtenu a ensuite été centrifugé à 13 000 g pendant 5 min et le surnageant a été récupéré et filtré sur un filtre de polytétrafluoroéthylène (PTFE) (0,45 μ mol, 13 mm, Millipore). Le surnageant a ensuite été mis à évaporer sous un flux d'azote, puis a été resolubilisé dans une solution de dichlorométhane et d'eau (50 :50, v/v). La phase supérieure, contenant les sels et l'eau, a été éliminée, tandis que la phase inférieure est évaporée sous flux d'azote. Au moment de l'analyse pigmentaire, l'extrait a été solubilisé avec 40 μ L de méthanol et les pigments ont été séparés par chromatographie en phase liquide à haute performance (CLHP) en phase inverse (Nexera XR, Shimadzu) équipée d'une colonne de chromatographie en phase inverse (C18 Allure, Restek) selon un gradient adapté de ARSALANE *et al.* (1994). Au cours de l'analyse par CLHP, un volume d'échantillon de 20 μ L est automatiquement prélevé par un injecteur automatique. L'échantillon est ensuite mélangé au gradient de solvants et le mélange obtenu est injecté à haute pression au travers de la colonne de

chromatographie, ce qui permet la séparation des molécules pigmentaires en fonction de leur polarité et leur poids moléculaire. Les concentrations pigmentaires obtenues ont été rapportées aux nombres de moles totales de chlorophylle *a* pour les pigments antennaires (fucoxanthine et chlorophylle *c*) et les pigments intervenant dans le cycle des xanthophylles (violaxanthine, anthéroxanthine et zéaxanthine), tandis que les concentrations en pigment total et en chlorophylle *a* ont été rapportées à la masse de matière fraîche (MF) et données en nmol mg MF^{-1} .

1.2.4 Analyses statistiques

Le test de Kruskal-Wallis a été utilisé afin de déterminer la significativité des variations des paramètres photosynthétiques entre les différentes espèces et entre les différentes saisons. Le même test a été utilisé pour comparer les variations du contenu pigmentaire des différentes espèces entre elles et en fonction des saisons au sein d'une même espèce. Le test donne une statistique H_{kw} qui a été comparée aux valeurs critiques de la table de distribution du χ^2 . Dans les cas où les différences obtenues s'avéraient significatives, un test post hoc de Dunn a été effectué pour établir les différences significatives par paires. La comparaison des valeurs de pentes a été réalisée à l'aide d'un test de comparaison de pentes basé sur le calcul d'une statistique t'_a , dont le résultat est comparé à la table de distribution de Student à $(n - 2)$ DDL. L'ensemble de ces tests a été réalisé sous R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010).

1.3 Résultats

1.3.1 Évolution des capacités photosynthétiques à l'immersion en conditions contrôlées

Les mesures des flux de O_2 en fonction de l'éclairement ont permis d'établir les courbes P-E pour les différentes espèces, et ce, au cours des différentes saisons.

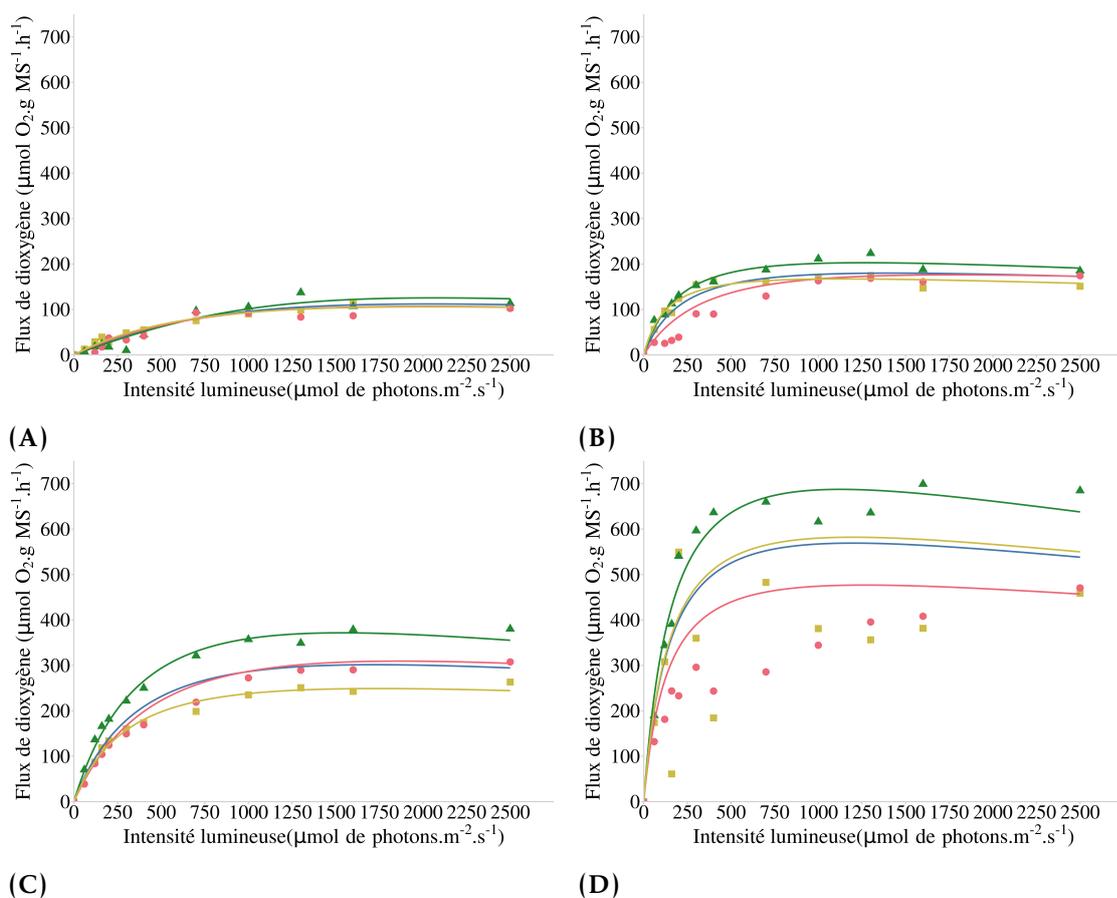


FIGURE 1.3 – Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de février à l’immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l’aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) du 2^e réplicat et (●) du 3^e réplicat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplicat, (–) du 2^e réplicat, (–) du 3^e réplicat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d’O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$.

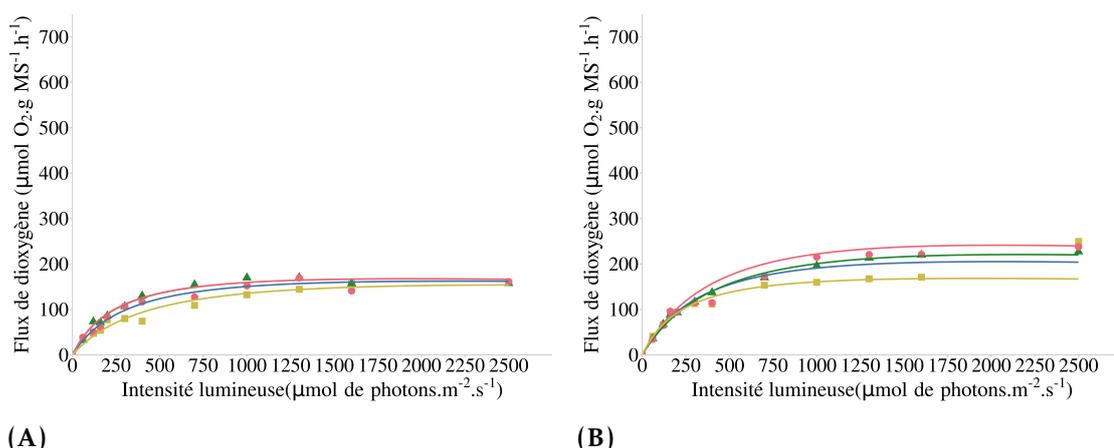


FIGURE 1.4 – Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de mai à l'immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l'aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) du 2^e réplicat et (●) du 3^e réplicat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplicat, (–) du 2^e réplicat, (–) du 3^e réplicat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d' O_2 en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Tous les résultats obtenus ont montré des tendances similaires, avec une augmentation rapide des flux d' O_2 dans les faibles éclaircements, avant d'atteindre un plateau. En novembre (figure 1.6) et en février (figure 1.3), de la photoinhibition a été observée chez toutes les espèces testées pour les forts éclaircements ($>1\,300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Pour les individus de *S. latissima*, ce phénomène a été observé sur les deux périodes testées, c'est-à-dire février (figure 1.3) et juillet (figure 1.5). À partir du modèle de EILERS et PEETERS (1988), les paramètres photosynthétiques (α , E_k et P_m) ont été calculés et sont résumés dans la figure 1.7. Sur l'ensemble des résultats, aucune différence significative n'a été montrée entre les valeurs de α des deux *Fucus*, et ce quel que soit le mois considéré (figure 1.7A). Au cours du mois de février, une différence significative ($H_{kw} = 9,36$; $p = 0,025$) de l'efficacité photosynthétique a été mise en évidence entre les différentes espèces.

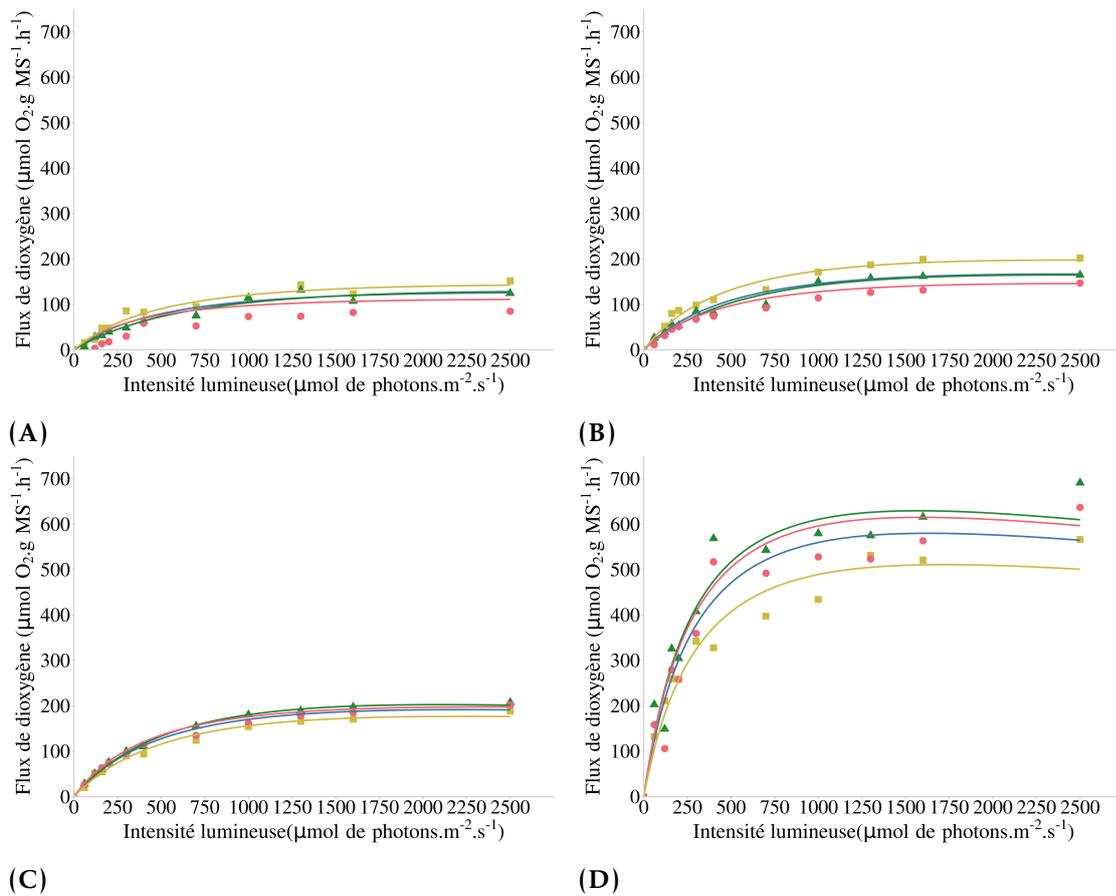


FIGURE 1.5 – Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de juillet à l’immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l’aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) du 2^e réplicat et (●) du 3^e réplicat. (—) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplicat, (—) du 2^e réplicat, (—) du 3^e réplicat et (—) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d’O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$.

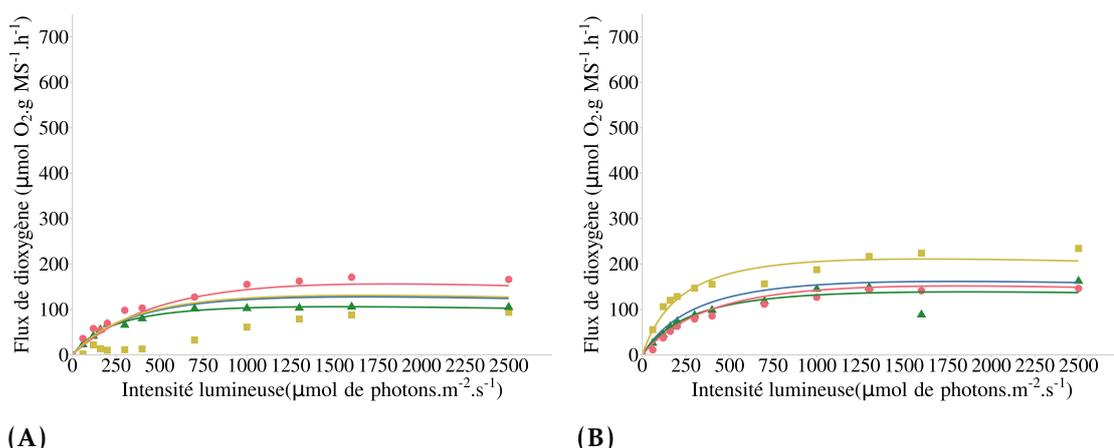


FIGURE 1.6 – Courbes photosynthèse-éclairage acquises au mois de novembre à l’immersion et en conditions contrôlées, et ajustées à l’aide du modèle de EILERS et PEETERS (1988). **(A)** *F. spiralis* et **(B)** *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) du 2^e réplicat et (●) du 3^e réplicat. (–) Courbe P-E ajustée sur les données du 1^{er} réplicat, (–) du 2^e réplicat, (–) du 3^e réplicat et (–) Courbe P-E établie sur la moyenne des mesures. Les données de luminosités sont données en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et les données d’O₂ en $\mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Les résultats obtenus ont montré une valeur de α 4 fois plus élevée chez *S. latissima* ($4,69 \pm 0,56$) que chez les Fucus ($1,13 \pm 0,45$ pour *F. spiralis* et $1,04 \pm 0,21$ pour *F. serratus*) et 25 fois plus élevée que celle mesurée chez *P. canaliculata* ($0,18 \pm 0,03$). Une tendance similaire a été observée au cours du mois de juillet, avec une efficacité photosynthétique mesurée significativement supérieure ($H_{kw} = 9,67$; $p = 0,022$) chez *S. latissima* ($2,45 \pm 0,37$) que chez les espèces de Fucales ($0,31 \pm 0,06$ pour *P. canaliculata*, $0,41 \pm 0,08$ pour *F. spiralis* et $0,46 \pm 0,06$ pour *F. serratus*). La même tendance entre les espèces a été observée pour la production maximale (P_m , figure 1.7C). Ainsi, pour les mois de février et juillet, des différences significatives ($H_{kw} = 10,04$; $p = 0,016$ et $H_{kw} = 9,67$; $p = 0,022$ respectivement) ont été observées entre les espèces, avec une production maximale 2 fois plus importante chez *S. latissima* ($582 \pm 105 \mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$ en février et $585 \pm 65 \mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$ en juillet) que chez les espèces de Fucales. De plus, les résultats obtenus en février montrent également des différences entre les espèces de Fucales avec une production maximale plus importante chez *F. serratus* ($310 \pm 61 \mu\text{mol O}_2 \text{g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$) que chez *F. spiralis* (182 ± 19

$\mu\text{mol O}_2 \text{ g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$), elle-même plus élevée que celle mesurée chez *P. canaliculata* ($113 \pm 11 \mu\text{mol O}_2 \text{ g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$). Enfin, au cours du mois de mai, la valeur de production maximale mesurée chez *F. serratus* ($210 \pm 38 \mu\text{mol O}_2 \text{ g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$) a été significativement plus élevée ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$) que celle mesurée chez *F. spiralis* ($163 \pm 8 \mu\text{mol O}_2 \text{ g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$). Pour l'éclairement optimal (E_k , figure 1.7B), une différence significative ($H_{kw} = 8,9$; $p = 0,031$) entre les espèces a été mise en évidence au cours du mois de février, avec une valeur plus élevée chez *P. canaliculata* ($661 \pm 202 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que chez les autres espèces ($184 \pm 86 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pour *F. spiralis*, $303 \pm 55 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pour *F. serratus* et $123 \pm 8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pour *S. latissima*).

Les résultats obtenus ont également montré l'existence de variations saisonnières significatives du α chez *P. canaliculata* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$) et *S. latissima* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$), variant de $4,69 \pm 0,56$ en février à $2,45 \pm 0,37$ en juillet pour *S. latissima* et de $0,17 \pm 0,03$ en février à $0,30 \pm 0,06$ en juillet pour *P. canaliculata*. Chez les Fucus, aucune différence significative n'a été observée, mais une tendance saisonnière peut-être constatée, avec des valeurs de α divisées par deux entre le mois de février et le mois de juillet, de $1,13 \pm 0,45$ pour *F. spiralis* et $1,04 \pm 0,21$ pour *F. serratus* en février, à $0,41 \pm 0,08$ pour *F. spiralis* et $0,46 \pm 0,07$ pour *F. serratus* en juillet. Une variation saisonnière significative ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$) de l'éclairement de début de saturation a été observée chez *S. latissima*, avec une augmentation entre le mois de février ($123 \pm 8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et le mois de juillet ($240 \pm 11 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Aucune variation saisonnière significative n'a été montrée pour la production maximale.

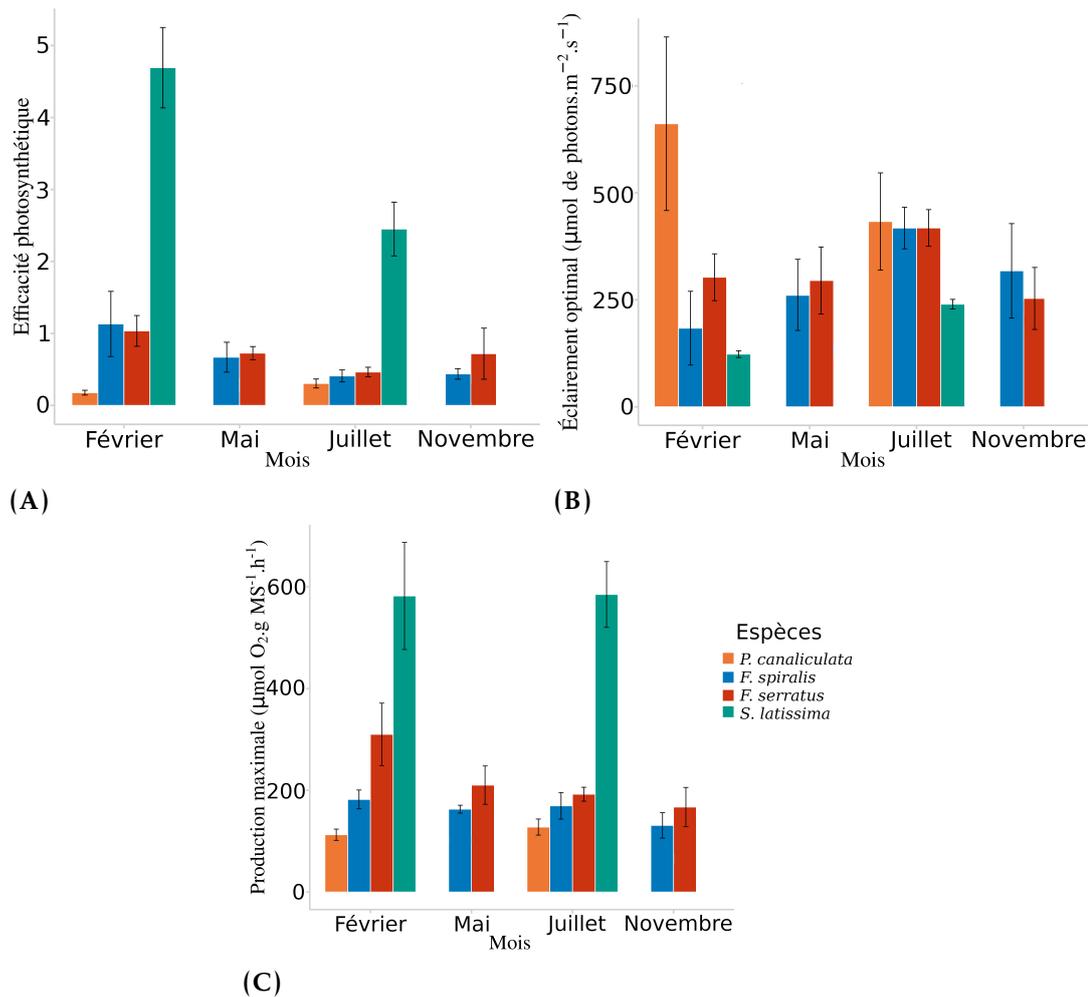


FIGURE 1.7 – Variations saisonnières des paramètres photosynthétiques de *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima* mesurées en conditions contrôlées. (A) L'efficacité photosynthétique est sans unités, (B) l'éclairement de début de saturation (E_k), est exprimé en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et (C) la valeur de production maximale en lumière saturante (P_{max}) en $\text{mmol O}_2 \text{ g MS}^{-1} \text{ min}^{-1}$. Les valeurs représentent la moyenne \pm l'écart-type (3 expérimentations).

1.3.2 Relations O_2 / C mesurées à l'immersion

Les mesures en simultanée de l'évolution des flux de C et d' O_2 ont permis d'établir les droites de régression, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et C et de calculer la pente de ces régressions.

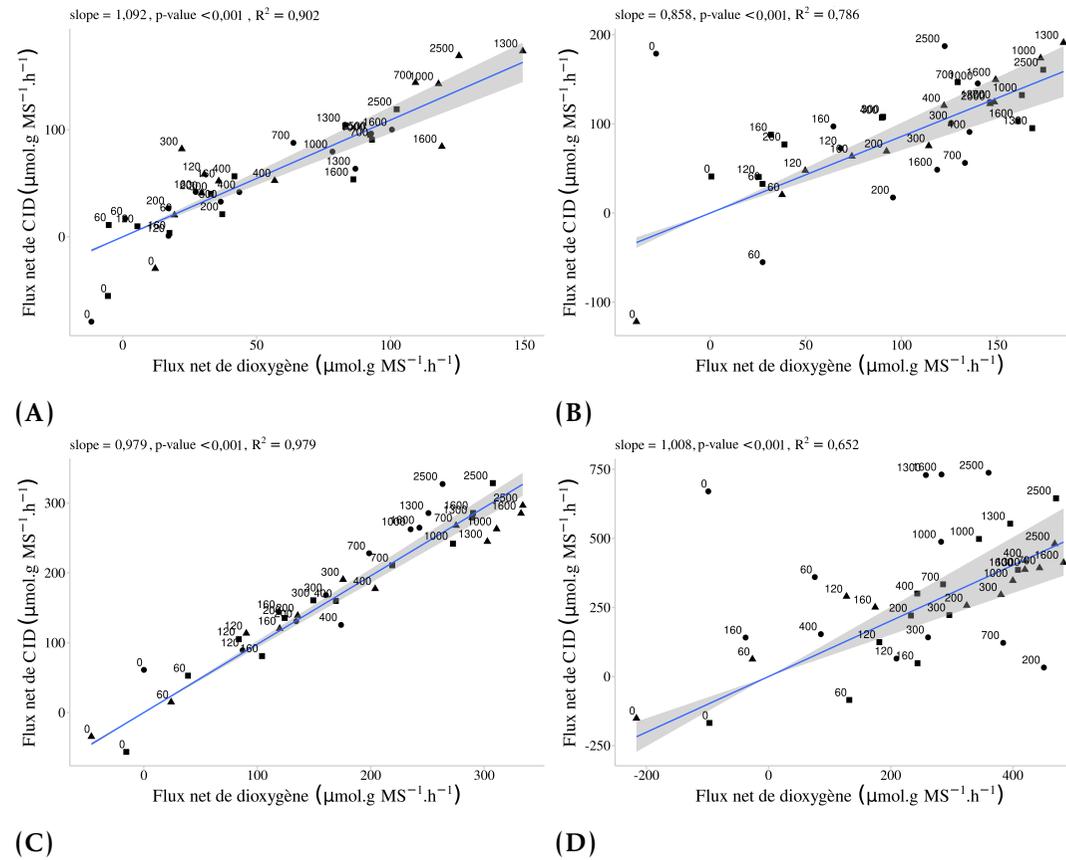
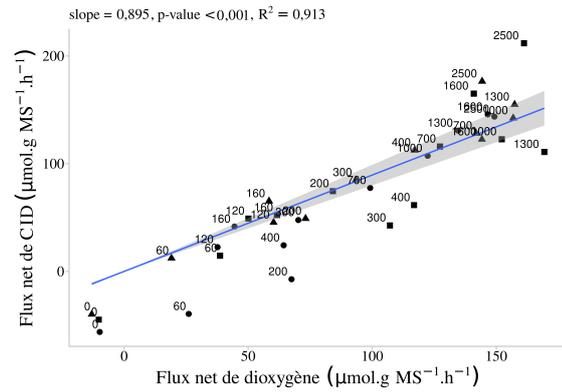
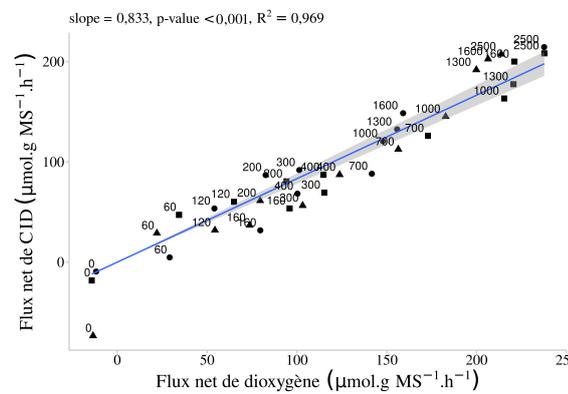


FIGURE 1.8 – Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d'O₂ et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de février, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat.



(A)



(B)

FIGURE 1.9 – Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et les flux de CID (en $\mu\text{mol.g MS}^{-1}.\text{h}^{-1}$) au cours du mois de mai, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat.

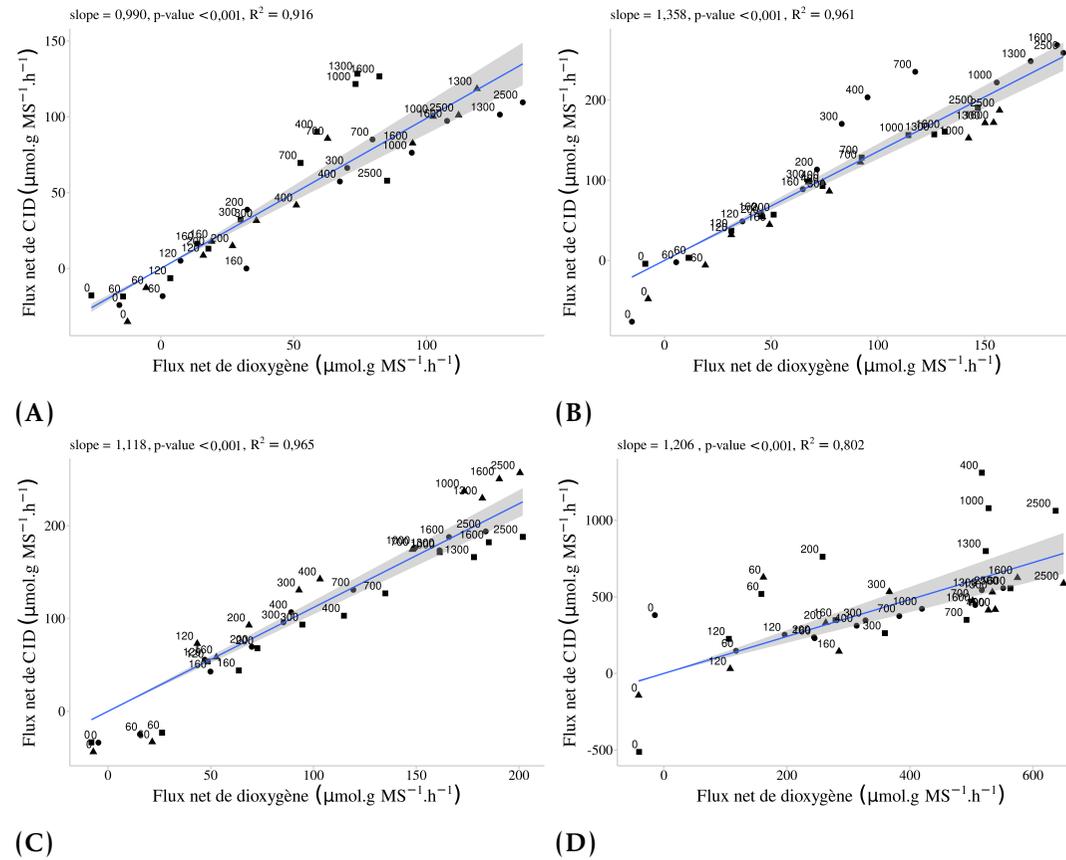


FIGURE 1.10 – Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d' O_2 et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de juillet, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *P. canaliculata*, (B) *F. spiralis*, (C) *F. serratus* et (D) *S. latissima*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat.

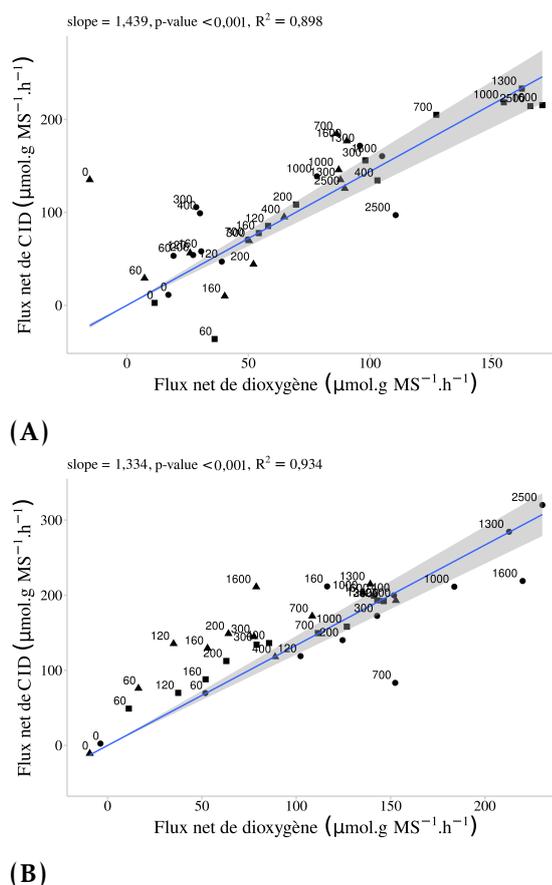


FIGURE 1.11 – Régressions linéaires, forcées à l'origine, entre les flux d'O₂ et les flux de CID (en $\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) au cours du mois de novembre, établies sur les données acquises en conditions contrôlées. Les courbes sont établies sur l'ensemble des données des trois réplicats pour chaque espèce. (A) *F. spiralis* et (B) *F. serratus*. (■) Données issues du 1^{er} réplicat, (▲) données issues du 2^e réplicat et (●) données issues du 3^e réplicat.

Les valeurs des pentes obtenues pour les régressions entre flux de C et d'O₂ sont synthétisées dans le tableau 1.1. Les résultats obtenus ont montré une relation significative ($p\text{-value} < 0,001$) entre les flux d'O₂ et de C, quelle que soit l'espèce et la saison considérées. Une évolution saisonnière des pentes a également été observée chez les différentes espèces. Notamment, les Fucus ont montré une valeur de pente maximale en novembre (1,439 pour *F. spiralis* et 1,334 pour *F. serratus*) tandis que la valeur de pente minimale a été mesurée en février pour *F. spiralis* (0,858) et en mai pour *F. serratus* (0,833). Concernant *S. latissima*, la valeur de la pente a été de 1,008 en février et de 1,206 en juillet. Excepté pour

TABLEAU 1.1 – Pentés des droites de régression forcées à l'origine du CID en fonction de l'O₂ pour *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima* et pour les quatre saisons étudiées. Les pentés dont la valeur est significativement différente de 1 sont indiquées par un *.

Mois	Espèces	Pente	p-value	R ²	N
Février	<i>P. canaliculata</i>	1,091	<0,001	0,902	36
	<i>F. spiralis</i>	0,858	<0,001	0,786	36
	<i>F. serratus</i>	0,979	<0,001	0,979	36
	<i>S. latissima</i>	1,008	<0,001	0,652	36
Mai	<i>F. spiralis</i>	0,895	<0,001	0,913	36
	<i>F. serratus</i>	0,833	<0,001	0,969	36
Juillet	<i>P. canaliculata</i>	0,994	<0,001	0,916	36
	<i>F. spiralis</i>	1,358*	<0,001	0,961	36
	<i>F. serratus</i>	1,118	<0,001	0,965	36
	<i>S. latissima</i>	1,206	<0,001	0,802	36
Novembre	<i>F. spiralis</i>	1,439*	<0,001	0,898	36
	<i>F. serratus</i>	1,334	<0,001	0,934	36

le mois de février, les résultats obtenus ont montré une valeur de pente chez *F. spiralis* supérieure à celles des autres espèces. Seules les pentés calculées pour *F. spiralis* au cours de juillet et de novembre ont été significativement différentes d'une pente théorique de 1 ($t=1,596$ et $t=1,519$, $p<0,05$ respectivement).

1.3.3 Contenu pigmentaire

L'analyse du contenu pigmentaire a montré des variations significatives, à la fois entre espèces, mais également à l'échelle saisonnière pour la concentration en pigments totaux, la concentration en chlorophylle *a* ainsi que pour les pigments du cycle des xanthophylles (violaxanthine, anthéaxanthine et zéaxanthine) (figure 1.12). Les contenus en pigments totaux (figure 1.12A) et en chlorophylle *a* (figure 1.12B) ont montré des différences significatives en novembre entre espèces, avec une concentration 2 fois plus élevée chez *F. spiralis* que celle mesurée chez *F. serratus* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Le contenu pigmentaire total a varié de $1,23 \pm 0,20$ nmol g MF⁻¹ chez *F. spiralis* à $0,67 \pm 0,14$ nmol g MF⁻¹

chez *F. serratus* tandis que la concentration en chlorophylle *a* a été mesurée à $0,77 \pm 0,13$ nmol g MF⁻¹ chez *F. spiralis* et $0,36 \pm 0,04$ nmol g MF⁻¹ chez *F. serratus*. En juillet, la concentration pigmentaire totale a été significativement moins élevée chez *P. canaliculata* que chez *F. serratus* et *S. latissima* ($H_{kw} = 8,08$; $p = 0,044$), avec une concentration de $0,67 \pm 0,11$ nmol g MF⁻¹ chez *P. canaliculata*, contre $1,48 \pm 0,42$ nmol g MF⁻¹ chez *F. serratus* et $2,10 \pm 0,96$ nmol g MF⁻¹ chez *S. latissima*. Des variations saisonnières du contenu en pigments totaux et en chlorophylle *a* ont été observées chez *P. canaliculata*, avec des concentrations 3 fois plus élevées en février qu'en juillet chez *P. canaliculata* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). En effet, la concentration en pigments totaux a été de $1,82 \pm 0,18$ nmol g MF⁻¹ en février contre $0,67 \pm 0,11$ nmol g MF⁻¹ en juillet tandis que la concentration en chlorophylle *a* est passée de $1,09 \pm 0,13$ nmol g MF⁻¹ en février à $0,40 \pm 0,08$ nmol g MF⁻¹ en juillet. Des variations saisonnières significatives des concentrations en pigments totaux et en chlorophylle *a* ont également été observées chez *F. serratus* avec une concentration, pour les deux pigments, significativement plus faible en novembre qu'en février ($H_{kw} = -2,38$; $p = 0,017$) et en juillet ($H_{kw} = -2,26$; $p = 0,024$). Ainsi, le contenu pigmentaire total a été mesuré à $0,67 \pm 0,14$ nmol g MF⁻¹ en novembre contre $1,83 \pm 0,89$ nmol g MF⁻¹ en février et $1,48 \pm 0,42$ nmol g MF⁻¹ en juillet. Concernant la concentration en chlorophylle *a*, une concentration de $0,36 \pm 0,04$ nmol g MF⁻¹ a été observée en novembre contre $1,16 \pm 0,56$ nmol g MF⁻¹ en février et $1,48 \pm 0,42$ nmol g MF⁻¹ en juillet. Aucune variation significative n'a été mise en évidence pour la concentration en pigments antennaires (fucoxanthine et chlorophylle *c*), que ce soit entre les espèces ou à l'échelle saisonnière. Concernant les pigments du cycle des xanthophylles, une différence significative entre les espèces a été observée au cours des mois de février, mai et juillet. Notamment, au cours des mois de février et de juillet, la concentration mesurée chez *S. latissima* s'est avérée significativement moins élevée que chez *P. canaliculata* et *F. spiralis* ($H_{kw} = 9,46$; $p = 0,024$). Au cours du mois de février, la concentration en pigments du cycle des xanthophylles chez *S. latissima* a été 5 fois inférieure à celle mesurée chez *P. canaliculata* et *F. spiralis*, avec respectivement $3,76 \pm 0,77$ mol pour 100 mol chl*a*, $15,29 \pm 0,61$ mol pour 100 mol chl*a* et $16,63 \pm 2,29$ mol pour 100 mol chl*a*. Au cours du mois de juillet, la concentration a été de $6,39 \pm 0,37$ mol pour 100 mol chl*a* chez

S. latissima contre $19,69 \pm 1,92$ mol pour 100 mol chl a chez *P. canaliculata* et $18,64 \pm 1,84$ mol pour 100 mol chl a chez *F. spiralis*. Enfin, au cours du mois de mai, une différence significative a été observée entre *F. spiralis* et *F. serratus* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$), avec une concentration 1,5 fois plus élevée chez *F. spiralis* ($28,33 \pm 3,72$ mol pour 100 mol chl a) que chez *F. serratus* ($19,96 \pm 3,51$ mol pour 100 mol chl a). Une évolution saisonnière de la concentration en pigments du cycle des xanthophylles a été observée, avec un maximum atteint au cours du mois de mai. Notamment, une différence significative de la concentration en pigments du cycle des xanthophylles (antheraxanthine, zéaxanthine et violaxanthine) a été mesurée chez *F. spiralis* entre le mois de novembre et les mois de mai ($H_{kw} = -2,15$; $p = 0,032$) et juillet ($H_{kw} = -2,15$; $p = 0,007$), avec une concentration plus faible en novembre. La concentration en pigments du cycle des xanthophylles a été maximale en mai avec $28,33 \pm 3,72$ mol pour 100 mol chl a , avant de diminuer en juillet $18,63 \pm 1,84$ mol pour 100 mol chl a et atteindre son minimum en novembre $13,90 \pm 0,54$ mol pour 100 mol chl a .

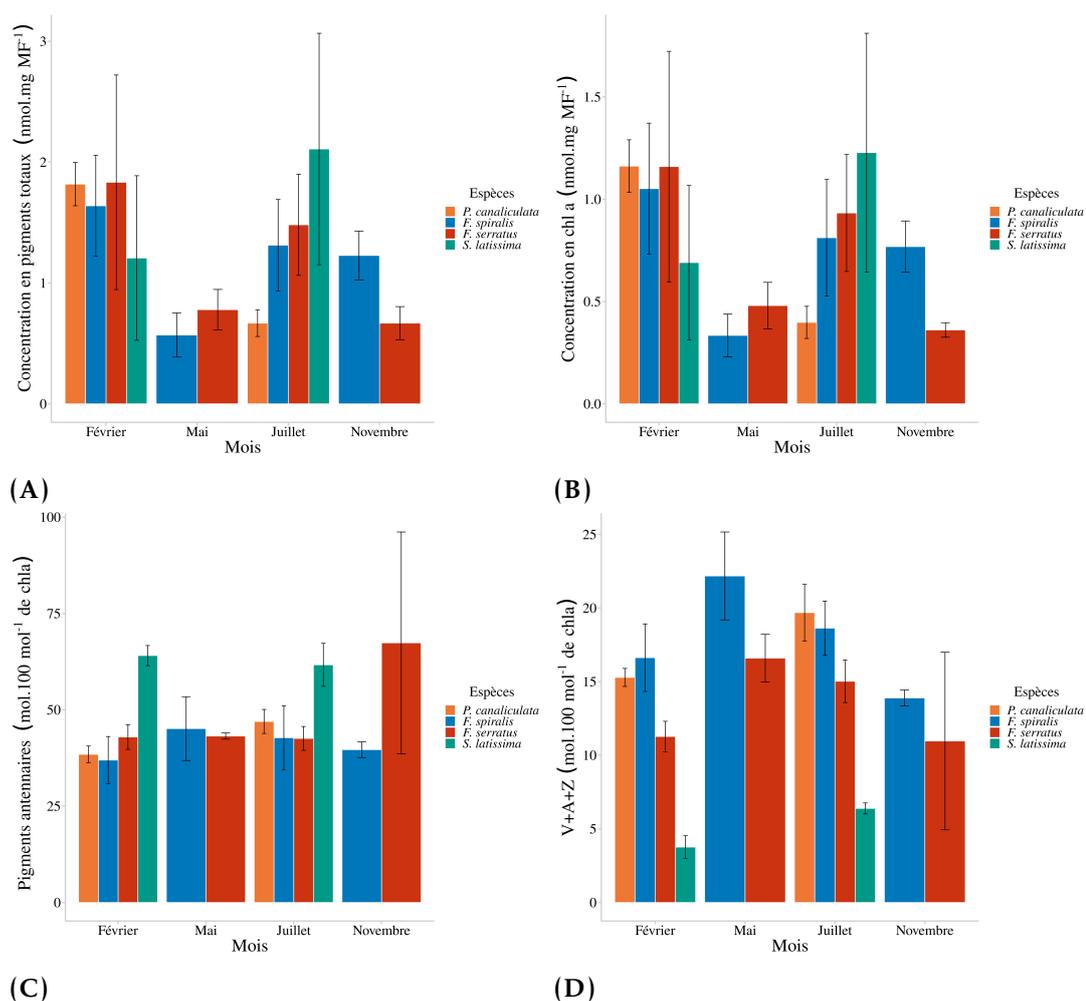


FIGURE 1.12 – Variations saisonnières du contenu pigmentaire de *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima*. La concentration en pigments totaux (A) et la concentration en chlorophylle *a* (B) sont exprimées en nmol mg MF⁻¹. La concentration en pigments antennaires (C) (fucoxanthine et chlorophylle *c*), ainsi que la concentration du pool des xanthophylles (violaxanthine, antheraxanthine et zéaxanthine) (D) sont exprimées en mol pour 100 mol chla. Les valeurs représentent la moyenne ± l'écart-type (3 échantillons).

1.4 Discussion

Les algues brunes recouvrent une grande partie du domaine intertidal, allant de la zone médiolittorale supérieure jusqu'à la zone infralittorale. Cette

caractéristique implique donc des différences importantes des conditions d'émer-sion et d'immersion des espèces, qu'il est nécessaire de prendre en compte lors des mesures de production afin d'obtenir des bilans les plus précis possibles, mais également dans la comparaison des capacités photosynthétiques des dif-férentes espèces en fonction de leur position bathymétrique. Dans la présente zone d'étude, les conditions environnementales ne permettent pas de réaliser ces mesures *in situ*, notamment au cours de l'hiver, période au cours de laquelle, les valeurs d'éclaircements tombent rapidement à 0. Ainsi, il a été nécessaire d'effec-tuer ces mesures en laboratoire afin de comprendre les mécanismes mis en place, ainsi que les capacités d'adaptation des espèces aux variations saisonnières.

1.4.1 Variations des paramètres photosynthétiques

Les différences d'intensité lumineuse au sein des différents environnements, liées notamment à leur position bathymétrique, expliquent en partie les diffé-rences importantes dans les performances observées entre les espèces d'algues brunes inféodées à ces milieux. Ainsi, les espèces peuplant les bas-niveaux de l'estran, *F. serratus* et *S. latissima*, présentent une production maximale à l'im-mersion (P_{max}), respectivement 2 à 3 fois supérieure à celle observée chez les espèces des hauts niveaux (*P. canaliculata* et *F. spiralis*). Un P_{max} élevé traduit généralement d'une meilleure capacité dans la capture de l'énergie lumineuse, une densité de centres réactionnels plus importante ou d'une meilleure capacité de carboxylation, c'est-à-dire de la fixation de carbone par la RuBisCO au travers du cycle de Calvin (GERARD & DU BOIS, 1988). Chez les organismes photoau-totrophes, les variations du P_{max} sont fréquemment associées à des variations du contenu pigmentaire, et plus particulièrement de la concentration en chlo-rophyll *a* (ENRÍQUEZ *et al.*, 1996; GERARD & DU BOIS, 1988). Cette différence de concentration a été retrouvée au cours de l'été, avec des concentrations pig-mentaires 2 fois plus élevées chez les espèces caractéristiques des bas-niveaux. Il est reconnu que l'augmentation de la concentration en pigments constitue un des mécanismes impliqués dans l'acclimatation aux faibles lumières (MILLER *et al.*, 2006; RAMUS *et al.*, 1976). Cependant, au cours de l'hiver (février), cette différence n'est plus observable. *A contrario*, et malgré l'absence de significativité,

la concentration en pigments totaux et en chlorophylle *a* diminue jusqu'à devenir inférieure à celle mesurée chez *P. canaliculata*. Ce phénomène peut résulter de la diminution de l'énergie lumineuse disponible et donc réduire la synthèse de nouveaux pigments. En effet, dans certains cas, le coût énergétique lié à la synthèse de nouveaux pigments dépasse les bénéfices liés à leur apport dans la capture d'énergie supplémentaire (RAVEN, 1984). Dans ces cas, l'énergie est préférentiellement utilisée pour la production de biomasse, au détriment de la synthèse pigmentaire (RODRIGUES *et al.*, 2000). Il semble que dans le cas de la présente étude, les espèces de bas niveaux, et plus particulièrement *S. latissima*, augmente leurs performances photosynthétiques, non pas en augmentant leur concentration totale de pigments et de chlorophylle *a*, mais en augmentant leur efficacité de capture de la lumière au travers du réarrangement des antennes collectrices. Les résultats acquis ont également mis en évidence des valeurs d'efficacité photosynthétique (α) croissantes du haut vers le bas de l'estran, avec un maximum atteint chez *S. latissima*, qui présente des valeurs 3 à 4 fois supérieures à celles des autres espèces. Un phénomène inverse peut-être observé dans le cas de l'éclairement de début de saturation (E_k), avec des valeurs supérieures chez les individus de *P. canaliculata* et des valeurs inférieures chez *S. latissima*. Ces différents résultats indiquent une adaptation aux faibles éclaircements chez les individus localisés en bas de l'estran. En effet, le paramètre α traduit la capacité des organismes photosynthétiques à utiliser efficacement l'énergie lumineuse, et plus particulièrement les faibles éclaircements, tandis que le paramètre E_k reflète l'éclairement pour lequel la photosynthèse est optimale avant la saturation. Un α élevé et un E_k faible vont donc être caractéristiques des espèces adaptées aux faibles éclaircements. Cette adaptation aux faibles éclaircements chez *S. latissima* est à mettre en lien avec son environnement lumineux. En effet, cette espèce passe la majorité de son temps à l'immersion, et en conséquence, ne reçoit que peu d'énergie lumineuse comparativement aux autres espèces. De plus, les individus de *S. latissima* n'expérimentent que peu de périodes d'émersion, périodes durant lesquelles les plus forts éclaircements sont disponibles pour cette espèce. En effet, l'étage infralittoral n'émerge que durant les plus forts coefficients de marée (aux alentours de 100). Or, dans le cas de la présente zone d'étude, ces émersion se produisent soit en début de matinée, soit tard le soir, périodes

auxquelles les éclaircissements sont les plus faibles. Malgré l'absence de différence significative mise en évidence pour les pigments antennaires (1.3), il apparaît que les individus appartenant à *S. latissima* présentent un contenu en pigments antennaires, c'est-à-dire en fucoxanthine et en chlorophylle *c* (exprimé pour 100 mol de chlorophylle *a*) supérieur à celui des autres espèces étudiées. Or, il est reconnu qu'une valeur de α élevée est en lien avec une concentration en pigments antennaires élevée (SAND-JENSEN, 1988). En effet, une concentration en pigments antennaires plus importante traduit généralement un plus grand nombre d'unités photosynthétiques ou des unités photosynthétiques dont la taille est plus importante (GERARD & DU BOIS, 1988; HANELT *et al.*, 2003; KIRK, 2011; ORT & KRAMER, 2009), ce qui facilite et optimise la capture de l'énergie lumineuse. Contrairement au P_{max} , l'étude de ces deux paramètres a permis de mettre en évidence une acclimatation saisonnière chez les différentes espèces. En effet, excepté chez *S. latissima*, une diminution du α ainsi qu'une augmentation du E_k a pu être mesurée, entre février et juillet. Ces variations sont liées aux variations saisonnières environnementales et plus particulièrement aux variations des intensités d'éclaircissement au cours de l'année, qui atteignent leur *maxima* au cours de l'été. Les variations du α et du E_k vont donc traduire cette acclimatation aux intensités croissantes. De plus, dans le cas de *P. canaliculata*, la variation de ces paramètres s'accompagne d'une diminution importante de la quantité en pigments totaux et en chlorophylle *a*. Ces variations des concentrations pigmentaires sont également à mettre en lien avec les variations saisonnières de l'intensité lumineuse perçue par les individus.

1.4.2 Acclimations aux forts éclaircissements

L'exposition prolongée à de forts éclaircissements peut avoir un effet néfaste sur la photosynthèse, ce qui se traduit par des mécanismes de photoinhibition (DELEBECQ *et al.*, 2011; GEVAERT *et al.*, 2003; GEVAERT *et al.*, 2002; HANELT, 1996; HANELT *et al.*, 1997). De ce fait, les espèces de macroalgues doivent développer des mécanismes de défense permettant de répondre à ce surplus d'énergie lumineuse. Chez les macroalgues, divers mécanismes existent afin d'éviter l'accumulation d'énergie excédentaire. Par exemple, la réorganisation des plastes

dans une position de capture de la lumière moins efficace leur permet de réduire leurs capacités d'absorption. Par ailleurs, il a été montré que les sporophytes âgés de *S. latissima* étaient plus à même de faire face aux forts éclaircissements que les jeunes individus, notamment en raison de l'épaisseur du thalle permettant une auto-ombrage plus important (HANELT *et al.*, 1997). Cependant, ces mécanismes d'évitement ne sont pas toujours suffisants, ce qui implique la présence de mécanismes permettant l'évacuation de l'énergie excédentaire accumulée. Parmi ces processus, le cycle des xanthophylles est l'un des premiers et principal mis en jeu chez les algues brunes. Ce mécanisme fait intervenir la dé-époxydation de la violaxanthine en anthéroxanthine et en zéaxanthine. Il permet ainsi l'évacuation, sous forme de chaleur, de l'énergie excédentaire, ce qui a pour effet la réduction de l'efficacité de transfert de l'énergie jusqu'aux centres réactionnel (DEMMIG-ADAMS & ADAMS, 1996; HANELT *et al.*, 1997; NIYOGI, 1999; UHRMACHER *et al.*, 1995). Au cours des périodes de faibles éclaircissements, qui se traduisent par une diminution de la pression d'excitation, la réversibilité du cycle des xanthophylles permet l'époxydation de l'anthéroxanthine et de la zéaxanthine en violaxanthine. Les capacités de réponse des algues brunes aux forts éclaircissements, au travers du cycle des xanthophylles, sont donc principalement liées à la quantité de pigments du cycle des xanthophylles disponibles dans les organismes. Notamment, il a été montré que l'augmentation du pool des xanthophylles était associée à de meilleures capacités de photoprotection. Dans le cas de la présente étude, l'analyse du contenu en pigments du cycle des xanthophylles (violaxanthine, anthéroxanthine et zéaxanthine) a montré des variations en lien, à la fois, avec la position bathymétrique, mais également en fonction de la saison considérée. Au cours de l'étude, il est apparu que les individus appartenant à *S. latissima*, localisés dans la zone infralittorale, possédaient une quantité de pigments du cycle des xanthophylles 2 à 3 fois inférieure aux autres espèces étudiées. Des résultats similaires, effectués sur *P. canaliculata* et *S. latissima* ont été obtenus par HARKER *et al.* (1999), avec *P. canaliculata* qui a montré un pool de xanthophylles plus de 2 fois supérieur à celui de *S. latissima*. Les courbes P-E (cf. 1.3.1) obtenues ont montré que les individus de *S. latissima* ont tendance à expérimenter de la photoinhibition pour des valeurs d'éclaircissements plus faibles que les autres espèces. Les différences de concentrations en pigments du cycle des

xanthophylles permettent donc aux espèces localisées dans des niveaux bathymétriques plus élevés, une meilleure résistance aux forts éclaircements, et donc de retarder l'apparition de la photoinhibition, voire de l'éviter complètement. En effet, dans le cas de *P. canaliculata*, aucun phénomène de photoinhibition n'est visible à l'immersion dans la plage de luminosité étudiée (éclairage maximal à $2\,500\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$), traduisant son adaptation à son environnement lumineux. Dans le cas des espèces localisées dans les plus bas niveaux de l'estran, la faible concentration de pigments du cycle des xanthophylles s'explique par les faibles éclaircements reçus par les individus. En effet, *in situ*, les caractéristiques marégraphiques de la zone d'étude font que les espèces inféodées à ces niveaux bathymétriques sont exposées aux plus forts éclaircements soit tôt le matin, soit tard le soir, période durant lesquelles ces éclaircements sont relativement faibles. Les espèces peuplant ces niveaux bathymétriques sont donc moins exposées aux forts éclaircements responsables des phénomènes de photoinhibition. L'analyse de la concentration en pigments du cycle des xanthophylles a également montré l'existence de variations saisonnières au sein de chaque espèce, avec notamment un maximum atteint durant la période printemps/été et un minimum observable en automne/hiver. Ici encore, l'évolution saisonnière du pool de xanthophylle s'explique au travers des variations saisonnières de l'intensité lumineuse reçue par les organismes. En effet, l'augmentation des intensités lumineuses au cours des différentes saisons induit une augmentation de l'énergie reçue par les macroalgues et par conséquent, une augmentation des mécanismes de photoprotection, passant notamment par une augmentation du pool de pigments du cycle des xanthophylles. Des résultats similaires, obtenus sur des individus appartenant à l'espèce *S. latissima*, ont été démontré par GEVAERT *et al.* (2002), avec une augmentation du pool de xanthophylles chez *S. latissima* au cours du printemps, afin de s'acclimater aux forts éclaircements.

1.4.3 Détermination des relations entre flux d'O₂ et flux de C

La mesure des relations entre flux d'O₂ et flux de C à l'immersion au laboratoire, doit permettre d'exprimer, les mesures *in situ* des flux d'O₂ en C à l'immersion. La relation a été choisie afin de pouvoir réaliser directement cette

conversion (y en fonction de x dans la relation linéaire). Dans l'optique de réaliser des bilans de production nette *in situ*, l'ensemble des mesures a été effectué sur des données de flux nets. Les résultats obtenus sont donc une estimation de l'inverse du quotient photosynthétique (QP) communément utilisé dans la littérature, et qui se mesure par la relation $QP = \frac{O_2}{C}$ (HANELT *et al.*, 2003). Le tableau 1.2 reprend l'ensemble des résultats de pente et leur équivalent en QP afin de comparer les résultats à ceux de la littérature.

TABLEAU 1.2 – Valeurs de pentes du C en fonction de l'O₂ et de leur équivalent QP pour *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima*. Les pentes dont la valeur est significativement différente de 1 sont indiquées par un *.

Mois	Espèces	QP estimé
Février	<i>P. canaliculata</i>	0,92
	<i>F. spiralis</i>	1,16
	<i>F. serratus</i>	1,02
	<i>S. latissima</i>	0,99
Mai	<i>F. spiralis</i>	1,12
	<i>F. serratus</i>	1,2
Juillet	<i>P. canaliculata</i>	1,01
	<i>F. spiralis</i>	0,74*
	<i>F. serratus</i>	0,89
	<i>S. latissima</i>	0,83
Novembre	<i>F. spiralis</i>	0,69*
	<i>F. serratus</i>	0,75

Pour l'ensemble des relations effectuées, excepté pour *F. spiralis* en juillet et novembre qui montre une relation supérieure à 1 (respectivement 1,36 et 1,44) et donc un QP inférieur à 1 (respectivement 0,74 et 0,69), les résultats obtenus n'ont pas montré de différence significative par rapport à une pente théorique de 1. Dans ce cas, cela signifie que pour la production d'une mol d'O₂, une mol de C sera consommée par l'individu. Ces valeurs constantes de QP chez les macroalgues ont également été démontrées par HOLDT *et al.* (2014) sur *Chondrus crispus*, avec la mesure d'un QP de 1,5 au cours d'une expérimentation de 100 h. *A contrario*, CARVALHO (2014) a mesuré un QP variant de 0,13 à 2,55 chez 10 espèces de macroalgues. Au cours de cette expérimentation, il a aussi démontré

une augmentation du QP en lien avec l'éclairement. Plus récemment, MILLER III et DUNTON (2021) ont montré une variation de QP de $-1,14$ à $1,30$ chez *Laminaria hyperborea*, en fonction de la hauteur bathymétrique des individus. Ces variations dans les valeurs de QP peuvent être reliées à trois principaux facteurs (POKORNY *et al.*, 1989) : (1) les produits de la photosynthèse, (2) l'assimilation des nitrates et (3) les phénomènes de photorespiration. Les valeurs de QP à l'équilibre obtenu au cours de la présente étude pourraient traduire d'un mécanisme allant préférentiellement vers la production d'hexose avec l'ammonium comme source d'azote inorganique (ROSENBERG *et al.*, 1995; WILLIAMS & ROBERTSON, 1991). En effet, il a été montré que le QP peut être séparées en deux grandes composantes : le QP « carbone » dépendant du type de réduction des produits de la photosynthèse (c.-à-d. quantités relatives de glucides, lipides et protéines produites) et le QP « azote », dont les variations sont majoritairement liées à la source d'azote préférentiellement utilisée, l'équilibre entre ces deux QP étant fonction du rapport C :N au sein de l'organisme (ANTIA *et al.*, 1963; WILLIAMS *et al.*, 1979). Les résultats du QP estimé, inférieurs à 1, observés pour *F. spiralis* en juillet et novembre, peuvent s'expliquer par la production de glycolate (WILLIAMS & ROBERTSON, 1991), traduisant un phénomène de photorespiration (ROSENBERG *et al.*, 1995). Cependant, les résultats de QP inférieurs à 1 sont à considérer avec précaution. En effet, dans le cas où les concentrations en O₂ et en C restent stables au cours de l'expérimentation, des valeurs de QP inférieures à 1 ne devraient théoriquement pas être mesurées (WILLIAMS *et al.*, 1979; WILLIAMS & ROBERTSON, 1991). Néanmoins, les mesures permettant de déterminer les QP sont généralement effectuées à l'aide de chambres hermétiques ne permettant pas les échanges avec l'extérieur, ce qui entraîne généralement des variations constantes du milieu de mesure, notamment de la concentration en d'O₂. Dans ces cas, il n'est pas rare d'obtenir des valeurs de QP inférieures à 1 (p. ex. POKORNY *et al.* (1989)). Ainsi, HATCHER *et al.* (1977) ont mesuré, chez *L. longicruris* un QP variant, en fonction de la saison considérée, de $0,7$ à $1,5$. ROSENBERG *et al.* (1995) ont montré des variations de QP allant de $0,42$ à $1,01$ chez cinq espèces de macroalgues. Afin de quantifier la part de contribution de chaque QP, il serait intéressant de réaliser des mesures en milieu dont la source d'azote inorganique est forcée pour l'utilisation de l'ammonium.

1.5 Conclusion

Les résultats obtenus montrent une adaptation des performances photosynthétiques à l'immersion des espèces étudiées à l'environnement lumineux auquel elles sont inféodées. Cette adaptation passe notamment par une adaptation de leur contenu pigmentaire en fonction de leur localisation bathymétrique. Plus spécifiquement, il a été montré ici que les espèces des bas niveaux disposaient d'un contenu pigmentaire adapté aux faibles éclaircements, avec une concentration en pigments antennaires élevée et une concentration en pigments du cycle des xanthophylles faible, tandis que les espèces des hauts niveaux présentaient le schéma inverse, dénotant d'une adaptation aux forts éclaircements. Ces résultats renforcent donc ceux déjà montrés par HARKER *et al.* (1999) sur la comparaison de la mise en place du cycle des xanthophylles entre *P. canaliculata* et *S. latissima* et ceux obtenus par RODRIGUES *et al.* (2000) sur la comparaison des performances photosynthétiques de deux espèces de Laminaires. Cette étude a également montré une adaptation saisonnière des capacités photosynthétiques et des mécanismes de photoprotection des espèces en lien avec les évolutions environnementales. Les analyses menées au cours de cette étude ont aussi permis de déterminer les facteurs de conversion entre $d'O_2$ et C, et notamment de montrer qu'excepté pour *F. spiralis* en juillet et novembre, ces facteurs étaient équivalents à 1. Ces relations doivent permettre de convertir les mesures *in situ* de production à l'immersion, en C, permettant ainsi la mise en place de bilan de production sur un cycle complet de marée. Ces facteurs sont utilisés dans le chapitre suivant.

Production *in situ* des différentes espèces à l'émergence et à l'immersion

2.1 Introduction

La réalisation de mesures de production primaire *in situ* est une étape primordiale à l'établissement de bilans de production globaux. Ces bilans permettent notamment de caractériser les capacités de stockage du C d'une communauté, mais également de caractériser le rôle de cette communauté au sein de l'environnement, notamment du fait du rôle primordial de cette production dans l'apport de matière organique aux différentes espèces présentes dans cet environnement (RAVEN & HURD, 2012). Avec l'augmentation des concentrations atmosphériques en C, principalement liée aux activités humaines (CANADELL *et al.*, 2007), la quantification du C séquestré par les écosystèmes s'avère être indispensable à l'établissement de modèles prédictifs en lien avec l'évolution du climat au cours des prochaines décennies. En effet, le C atmosphérique, du fait des fortes concentrations présentes dans l'atmosphère, constitue l'une des principales causes du changement global (CANADELL *et al.*, 2007; DARGAVILLE *et al.*, 2002; KACHOLIA & RECK, 1997). La plupart des études menées sur le piégeage du C atmosphérique ont été réalisées sur les environnements, aussi bien terrestres qu'aquatiques, dits à hauts pouvoirs de stockage du C, plus généralement nommés «puits de carbone» (LAFFOLEY & GRIMSDITCH, 2009; WALKER *et al.*, 2021).

Au sein du milieu marin, ces environnements sont qualifiés de « puits de carbone bleu » et sont fortement étudiés depuis quelques années (TREVATHAN-TACKETT *et al.*, 2015). Les études menées sur ces environnements ont démontré que les écosystèmes marins étaient plus efficaces dans le stockage à long terme du carbone séquestré que ne le sont les écosystèmes terrestres (LAFFOLEY & GRIMSDITCH, 2009; MCLEOD *et al.*, 2011; NELLEMAN *et al.*, 2009). En effet, ces écosystèmes marins sont majoritairement constitués d'organismes photoautotrophes, ce qui signifie qu'ils ont la capacité de fixer plus de carbone inorganique, sous forme de matière organique au travers des mécanismes photosynthétiques, qu'ils n'en relarguent au travers de la respiration (DUARTE & CEBRIÁN, 1996). Une partie de ce C est enfouie *in situ* à long terme dans le sédiment, où il peut rester stocké plusieurs millénaires (MATEO *et al.*, 1997). Jusqu'à récemment, seuls les milieux dominés par les mangroves, les herbiers marins et les marais salants étaient considérés comme des « puits de carbone bleu ». Ces milieux sont principalement caractérisés par des substrats meubles, ce qui leur permet l'enfouissement *in situ* du C (COTT *et al.*, 2021; DUARTE *et al.*, 2013a). L'incapacité des macroalgues, inféodées aux milieux rocheux, à enfouir *in situ* le C explique l'absence de classification en tant que « puits de carbone bleu ». Cependant, il s'est avéré que les communautés de macroalgues auraient un rôle non négligeable dans le stockage du C, notamment au travers de l'export d'une part non négligeable du C vers l'océan ouvert, où il peut être stocké à long terme (BOUILLON *et al.*, 2008; DUARTE & CEBRIÁN, 1996; HECK *et al.*, 2008). Les communautés à macroalgues pourraient donc constituer un « puits de carbone bleu » substantiel. Malgré cela, les macroalgues font partie des organismes dont la production primaire est la moins bien connue (TREVATHAN-TACKETT *et al.*, 2015).

Parmi les macroalgues, les algues brunes (Ochrophyta), et plus particulièrement les espèces formant des canopées, contribuent largement au fonctionnement des écosystèmes côtiers et sont considérées comme faisant partie des organismes les plus productifs en milieu côtier (MANN, 1973). Par exemple, les forêts de laminaires présentent une production brute de l'ordre de 1 000–2 000 g C m⁻² an⁻¹, ce qui en fait l'un des producteurs primaires principaux des zones côtières (BIRKETT *et al.*, 1998; MANN, 1973). Cependant, chez ces organismes, comme pour l'ensemble des organismes photosynthétiques, la produc-

tion primaire demeure fortement dépendante des conditions environnementales et notamment des conditions d'éclairement. Plus particulièrement, la lumière agit sur la répartition, et par extension sur leur distribution verticale (DEREGIBUS *et al.*, 2016), mais également sur la production des différentes espèces de macroalgues (GERARD, 1984). Ce paramètre varie fortement au cours du temps, que ce soit à grande échelle, en lien avec les variations saisonnières et les conditions météorologiques qui influencent les maxima journaliers observés au cours de l'année, mais aussi à plus petite échelle avec l'évolution de la course du soleil au cours de la journée. À cela s'ajoute l'alternance des phases d'émersion et d'immersion auxquelles doivent faire face les communautés de macroalgues localisées au sein de la zone intertidale. Dans le cas des marées semi-diurnes, caractéristiques de la présente zone d'étude, deux phases de marées quotidiennes sont observables tout au long de l'année, et des variations importantes du marnage sont enregistrées entre les périodes de vives-eaux (marnages les plus importants) et les périodes de mortes-eaux (marnages les plus faibles). Ainsi, au cours des cycles mortes-eaux/vives-eaux, les espèces sont confrontées à des périodes d'exposition aux radiations lumineuses directes différentes. Or, les expositions prolongées à de forts éclaircements peuvent avoir des effets néfastes sur la photosynthèse des macroalgues, qui se traduisent notamment par des phénomènes de photoinhibition (DELEBECQ *et al.*, 2011 ; GEVAERT *et al.*, 2003 ; GEVAERT *et al.*, 2002 ; HANELT, 1996 ; HANELT *et al.*, 1997). À l'immersion, la quantité de lumière reçue par les macroalgues est également fonction de la turbidité de la colonne d'eau et de la température, qui peuvent fortement impacter la production en augmentant la respiration en lien avec la diminution de l'énergie lumineuse reçue (AUMACK *et al.*, 2007 ; STAEHR & WERNBERG, 2009). Peu d'expériences ont été réalisées sur la comparaison des bilans de production à l'immersion et à l'émersion (FAIRHEAD & CHESHIRE, 2004), pour des espèces caractéristiques de différents niveaux bathymétriques. En effet, en fonction des positions bathymétriques des communautés de macroalgues, et donc de la durée de l'émersion, des niveaux de production différents peuvent être attendus. Des variations dans les bilans de production ont été en partie mises en évidence par BORDEYNE (2016) qui, au cours de son travail de thèse, mené sur les populations de *F. serratus* et *F. vesiculosus*, a montré l'existence de ces différences à l'immersion et à l'émersion

entre ces deux espèces, caractéristiques de niveaux bathymétriques différents. Il apparaît donc nécessaire, dans l'optique d'établir des bilans de production primaire les plus justes, de caractériser précisément la production des différentes espèces caractérisant l'estran rocheux à l'immersion et à l'émersion, en intégrant leur position bathymétrique, mais aussi la saisonnalité et de l'alternance entre mortes-eaux et vives-eaux.

Différentes techniques existent pour caractériser la production des macroalgues, telles que le suivi de la biomasse ou le suivi de l'élongation des thalles. Cependant, ces méthodes ont l'inconvénient de ne pas tenir compte des potentielles pertes de matériels biologiques en lien avec les arrachages lors des fortes tempêtes ou l'effet de l'herbivorie sur les individus mesurés (GAGNÉ & MANN, 1987). Une technique alternative consiste à utiliser les mesures de la production primaire au travers de la mesure des flux gazeux au sein de chambres benthiques. Cette technique présente l'avantage d'être utilisable à la fois à l'immersion et à l'émersion, en adaptant les chambres benthiques au milieu étudié. Cependant, les différences physico-chimiques entre le milieu aérien et marin, ainsi que les limitations matérielles, ne permettent pas de réaliser les mesures sur un seul et même gaz. La mesure est effectuée sur les flux de CO₂ au cours de l'émersion (MIGNÉ *et al.*, 2002), tandis qu'elle l'est sur les flux d'O₂ au cours de l'immersion (GEVAERT *et al.*, 2011). À l'immersion, les mesures à l'aide de chambres benthiques sont limitées par la capacité et l'encombrement de la source d'énergie utilisée, et notamment les accumulateurs, pour alimenter l'ensemble du système au cours d'un cycle d'immersion complet, pouvant durer plusieurs heures (DELEBECQ *et al.*, 2016; GEVAERT *et al.*, 2011; TAIT & SCHIEL, 2010). Pour palier à cette limitation, un système miniaturisé de chambres benthiques à faible consommation a été développé au cours de ma thèse, et est basé sur l'utilisation de sources d'énergie à haut rendement et de cartes électroniques à faible consommation. Plus récemment, WHITE *et al.* (2021) ont aussi développé un système de mesure à faible encombrement, constitué d'une chambre souple et d'un capteur d'O₂. L'utilisation de chambres benthiques a ainsi facilité la quantification précise de la production primaire des individus étudiés à l'émersion et à l'immersion.

Au cours de cette étude, des bilans de production primaire ont été établis,

au travers de mesures *in situ*, sur les quatre espèces de macroalgues brunes précédemment décrites (*P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima*) au cours d'un cycle de marée, à la fois à l'immersion et à l'émersion. Ces mesures ont été réalisées en déployant des chambres benthiques adaptées à la mesure des flux gazeux à l'immersion et à l'émersion. L'ensemble des mesures a été réalisé au cours des quatre saisons (été, automne, hiver et printemps), afin d'observer les variations des bilans de production au cours d'une année en lien avec l'évolution des conditions environnementales, et plus particulièrement les variations de l'intensité lumineuse et de la température. Dans le but de comparer l'évolution de la photosynthèse à l'émersion entre les différentes espèces et au cours de l'année à l'émersion, des courbes P-E ont été établies grâce à des mesures de production *in situ*, et les paramètres photosynthétiques ont été déterminés. Pour l'immersion, comme précédemment décrit et présenté (1), ces mesures ont été réalisées en laboratoire, les paramètres environnementaux *in situ* ne permettant pas à l'immersion d'atteindre les *maxima* de lumière pour l'ensemble des espèces. Les paramètres photosynthétiques, préalablement calculés à l'immersion (1) et ici à l'émersion, ont permis d'établir des bilans de production primaire journaliers au travers d'approche de modélisation, qui ont été comparés à ceux obtenus à partir des mesures *in situ*.

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Site d'étude et matériel biologique

L'ensemble des mesures de production primaire a été réalisé sur les estrans rocheux autour de Wimereux (50°45'N, 1°35'E) sur les quatre espèces d'algues brunes *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* et *S. latissima*. Les mesures ont été effectuées en juillet 2020 (été) et février 2021 (hiver) pour les quatre espèces et complétées par deux autres campagnes, en novembre 2020 (automne) et mai 2021 (printemps), pour *F. spiralis* et *F. serratus*, afin d'acquérir des données plus précises sur le suivi de production chez ces deux espèces et ainsi d'observer les variations plus fines opérant entre les saisons. Pour chaque expérience, les mesures ont été réalisées en triplicata, du lever au coucher du soleil sur un

cycle complet de marée, et donc à la fois à l'émersion et à l'immersion. Au cours des mesures, un ou plusieurs individus ont été utilisés, en fonction de la taille de l'espèce considérée. Pour chaque espèce, les systèmes de mesure ont été positionnés au niveau bathymétrique de l'espèce considérée. À l'issue de chaque expérience, la surface des individus a été estimée à partir d'une photographie et du logiciel Fiji, en étalant les thalles au maximum sur une surface blanche (SCHINDELIN *et al.*, 2012). La masse sèche a été déterminée par déshydratation des échantillons à 60 °C durant 48 h. Afin d'observer les effets du cycle de marée sur la production primaire, deux expérimentations ont été effectuées pour *F. serratus* et *F. spiralis* au cours des différentes saisons. Ces mesures ont été réalisées de telle manière à ce que le midi solaire se positionne, soit au moment de l'émersion (expérimentation centrée émersion), soit au cours de l'immersion (expérimentation centrée immersion). Les résultats obtenus doivent permettre de comprendre l'effet d'une exposition prolongée des individus de *Fucus* aux *maxima* de luminosité et à l'environnement aérien, conditions propices à l'apparition des phénomènes de photoinhibition.

2.2.2 Mesures à l'immersion

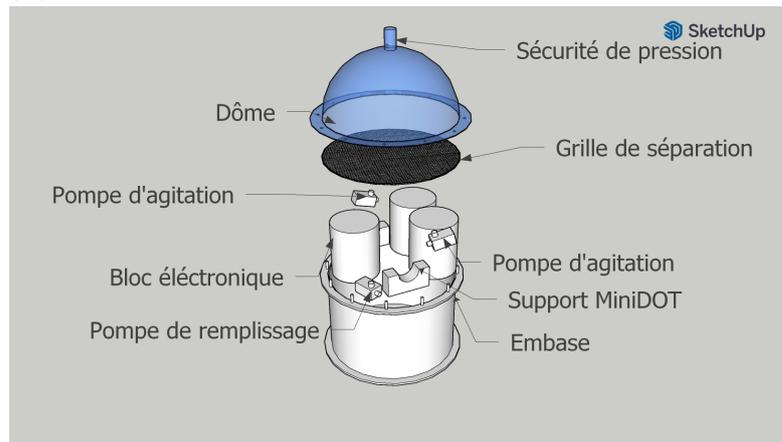
Les mesures *in situ* de la production primaire ont été réalisées à l'aide de système de chambres benthiques fabriquées lors de la première année de thèse (figure 2.1A). Ces systèmes ont été réalisés à partir d'un premier prototype mis au point au sein du laboratoire par GEVAERT *et al.* (2011) permettant la mesure automatisée de la concentration en O₂. Cependant, l'encombrement de ce système (masse totale de 80 kg) ne permettait pas un déploiement facile et en triplicata sur le terrain. Pour réduire l'encombrement et permettre la réplication des mesures, le système a été miniaturisé au cours de cette thèse. L'automatisation des nouvelles chambres benthiques est assurée par un microcontrôleur de type Arduino, dont les différentes séquences de codage permettent de régler la durée des phases d'incubation et de renouvellement. Les chambres sont constituées de deux parties, pour un volume d'eau total de 16 L. L'embase, faite d'un cylindre de PVC de 30 cm de diamètre pour 20 cm de haut, a été réalisée de manière à contenir la totalité de la partie électronique, nécessaire au bon fonctionnement

du système (figure 2.1B). La partie électronique est constituée de trois enceintes étanches en PVC contenant l'ensemble des accumulateurs, assurant une autonomie de plus de 12 h au système, ainsi que de trois pompes. La première pompe, dédiée au remplissage de l'enceinte, est directement reliée au milieu extérieur, et un filtre en nylon (500 μm) permet de limiter au maximum l'entrée de particules et d'organismes au sein du milieu de mesure. Les deux autres pompes, placées dans la partie supérieure du cylindre en PVC, ont permis l'homogénéisation efficace du milieu, afin d'éviter toute zone sans agitation. Pour s'assurer de cela, des tests ont été réalisés en laboratoire avec du colorant, dans le but de vérifier l'homogénéisation complète du milieu. La mise en route de la partie électronique est déclenchée par un capteur de présence d'eau placé au sommet des chambres benthiques. La seconde partie, constituée d'un dôme en Plexiglas de 30 cm de diamètre, permet d'isoler les échantillons du milieu extérieur tout en laissant passer le rayonnement solaire. Sur la partie supérieure du dôme, une sortie permet l'évacuation de l'eau lors du renouvellement du milieu. Les deux parties sont séparées par une grille permettant de maintenir les individus dans la partie claire (dôme), afin qu'ils soient exposés aux conditions d'éclairement *in situ* et éviter leur passage dans l'embase qui n'est pas exposée aux mêmes intensités lumineuses. L'effet du Plexiglas sur la quantité et la qualité de lumière au sein de la chambre de mesure a été testé par GEVAERT *et al.* (2011), et les résultats obtenus ont montré que la qualité du spectre n'était pas impactée par le dôme et que seul 8 % de la lumière était absorbé. La fixation entre les deux parties est assurée par des tiges filetées en inox présentes sur la partie inférieure des systèmes et verrouillée par des écrous dits « à ailettes » après positionnement de la partie supérieure. L'étanchéité du milieu d'incubation a été assurée par la présence d'un joint dans la partie inférieure du système. L'ensemble du système est protégé par une armature en inox, permettant à la fois d'assurer une protection contre d'éventuels débris dérivants, mais également la fixation au travers de pitons préalablement scellés dans le substrat. Le suivi de la concentration en O_2 a été mesuré par un capteur optique autonome (MiniDO2T, PME) permettant une fréquence d'acquisition à raison d'une mesure toutes les minutes durant la totalité de l'expérimentation (jusqu'à 9 h). Au cours des expérimentations, les mesures sont effectuées par des séries d'incubations séparées par des phases de

renouvellement du milieu, programmées en amont de l'expérience.



(A)



(B)

FIGURE 2.1 – Représentation des chambres benthiques de mesure à l'immersion. (A) photographie des chambres benthiques déployées sur le terrain, (B) représentation schématique des chambres de mesures benthiques à l'immersion.

La durée du renouvellement (10 min) a été choisie afin que la totalité du milieu soit renouvelée au cours de cette phase, tandis que la durée d'incubation a été fixée à 12 min, période permettant l'obtention d'une mesure fiable. Enfin,

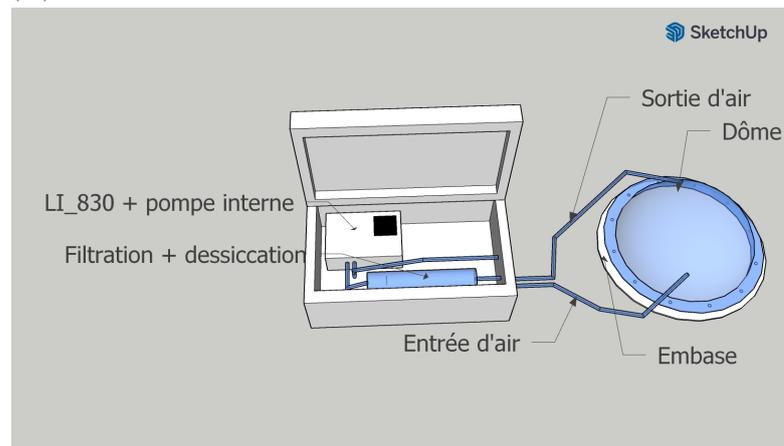
les données ont été exprimées en flux d'O₂ (en $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) en déterminant la pente de la droite de régression de la concentration en O₂ en fonction du temps. Les données obtenues à l'immersion en $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$ ont été exprimées en concentration de carbone en $\mu\text{mol C h}^{-1}$ en utilisant les relations établies en laboratoire et présentées dans le chapitre précédent (1). Les résultats obtenus ont ensuite été normalisés par la masse sèche des individus utilisés au cours de la mesure.

2.2.3 Mesures à l'émersion

Les mesures à l'émersion ont été effectuées grâce à l'utilisation de chambres benthiques, basées sur le modèle développé par MIGNÉ *et al.* (2002) (figure 2.2A). Ces chambres, constituées d'un dôme en Plexiglas de 40 cm de diamètre pour un volume utile de 15,9 L permettent d'isoler, au sein d'un circuit fermé, un ou plusieurs individus complets de macroalgue, prélevé directement sur le terrain (figure 2.2B). Un flux d'air constant est assuré par une pompe, d'un débit de 1 L min^{-1} , et permet l'homogénéisation du milieu ainsi que l'alimentation en air du système de mesure. Ce système est constitué d'un analyseur de CO₂ gazeux (LiCor Li-830) raccordé à un boîtier d'acquisition (LiCor Li-1400). Le Li-830 est basé sur le principe de l'analyseur de gaz infrarouge (IRGA), qui permet de déterminer la concentration de CO₂ présent dans le milieu. La vapeur d'eau ayant les mêmes propriétés optiques d'absorption, il est nécessaire d'assécher l'air en plaçant une colonne de dessiccation entre la chambre de mesure et l'entrée du capteur. Au cours de l'expérimentation, l'évolution de la concentration en CO₂ a été suivie au cours d'incubations successives de 10 min. Entre chaque incubation, le milieu a été renouvelé par ouverture des chambres pour éviter les potentiels effets de l'augmentation de la température et de la réduction de la concentration en CO₂ sur le métabolisme des individus. Les flux de CO₂ (en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ h}^{-1}$) ont été calculés pour chaque incubation en déterminant la pente de la droite de régression de la concentration en CO₂ en fonction du temps. Les résultats obtenus ont ensuite été ramenés à la masse sèche des individus utilisés. À partir des mesures de flux de CO₂ acquise *in situ* à l'émersion et de mesures de l'intensité lumineuse, des courbes P-E ont été établies.



(A)



(B)

FIGURE 2.2 – Représentation des chambres benthiques de mesure à l'émergence. (A) photographie des chambres benthiques déployées sur le terrain, (B) représentation schématique des chambres de mesure benthiques à l'émergence.

Afin de rendre compte des phénomènes de photoinhibition observée au cours des différentes expérimentations, les courbes P-E ont été ajustées en utilisant l'équation décrite par EILERS et PEETERS (1988) et les paramètres photosynthétiques déterminés selon le protocole précédemment décrit (1.2).

2.2.4 Bilan de production à l'échelle de la journée

Afin d'obtenir un bilan annuel de la production primaire chez les macroalgues, il est nécessaire d'utiliser des approches de modélisation, le suivi en continu de la production primaire *in situ* n'étant pas réalisable. Ces approches de modélisation sont basées sur la simulation des données environnementales (durée d'ensoleillement, intensité lumineuse, etc.) au travers de différentes formules fournies par KIRK (2011). L'approche de modélisation utilisée a été initialement établie par BORDEYNE *et al.* (2020) et adaptée à notre zone d'étude, notamment la méthode de calcul de la production primaire qui se base ici sur les travaux de EILERS et PEETERS (1988) afin de tenir compte des effets de la photoinhibition observée lors des mesures *in situ* (équation 2.1).

$$P = P_m \times \frac{(2 + \omega) \times \frac{I_t}{I_m}}{\left(\frac{I_t}{I_m}\right)^2 + \omega \times \frac{I_t}{I_m} + 1} \quad (2.1)$$

où P la production, exprimée en flux de carbone, P_m la production maximale, I_t l'intensité à l'instant t , I_m l'intensité optimale. ω se calcule selon la formule suivante (équation 2.2) :

$$\omega = \frac{I_t}{I_k} - 2 \quad (2.2)$$

La production primaire journalière a été calculée à partir de ces données environnementales et des paramètres des courbes P-E (I_k , I_m et P_m) préalablement établis en laboratoire pour les données à l'immersion et *in situ* pour l'émersion. Dans le même temps, les bilans de production ont également été établis au travers des mesures *in situ* et comparés à ceux obtenus par l'approche de modélisation. Cette comparaison permettra d'estimer les potentielles variations pouvant exister entre les mesures *in situ* et l'approche de modélisation.

2.2.4.1 Détermination de la hauteur d'eau

Afin d'obtenir un bilan de production précis à l'échelle de la journée des différentes espèces étudiées, il convient de connaître la hauteur de la colonne d'eau présente au-dessus des espèces en fonction de la journée. Pour cela, la position marégraphique des différentes espèces a été déterminée à partir de

mesures *in situ*, et les résultats suivants ont été obtenus :

- *P. canaliculata* = 7,4 m
- *F. spiralis* = 6,8 m
- *F. serratus* = 2,9 m
- *S. latissima* = 1,9 m

La hauteur de la colonne à l'instant t a été obtenue à partir des données du marégraphe du port de Boulogne sur Mer (<https://data.shom.fr/donnees/refmar/111>) fournit pour le zéro des cartes marines (h_e). Pour chaque espèce, la hauteur de la colonne d'eau présente au-dessus de la ceinture à l'instant t a été déterminée par l'équation 2.3 :

$$z = h_e - h \quad (2.3)$$

avec h la position marégraphique de l'espèce considérée.

2.2.4.2 Détermination de l'intensité lumineuse à l'émersion

La détermination de l'intensité lumineuse théorique au cours de la journée a été déterminée au travers de l'équation 2.4 (KIRK, 2011) :

$$E_{th(d,t)} = E_{o(d)} \times \sin \frac{\pi \times t}{DL_{(d)}} \quad (2.4)$$

avec $E_{o(d)}$, la valeur de l'éclairement théorique maximale du jour d (d = jour julien, variant de 0 au 1^{er} janvier à 364 au 31 décembre) et $DL_{(d)}$, la durée du jour d , à savoir la durée durant laquelle le soleil est situé au-dessus de l'horizon.

Le calcul de l'éclairement maximal théorique du jour d est basé sur la trajectoire elliptique de notre planète autour du soleil. La formule utilisée ici est extraite des travaux de thèse de BORDEYNE (2016), les valeurs maximales et minimales de E_o relevées étant identiques ($2\,200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et $700 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement). La valeur de E_o au jour d a été déterminée à partir de l'équation sinusoïdale (équation 2.5) ajustée aux deux valeurs précédemment mesurées, au travers des constantes 1 450 et 750 :

$$E_{o(d)} = 1450 + 750 \times \sin \left(\frac{2 \times \pi}{365} \times d + 4,667 \right) \quad (2.5)$$

La durée du jour est quant à elle fonction du jour de l'an considéré (d) et a été déterminé à partir de l'angle d'incidence de la lumière au zénith du jour d (δ) et de la latitude ϕ du site d'étude ($50^{\circ}45'N$), selon l'équation 2.6 :

$$DL = 0,133 \times \arccos(-\tan \phi \times \tan \delta) \quad (2.6)$$

La détermination de l'angle d'incidence de la lumière au zénith au jour d est déterminé par l'équation équation 2.7 :

$$\begin{aligned} \delta = & 0,39637 - 22,9133 \times \cos\left(360 \times \frac{d}{365}\right) + 4,02543 \times \sin\left(360 \times \frac{d}{365}\right) \\ & - 0,3872 \times \cos\left(2 \times 360 \times \frac{d}{365}\right) + 0,052 \times \sin\left(2 \times 360 \times \frac{d}{365}\right) \end{aligned} \quad (2.7)$$

2.2.4.3 Détermination de l'intensité lumineuse lors de l'immersion

À l'immersion, l'intensité lumineuse reçue par les individus varie en fonction de la colonne d'eau et de la turbidité des masses d'eau, et représente donc une fraction de l'intensité lumineuse disponible juste sous la surface. Cette intensité lumineuse, notée $I_{s(t)}$ est une résultante des phénomènes de réflexion et se calcule selon la formule suivante (équation 2.8) :

$$E_{s(t)} = E_{th(t)} \times (1 - r) \quad (2.8)$$

avec $E_{th(t)}$, l'intensité lumineuse en surface et r , le coefficient de réflexion à l'interface air-eau. En considérant l'eau comme une surface non agitée plane, et un rapport de 1,33 entre la vitesse de propagation de la vitesse de la lumière dans l'eau et dans l'air, ce coefficient a été calculé à partir de l'équation 2.9 :

$$r = \frac{1}{2} \times \frac{\sin^2(\theta_a - \theta_w)}{\sin^2(\theta_a + \theta_w)} + \frac{1}{2} \times \frac{\tan^2(\theta_a - \theta_w)}{\tan^2(\theta_a + \theta_w)} \quad (2.9)$$

où θ_a représente l'angle d'incidence de la lumière dans l'air et θ_w , l'angle de transmission de la lumière dans l'eau. La lumière pénétrant dans la colonne d'eau jusqu'au substrat a ensuite été calculée à l'aide de la loi de Beer-Lambert

(équation 2.10) :

$$E_{(t)} = E_{s(t)} \times \exp(-k_{(t)} \times z_{(t)}) \quad (2.10)$$

avec $z_{(t)}$ la hauteur de la colonne d'eau au-dessus du substrat à l'instant t , déterminé par l'équation 2.3 et $k_{(t)}$ le coefficient d'atténuation de la lumière dans l'eau de mer. Ce coefficient a été déterminé à l'aide de mesure *in situ*, au cours desquelles deux enregistreurs de l'intensité lumineuse (UA-002-64 HOBO Waterproof Temperature/Light Pendant Data Logger, Hobo®) ont été utilisés. Un des enregistreurs a été placé sur le toit de la station marine de Wimereux, le second ayant été disposé sur l'estran de Wimereux face à la station marine. Ce dernier a été installé au cours des marées de vives-eaux, afin qu'il se situe au niveau de la ceinture à *S. latissima*. Le coefficient d'atténuation a été calculé en réalisant le ratio entre les mesures de ces deux enregistreurs pour une hauteur d'eau de 1 m au-dessus du capteur immergé (BORDEYNE, 2016).

2.2.5 Analyses statistiques

Le test de Kruskal-Wallis a été utilisé afin de tester les variations des paramètres photosynthétiques et des bilans de production entre les différentes espèces et entre les différentes saisons. Le test donne une statistique H_{kw} qui a été comparée aux valeurs critiques de la table de distribution du χ^2 . Dans les cas où les différences obtenues s'avéraient significatives, un test post hoc de Dunn a été effectué pour établir les différences significatives par paires.

2.2.6 Bilan des expérimentations en fonction des espèces et de la saison

Au cours du mois de juillet, une défaillance des chambres benthiques à l'immersion n'a pas permis de finaliser l'ensemble des mesures, et notamment l'acquisition de données pour *F. serratus* au cours de l'expérimentation centrée sur l'émersion. Les conditions météorologiques du mois de novembre, et spécifiquement les conditions pluvieuses, n'ont pas permis l'acquisition de mesures à l'émersion, à l'exception de *F. spiralis* centrée sur l'émersion. Différents problèmes techniques ont également été rencontrés au cours des expérimentations.

Ainsi, des fuites sont apparues sur certaines chambres benthiques à l'immersion au cours des mois de juillet et novembre, empêchant une acquisition de données en triplicata sur la totalité des expérimentations. De même, au cours du mois de février, les basses températures ont entraîné une rétractation non prévue des matériaux, qui a engendré l'apparition de défaut d'étanchéité sur certaines d'entre elles. Au cours de certaines expérimentations des mois de février et mai, un dysfonctionnement des enregistreurs des éclairements à l'immersion a obligé l'utilisation d'enregistreurs alternatifs, dont les données ont été acquises en lx, et la conversion de ces données en rayonnement photosynthétiquement utilisable (PAR). Afin de faciliter la lecture des résultats et d'avoir une vue d'ensemble des mesures réalisées en fonction des espèces et de la saison, un tableau récapitulatif est présenté ci-dessous (tableau 2.1).

TABLEAU 2.1 – Résumé des différentes mesures effectuées en fonction de la saison et pour les différentes espèces étudiées. Les cellules en vert indiquent les données acquises lors des mesures *in situ*, en rouge, l'absence de données et en jaune, les données reconstruites après les mesures *in situ*.

Mois	Espèce	Manip	expérimentation centrée émerision		expérimentation centrée émerision	
			Lumière	Donnée production	Lumière	Donnée production
Février	<i>P. canaliculata</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Jaune	Vert
	<i>F. spiralis</i>	Centrée émerision	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. spiralis</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée émerision	Vert	Vert	Vert	Vert
Mai	<i>S. latissima</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Jaune	Vert
	<i>F. spiralis</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. spiralis</i>	Centrée émerision	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Vert	Vert
Juillet	<i>F. serratus</i>	Centrée émerision	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée émerision	Vert	Vert	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée émerision	Vert	Vert	Rouge	Rouge
	<i>S. latissima</i>	Centrée immersion	Vert	Vert	Vert	Vert
Novembre	<i>F. spiralis</i>	Centrée immersion	Rouge	Rouge	Rouge	Rouge
	<i>F. spiralis</i>	Centrée émerision	Rouge	Rouge	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée immersion	Rouge	Rouge	Vert	Vert
	<i>F. serratus</i>	Centrée émerision	Rouge	Rouge	Vert	Vert

2.3 Résultats

2.3.1 Évolution saisonnière de la production primaire

2.3.1.1 Suivi saisonnier et effet des périodes d'émergence sur la production primaire de *F. spiralis* et *F. serratus*

Les résultats du suivi saisonnier de la production primaire chez les deux espèces de Fucus (*F. spiralis* et *F. serratus*) sont présentés par saison dans quatre ensembles de figures (figure 2.3 à figure 2.6). Au cours des expérimentations du mois de février (figure 2.3), une augmentation de la photosynthèse a été mesurée, en lien avec l'augmentation de l'intensité lumineuse, à l'exception de l'expérimentation réalisée sur *F. serratus*, et dont l'immersion est centrée sur le midi solaire (figure 2.3C). En effet, pour cette expérimentation, une diminution de la production primaire nette a été observée durant la phase d'immersion à partir de $450 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ alors que l'éclairage continu d'augmenter. Cependant, en fin de journée, les diminutions de l'intensité lumineuse ont été accompagnées par une augmentation des valeurs de production primaire nette. Les résultats obtenus ont également permis de mettre en évidence une différence dans les valeurs maximales de production primaire nette atteintes au cours de l'expérimentation en fonction du positionnement de la phase d'émergence au cours de la journée, avec des valeurs supérieures pour les mesures dont la période d'émergence est centrée sur le midi solaire. En effet, pour *F. spiralis*, une valeur maximale de production de $108,33 \pm 17,23 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ a été relevée pour l'expérimentation dont l'immersion est centrée sur le midi solaire (figure 2.3A), contre $124,34 \pm 23,23 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ lorsque l'émergence est centrée sur le midi solaire (figure 2.3B). La même observation a été faite pour *F. serratus*, avec respectivement $97,97 \pm 5,99 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ (figure 2.3C) et $143,17 \pm 22,73 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$ (figure 2.3D).

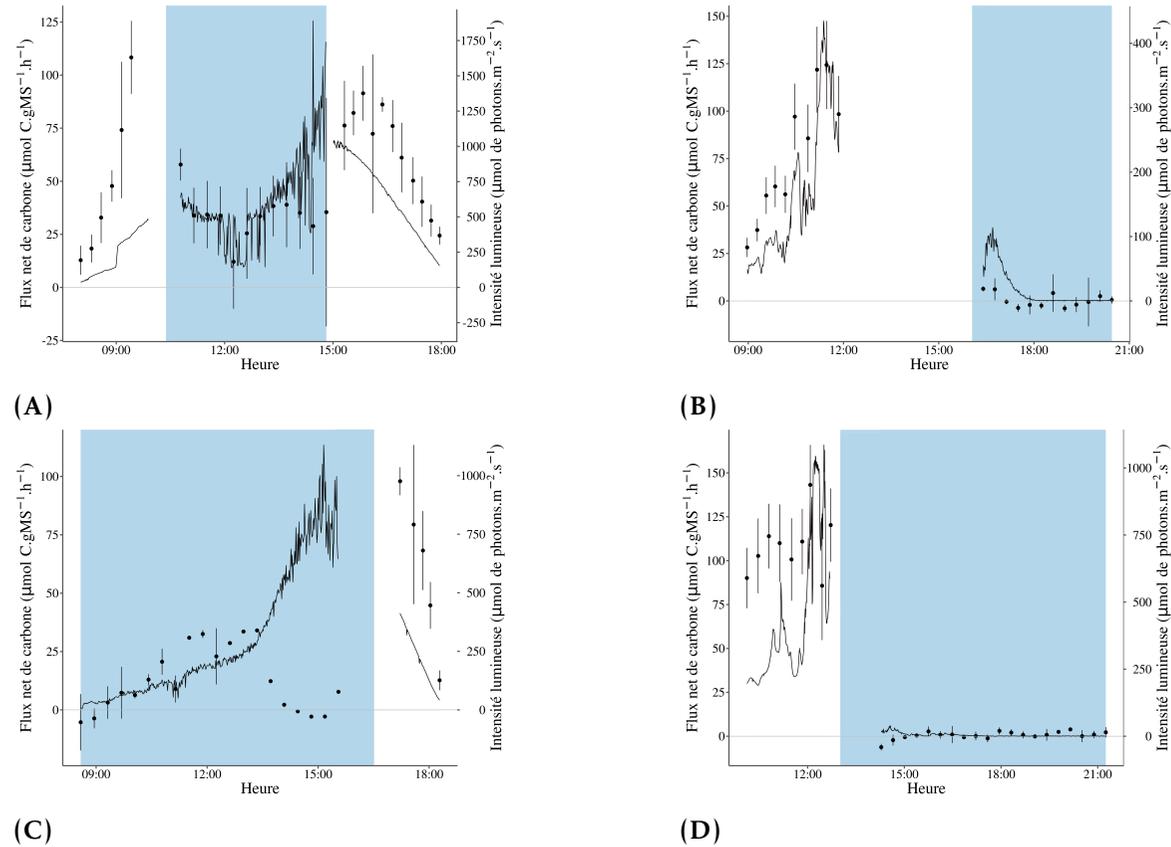


FIGURE 2.3 – Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (–) pour le mois de février. (A) *F. spiralis* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire, (B) *F. spiralis* dont l’émersion est centrée sur le midi solaire, (C) *F. serratus* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire et (D) *F. serratus* dont l’émersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d’immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l’écart-type ($n = 3$).

Pour les expérimentations réalisées durant le mois de mai, deux tendances ont été observées dans l'évolution journalière de la production primaire nette *in situ* (figure 2.4). Tout d'abord, au cours des expérimentations dont l'immersion est centrée sur le midi solaire, les valeurs de production primaire ont augmenté en lien avec l'augmentation de l'intensité lumineuse. Ensuite, dans le cas où l'émersion était centrée sur le midi solaire, une diminution rapide des flux nets de carbone a été observée en lien avec l'augmentation de l'intensité lumineuse, et ce, chez les deux espèces de *Fucus* étudiées. En effet, *F. spiralis* a montré une diminution des valeurs de flux net de carbone pour une intensité lumineuse de $1\,000\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$, tandis que chez *F. serratus*, la diminution a été observée dès la première mesure, effectuée pour une intensité lumineuse de $1\,235\ \mu\text{mol photons m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$. Ces diminutions ont été observées durant le début de l'immersion chez les deux espèces, et ce, jusqu'à des valeurs de flux négatives. Au cours des périodes d'immersion, aucune augmentation des flux n'a été observée, que ce soit chez *F. spiralis* ou *F. serratus*. De même que pour les expérimentations réalisées au cours du mois de février, les valeurs maximales de production nette relevées au cours des expérimentations dont l'émersion est centrée sur le midi solaire ont été supérieures à celles obtenues lorsque l'immersion est centrée sur le midi solaire pour *F. spiralis*. En effet, la valeur maximale de production nette mesurée pour les expérimentations dont l'immersion est centrée sur le midi solaire a été de $67,22 \pm 18,75\ \mu\text{mol C g MS}^{-1}\ \text{h}^{-1}$ (figure 2.4A) contre $95,04 \pm 15,32\ \mu\text{mol C g MS}^{-1}\ \text{h}^{-1}$ pour les expérimentations dont l'émersion est centrée sur le midi solaire (figure 2.4B). Le phénomène inverse a été observé pour les mesures réalisées sur *F. serratus*, avec une valeur maximale de production primaire nette mesurée supérieure lors des mesures dont l'immersion est centrée sur le midi solaire, avec des valeurs de $90,02 \pm 0,13\ \mu\text{mol C g MS}^{-1}\ \text{h}^{-1}$ (figure 2.4C), tandis que la valeur maximale mesurée pour les expérimentations dont l'émersion est centrée sur le midi solaire a été de $60,98 \pm 39,72\ \mu\text{mol C g MS}^{-1}\ \text{h}^{-1}$ (figure 2.4D). Enfin, une diminution des valeurs maximales obtenues a été mesurée, quelles que soit l'espèce ou la période de mesure, entre les données acquises en février et en mai.

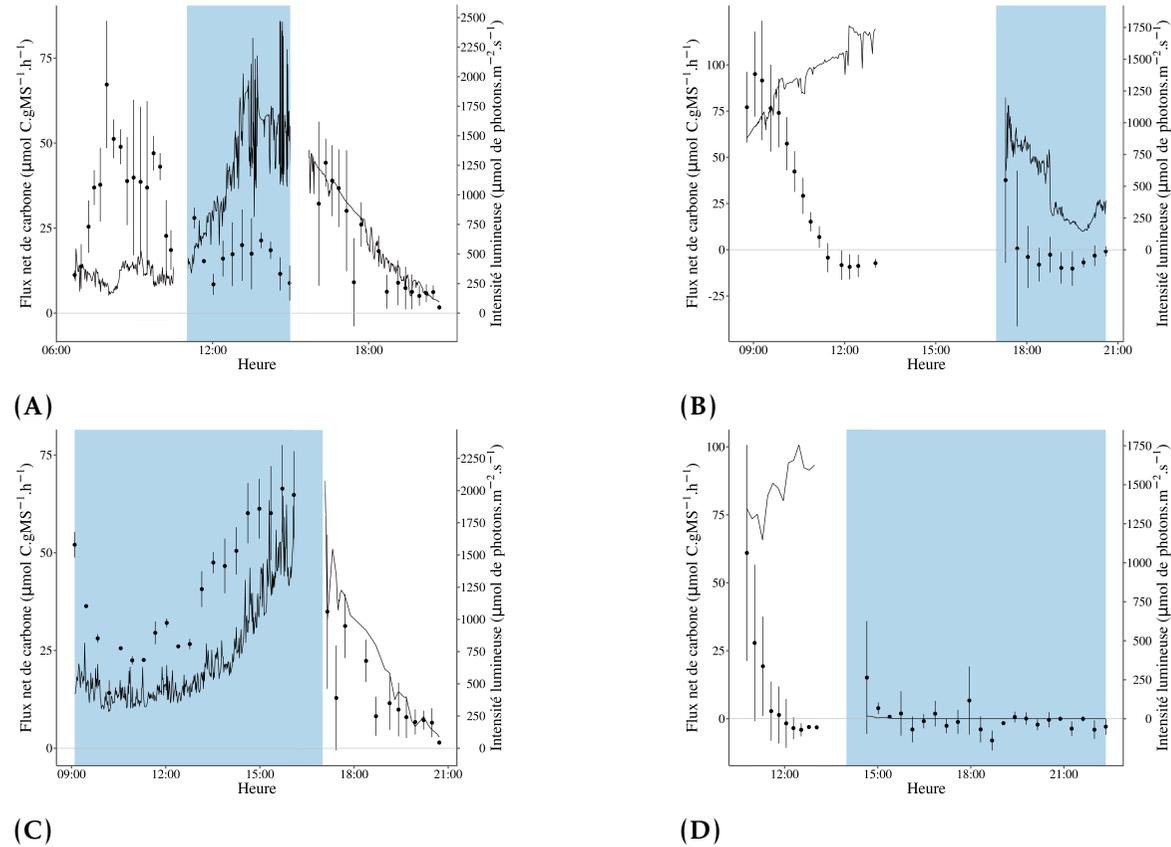


FIGURE 2.4 – Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (–) pour le mois de mai. (A) *F. spiralis* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire, (B) *F. spiralis* dont l’émersion est centrée sur le midi solaire, (C) *F. serratus* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire et (D) *F. serratus* dont l’émersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d’immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l’écart-type ($n = 3$).

Les résultats du suivi de production réalisés au cours du mois de juillet sont présentés dans la figure 2.5. Chez *F. spiralis*, une augmentation des flux nets de carbone a été observée avec l'augmentation de l'intensité lumineuse. Ainsi, lorsque les individus sont émergés au cours du midi solaire (figure 2.5B), les valeurs de flux nets de C maximum sont de $96,56 \pm 5,14 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour une intensité lumineuse de $952 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, tandis que lorsque les individus sont immergés lors du midi solaire (figure 2.5A), la valeur maximale de production nette est de $87,66 \pm 21,75 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour une intensité lumineuse de $622 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Lorsque les individus sont émergés durant le midi solaire (figure 2.5B), les valeurs de flux nets de carbone ont montré une diminution importante, traduisant la mise en place de mécanismes de photoinhibition, pour atteindre des valeurs négatives au cours de la période d'émergence. Aucune augmentation des valeurs de flux nets n'a été mesurée lors de la période d'immersion faisant suite à la phase d'émergence. Pour les mesures acquises lorsque l'immersion des individus était centrée sur le midi solaire, une diminution des flux nets de C au cours de la période d'émergence à partir de $622 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a été observée, synonyme de photoinhibition. Contrairement aux expérimentations où l'émergence était centrée sur le midi solaire, les flux nets de C n'ont ici pas atteint de valeurs négatives. Durant la période d'immersion, les flux nets de carbone ont montré une augmentation jusqu'au maximum précédemment atteint. Lors de la seconde période d'émergence, une diminution importante et rapide des flux a été observée, jusqu'à atteindre des valeurs de flux nets négatif en fin d'expérience. Pour les expérimentations réalisées sur *F. serratus*, une augmentation des flux de C a été observée, en lien avec l'augmentation de l'intensité lumineuse, jusqu'à une valeur de production de $104,84 \pm 4,23 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (figure 2.5C). Tout comme pour *F. spiralis*, une diminution importante des flux de C a été observée à la suite de la phase d'immersion jusqu'à une valeur proche de 0 ($7,76 \pm 6,09 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

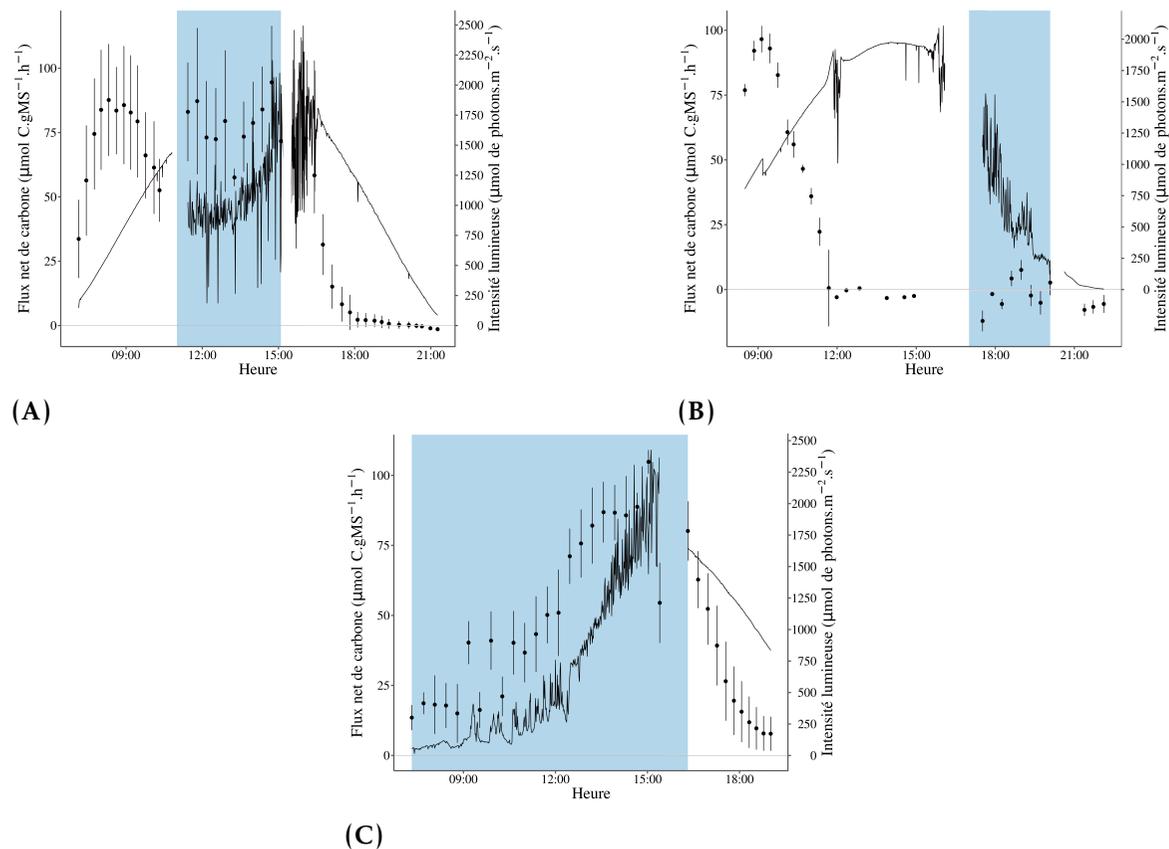
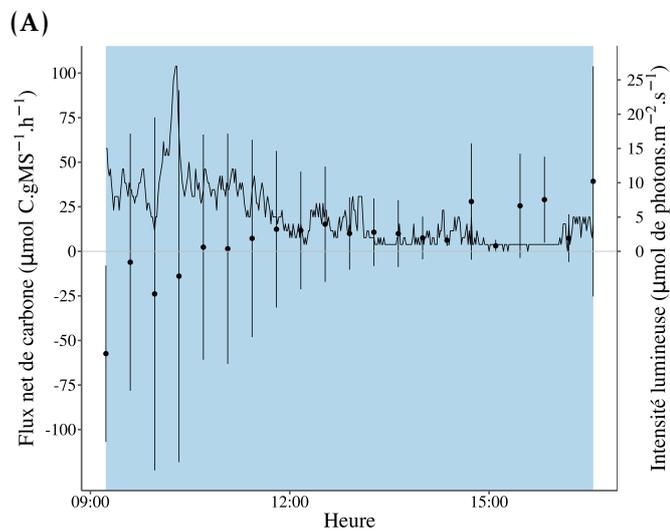
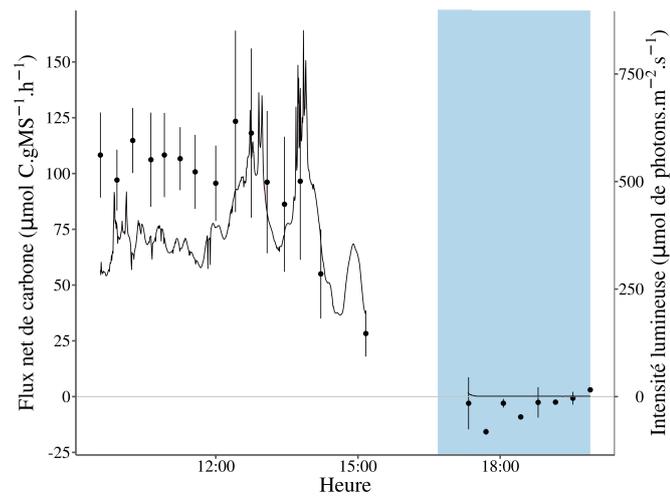


FIGURE 2.5 – Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (–) pour le mois de juillet. (A) *F. spiralis* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire, (B) *F. spiralis* dont l’émersion est centrée sur le midi solaire et (C) *F. serratus* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d’immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l’écart-type ($n = 3$).

Les mesures de production primaire acquises en novembre sont présentées dans la figure 2.6. Au cours de l'expérience menée sur *F. spiralis*, les variations des flux de C ont suivi l'évolution de l'intensité lumineuse, avec notamment une diminution des flux en fin d'émersion, en lien avec la diminution des valeurs d'intensité lumineuse (figure 2.6A). La valeur maximale de flux net de C a été de $123,37 \pm 36,66 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$, valeur identique à celle relevée au cours du mois de février. Au cours de la période d'immersion suivant l'émersion, les mesures de flux nets de C ont montré des valeurs de flux négatives, en lien avec les faibles intensités lumineuses relevées ($10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Pour les expérimentations réalisées chez *F. serratus*, une augmentation des flux nets de C a été observée en lien avec la diminution de l'intensité lumineuse (figure 2.6B). En effet, au début de la phase d'émersion, les flux nets de C ont été négatifs, avant de devenir positifs pour une intensité lumineuse de $8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Au cours de cette expérience, la valeur de flux nets maximale mesurée a été de $39,28 \pm 64,59 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

2.3.1.2 Comparaison de la production primaire à l'immersion et à l'émersion avec les espèces des plu hauts (*P. canaliculata*) et des plus bas (*S. latissima*) niveaux

La comparaison des mesures de production avec les espèces des plus hauts niveaux (*P. canaliculata*) et des plus bas niveaux (*S. latissima*) a été réalisée au cours des mois de février et juillet, mois les plus contrastés en termes de conditions environnementales. En effet, au cours du mois de février, les individus ont été exposés à des intensités lumineuses, mesurées à l'émersion, ne dépassant pas les $1\,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, tandis que les intensités lumineuses relevées au cours du mois de juillet ont atteint les $2\,200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La durée journalière d'ensoleillement a également varié entre les deux périodes de mesures, avec, au cours du mois de février, une durée d'ensoleillement totale de 623 min, tandis qu'elle a été de 953 min pour le mois de juillet. Les expérimentations ont été réalisées de façon à ce que les espèces soient immergées durant le midi solaire, la ceinture à *S. latissima* n'étant immergée qu'au cours de ces périodes. Au cours du mois de février, la ceinture à *P. canaliculata* a été



(B)

FIGURE 2.6 – Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (–) pour le mois de novembre. (A) *F. spiralis* dont l'émergence est centrée sur le midi solaire et (B) *F. serratus* dont l'immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleue représente les mesures réalisées au cours de la période d'immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$).

immergée 38 % du temps d'ensoleillement, contre 23 % au cours du mois de février, la ceinture à *F. spiralis* est passée de 42 % d'immersion sur la durée totale d'ensoleillement en février, à 26 % au cours du mois de juillet, tandis que la ceinture à *S. latissima* a été immergée 89 % au cours du mois de février, contre

69 % au cours du mois de juillet. Pour *F. serratus*, le phénomène inverse a été observé, avec 89 % d'immersion au cours de la journée au mois de février contre 90 % au cours du mois de juillet. Concernant *F. serratus* et *F. spiralis*, les résultats obtenus ont été présentés dans la partie précédente (2.3.1.1).

Quant à l'évolution des flux de carbone, une tendance similaire, au cours des mois de février et de juillet, a été observée entre les espèces, avec des valeurs de production plus importante chez les espèces de bas niveau que chez les espèces localisées dans la partie supérieure de l'estran. En effet, en février, la valeur de production la plus élevée atteinte par *P. canaliculata* été de $62,59 \pm 37,96 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ alors qu'elle a atteint $191,18 \pm 57,48 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour *S. latissima* (figure 2.7). En juillet, le même constat a été fait, avec une production maximale à $87,14 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour *P. canaliculata* tandis qu'elle a atteint $175,75 \pm 0,91 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ chez *S. latissima* (figure 2.8).

Au cours du mois de février, l'augmentation de l'intensité lumineuse au cours de la journée a toujours été accompagnée d'une augmentation de la production. Dans le cas de l'expérimentation réalisée au cours du mois de juillet, les résultats acquis pour *P. canaliculata* ont montré une diminution de la production à partir d'un certain seuil d'intensité lumineuse. En effet, à partir de $698 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, une diminution de la production a été observée, jusqu'à atteindre des valeurs de production négatives à partir de $1\ 500 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Une augmentation des valeurs de production a été observée au cours de la phase d'immersion, avec un retour aux valeurs maximales au cours de la phase d'émersion. Suite à la phase d'immersion, une nouvelle diminution de la production a été mesurée durant l'émersion des individus, avec des valeurs de production nette négatives. Au cours du mois de juillet, les valeurs de production maximales ont été atteintes au cours de l'immersion. Ainsi, *P. canaliculata* a atteint une valeur maximale de production de $87,14 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ au cours de l'immersion contre $71,810 \pm 0,042 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$ au cours de l'émersion.

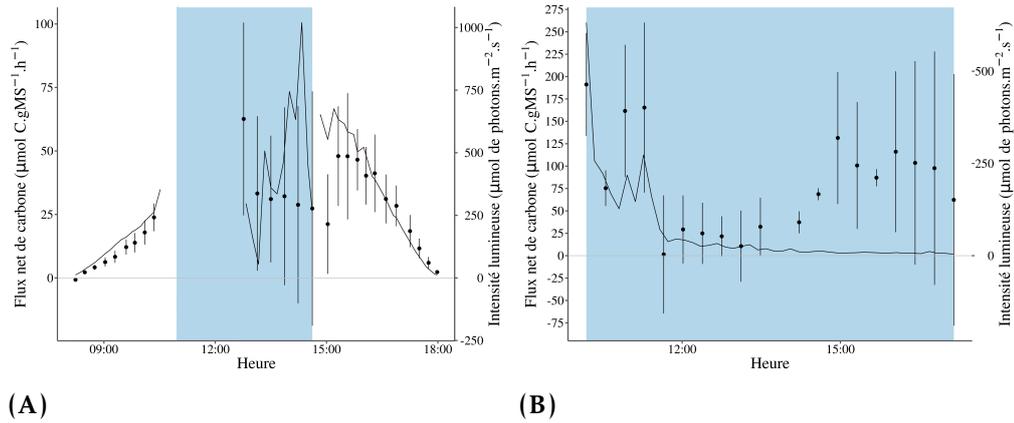


FIGURE 2.7 – Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (–) pour le mois de février, pour deux espèces d’Ochrophyta. (A) *P. canaliculata* et (B) *S. latissima* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d’immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l’écart-type ($n = 3$).

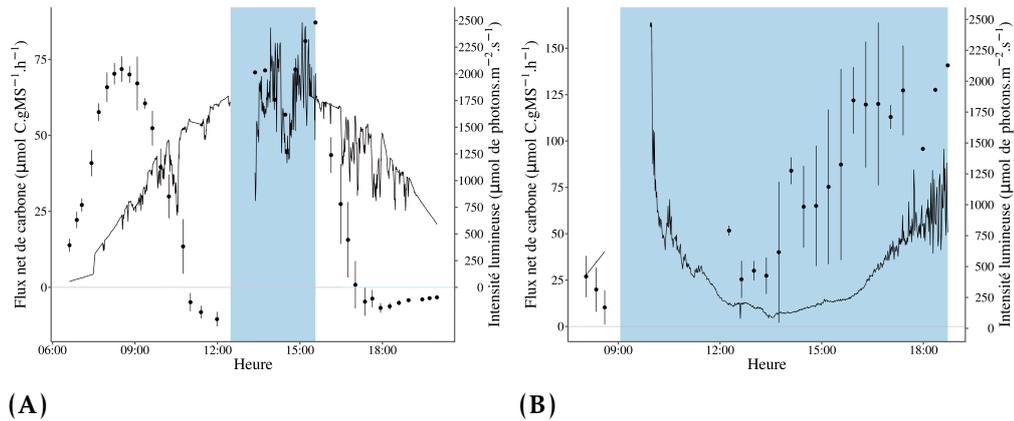


FIGURE 2.8 – Évolution journalière des flux nets de carbone ($\mu\text{mol g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (●) et de la luminosité en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (–) pour le mois de juillet, pour quatre espèces d’Ochrophyta. (A) *P. canaliculata* et (B) *S. latissima* dont l’immersion est centrée sur le midi solaire. La zone en bleu représente les mesures réalisées au cours de la période d’immersion. Les données de flux nets de carbone sont représentées par la moyenne \pm l’écart-type ($n = 3$).

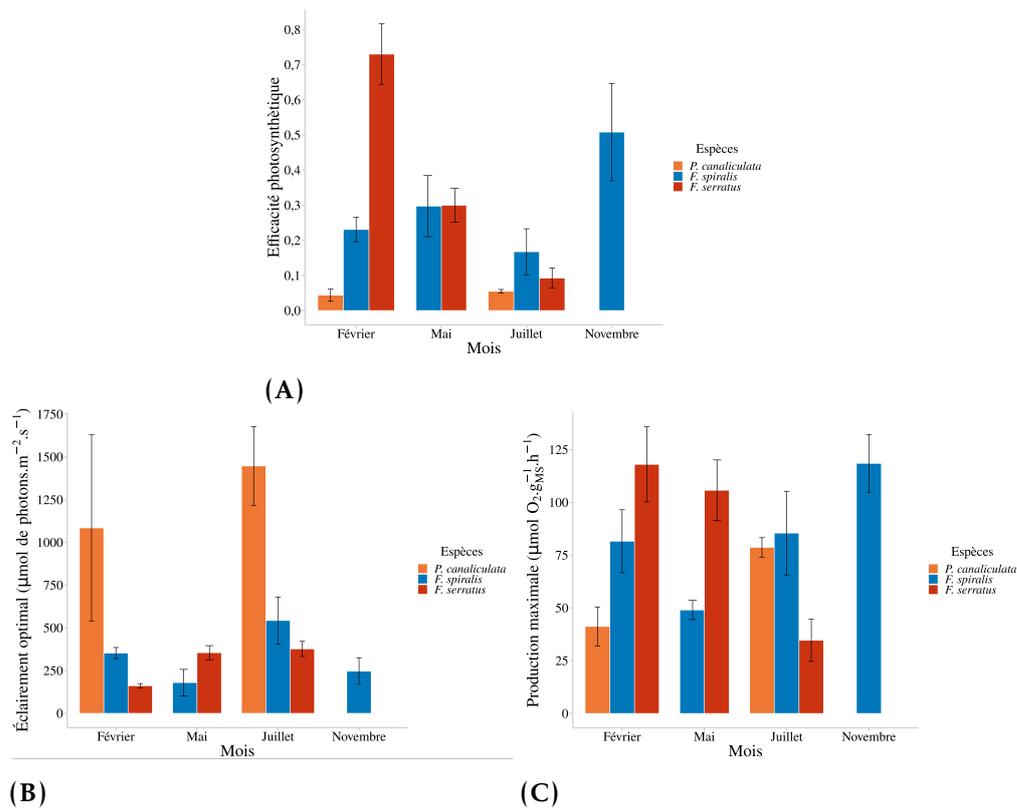


FIGURE 2.9 – Variations saisonnières des paramètres photosynthétiques à l'émergence pour *P. canaliculata*, *F. spiralis* et *F. serratus* déterminés à partir de mesures *in situ*. (A) l'efficacité photosynthétique (α), est sans unités, (B) l'éclairement de début de saturation (E_k), est exprimé en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et (C) la valeur de production maximale en lumière saturante (P_{max}), est donnée en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Les valeurs représentent la moyenne \pm l'écart-type ($n = 3$).

2.3.2 Paramètres photosynthétiques des quatre espèces à l'émergence

Les paramètres photosynthétiques à l'émergence sont présentés dans la figure 2.9. Concernant les différences entre espèces, les résultats obtenus ont montré que l'efficacité photosynthétique (α) (figure 2.9A) et la production maximale (figure 2.9C) était significativement plus élevées que chez les espèces des bas niveaux ($p < 0,05$). Ces différences ont notamment été observées entre *F. serratus* et *P. canaliculata* au cours du mois de février ($K = -2,68$; $p = 0,0073$), avec un α 16 fois supérieure chez *F. serratus* ($0,73 \pm 0,09$ pour *F. serratus* et $0,04 \pm 0,02$

pour *P. canaliculata*). En juillet, des différences significatives de α ont été observées entre *F. spiralis* et *P. canaliculata* ($K = -2,53$; $p = 0,0113$) avec un α de $0,17 \pm 0,07$ pour *F. spiralis* et à $0,050 \pm 0,005$ chez *P. canaliculata*. Concernant les valeurs de production maximale, une différence significative a été mesurée entre *F. serratus* et *P. canaliculata* ($K = -2,68$; $p = 0,0073$), avec une production maximale supérieure chez *F. serratus* ($118,07 \pm 17,80 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$) par rapport à celle calculée chez *P. canaliculata* ($41,25 \pm 9,27 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Dans le cas de l'éclairement de début de saturation, le phénomène inverse a été mesuré, avec des valeurs significativement ($H_{kw} = 7,2$; $p = 0,027$) plus élevées dans le cas des espèces de hauts niveaux (figure 2.9B). Les mesures acquises pour *P. canaliculata* ont été en moyenne 4 fois supérieure que celles mesurées chez *F. serratus*.

Une évolution saisonnière des paramètres photosynthétiques a également été observée au cours de cette étude. Dans le cas du paramètre α une variation saisonnière a été observée entre les deux espèces de *Fucus* ($H_{kw} = 7,87$; $p = 0,049$ pour *F. spiralis* et $H_{kw} = 7,2$; $p = 0,027$ pour *F. serratus*), avec des valeurs de α plus faibles au cours de l'été. En effet, *F. spiralis* a montré une diminution significative dans les valeurs de α obtenu entre le mois de novembre et de juillet ($K = 2,72$; $p = 0,0066$), avec un α de $0,51 \pm 0,14$ en novembre et de $0,17 \pm 0,07$ au cours du mois de juillet. Dans le cas de *F. serratus*, cette diminution a pu être observée entre le mois de février et de juillet ($K = -2,68$; $p = 0,0073$), avec des valeurs de α de $0,73 \pm 0,09$ en février et de $0,09 \pm 0,03$ en juillet. Aucune différence significative saisonnière n'a été observée pour *P. canaliculata* ($H_{kw} = 0,429$; $p = 0,513$). Concernant l'éclairement de début de saturation, une augmentation significative a été observée entre les expérimentations effectuées pour le mois de février et de juillet ($p < 0,05$). Pour *P. canaliculata* les valeurs de I_k mesurées ont été de $1\ 085,29 \pm 544,26 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ au cours du mois de février et de $1\ 447,55 \pm 230,02 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ au cours du mois de juillet, tandis que les valeurs de I_k mesurées chez *F. serratus* ont été de $161,59 \pm 12,51 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ au cours du mois de février et de $377,14 \pm 44,34 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ au cours du mois de juillet. Finalement, seul *F. spiralis* a montré une évolution saisonnière significative de la production maximale au cours des expérimentations

($H_{kw} = 9,15$; $p = 0,027$). En effet, les valeurs mesurées en juillet ($377,14 \pm 44,34$ $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ont été significativement supérieures à celles obtenues au mois de mai ($179,35 \pm 77,47$ $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et au mois de novembre ($247,04 \pm 77,87$ $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Aucune différence saisonnière n'a été relevée pour *P. canaliculata* ($H_{kw} = 1,19$; $p = 0,275$) et *F. serratus* ($H_{kw} = 5,96$; $p = 0,051$).

2.3.3 Comparaison des bilans journaliers théoriques et mesurés

À partir des mesures réalisées *in situ*, des bilans de production primaire journalier ont été établis et les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 2.2. Les résultats acquis ont montré l'existence d'une différence significative entre les espèces uniquement au cours du mois de février et lors de l'expérimentation au cours de laquelle, l'émersion était centrée sur le midi solaire ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Au cours de cette expérimentation, le bilan de production établi, à partir des données *in situ* chez *F. spiralis* ($820,59 \pm 161,77$ $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$) a été plus significativement plus élevé que celui mesuré chez *F. serratus* ($390,04 \pm 70,96$ $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$). Aucune autre différence significative entre les espèces n'a été relevée. Concernant la variabilité saisonnière, les résultats acquis, au cours de cette étude, seuls les bilans acquis, à partir des données *in situ* chez *F. spiralis* ont montré une différence significative au cours des saisons ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,044$). Plus précisément, cette différence significative a été observée entre les mois de juillet et de mai ($K = -2,46$; $p = 0,0139$), avec un bilan supérieur au cours du mois de juillet ($912,560 \pm 1,594$ $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$) qu'au cours du mois de mai ($404,77 \pm 14,47$ $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$). Enfin, concernant les différences dans les bilans de production en fonction de la situation marégraphique au midi solaire (immergé ou émergé), seuls les bilans établis au cours du mois de février et sur *F. spiralis* ont mis en évidence l'existence d'une différence significative en fonction de la situation marégraphique ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Plus particulièrement, le bilan établi lorsque l'émersion était centrée sur le midi solaire ($820,59 \pm 161,77$ $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$) a été supérieur à celui obtenu lorsque l'immersion était centrée sur le midi solaire ($557,46 \pm 112,57$ $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{j}^{-1}$). La réalisation de mesure *in situ* en continu n'étant pas réalisable, il est fréquent que

les bilans soient établis à partir de modèles. Afin de comparer les résultats des bilans de production entre les données *in situ* et obtenues à partir des modèles, les bilans de production ont également été calculés à partir des courbes P-E préalablement établies (tableau 2.3). Des différences significatives, entre les différentes espèces, dans les bilans obtenus ont été mises en évidence pour toutes les saisons et ce, quelle que soit la situation marégraphique. En effet, au cours du mois de février, une différence significative a été mesurée entre les espèces lorsque l'immersion était centrée sur le midi solaire ($H_{kw} = 9,36$; $p = 0,025$), mais aussi quand l'émersion était centrée sur le midi solaire ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Plus précisément, lors de l'expérimentation centrée sur l'immersion, le bilan établi chez *P. canaliculata* ($376,52 \pm 28,03 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$) s'est avéré significativement plus faible ($K = 3,06$; $p = 0,0022$) que celui établi chez *S. latissima* ($1\,708,41 \pm 280,64 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$). Lors de l'expérimentation centrée sur l'émersion, le bilan calculé chez *F. spiralis* a été de $1\,748,89 \pm 253,91 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ contre $633,34 \pm 34,16 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. serratus*.

Concernant les bilans réalisés au cours du mois de mai, une différence significative a été mise en évidence, quelle que soit la situation marégraphique considérée, entre *F. spiralis* et *F. serratus* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Cependant, lors des expérimentations centrées sur l'immersion, le bilan établi chez *F. spiralis* ($875,15 \pm 62,38 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$) s'est avéré plus bas que celui réalisé chez *F. serratus* ($2\,049,67 \pm 317,32 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$), le phénomène inverse a été constaté pour les mesures réalisées lorsque l'émersion des individus était centrée sur le midi solaire, avec un bilan à $651,190 \pm 1,054 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. spiralis* et $226,51 \pm 24,12 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. serratus*. Enfin, au mois de juillet, une différence significative a été observée entre les différentes espèces ($H_{kw} = 9,36$; $p = 0,025$) et plus particulièrement entre *P. canaliculata* et *S. latissima* ($K = 3,06$; $p = 0,0022$). En effet, le bilan établi chez *P. canaliculata* ($848,61 \pm 71,06 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$) s'est avéré significativement moins élevé que celui établi chez *S. latissima* ($4\,492,26 \pm 554,78 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$).

TABLEAU 2.2 – Résultats des bilans de production établis à partir des mesures *in situ*, et réalisés pour la période d'ensoleillement journalière. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type. Les résultats sont donnés en $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$.

Mois	Espece	Espèces immergées au midi solaire			Espèces émergées au midi solaire		
		Émersion	Immersion	Bilan	Émersion	Immersion	Bilan
Février	P. canaliculata	137,75 \pm 22,48	248,65 \pm 78,66	397,59 \pm 62,52	NA	NA	NA
	F. spiralis	399,27 \pm 71,84	158,19 \pm 52,16	557,46 \pm 112,57	752,05 \pm 139,39	68,54 \pm 22,55	820,59 \pm 161,77
	F. serratus	126,22 \pm 22,18	70,4 \pm 12,9	190,29 \pm 40,16	395,71 \pm 63,23	-8,49 \pm 8,51	390,04 \pm 70,96
	S. latissima	NA	937,56 \pm 438,89	937,56 \pm 438,89	NA	NA	NA
Mai	F. spiralis	335,49 \pm 12,83	69,28 \pm 15,26	404,77 \pm 14,47	459,88 \pm 216,95	214,99	638,42
	F. serratus	418,94 \pm 83,15	484,43 \pm 82,19	855,83 \pm 98,50	106,46 \pm 75,06	112,07 \pm 90,11	257,86 \pm 45,54
Juillet	P. canaliculata	340,74 \pm 16,62	259,29	619,2		NA	NA
	F. spiralis	582,05 \pm 167,47	320,25 \pm 76,11	912,56 \pm 159,40	566,87 \pm 51,74	-34,48 \pm 12,12	557,82 \pm 50,52
	F. serratus	120,18 \pm 24,86	687,64 \pm 152,28	796,70 \pm 174,53	NA	NA	NA
	S. latissima	33,66 \pm 19,04	1 087,50 \pm 100,27	1 132,14 \pm 99,02	NA	NA	NA
Novembre	F. spiralis	NA	NA	NA	641,24 \pm 158,38	-13,38 \pm 4,06	537,39 \pm 28,47
	F. serratus	NA	77,56 \pm 71,98	77,56 \pm 71,98	NA	NA	NA

Des différences saisonnières dans les bilans de production ont également été observées pour l'ensemble des espèces, et ce quelle que soit la situation marégraphique, à l'exception de l'expérimentation menée sur *F. spiralis* lorsque l'immersion était centrée sur le midi solaire ($H_{kw} = 4,62$; $p = 0,099$). Ainsi, pour *P. canaliculata* et *S. latissima*, une différence significative dans les bilans de production a été constaté entre les mois de février et de mai ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Dans les deux cas, cette différence a montré un bilan plus élevé pour le mois de juillet ($848,61 \pm 71,06 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *P. canaliculata* et $4\,492,26 \pm 554,78 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *S. latissima*) que celui établi pour mois de février ($376,52 \pm 28,03 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *P. canaliculata* et $1\,708,41 \pm 280,64 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *S. latissima*). Une différence significative a également été observée chez *F. spiralis* ($H_{kw} = 9,67$; $p = 0,022$) et *F. serratus* ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$) pour les expérimentations dont l'émersion était basée sur le midi solaire, et plus précisément entre les mois de février et de mai pour les deux espèces ($K = -3,06$; $p = 0,0022$ pour *F. spiralis*). Pour les deux espèces, le bilan établi au mois de février ($1\,748,89 \pm 253,91 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. spiralis* et $633,34 \pm 34,16 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. serratus*) a montré des valeurs de production plus élevées que pour le mois de mai ($651,190 \pm 1,054 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. spiralis* et $226,51 \pm 24,12 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour *F. serratus*). Enfin, une différence significative a été observée pour les bilans établis à partir des données acquises chez *F. serratus* avec une immersion centrée sur le midi solaire ($H_{kw} = 9,46$; $p = 0,024$), et plus particulièrement entre les mois de mai et de novembre ($K = -3,06$; $p = 0,0134$). En effet, le bilan mesuré au cours du mois de mai ($2\,049,67 \pm 317,32 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$) s'est avéré significativement supérieur à celui acquis au cours du mois de novembre ($35,740 \pm 0,173 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$). Finalement, les résultats acquis ont également montré des différences significatives dans les bilans en fonction de la situation marégraphique au cours de l'expérimentation entre *F. spiralis* et *F. serratus* au cours des mois de février et mai ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). À l'exception de *F. spiralis* au cours du mois de février, les bilans établis lorsque l'immersion était centrée sur le midi solaire ont été plus élevés que ceux établis quand l'émersion était centrée sur le midi solaire, traduisant le caractère stressant de la phase d'émersion pour les macroalgues.

TABLEAU 2.3 – Résultats des bilans de production établis à partir des courbes P-E et de la modélisation de l'intensité lumineuse, et réalisés pour la période d'ensoleillement journalière. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type. Les résultats sont donnés en $\mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{ j}^{-1}$.

Mois	Espece	Espèces immergées au midi solaire			Espèces émergées au midi solaire		
		Émersion	Immersion	Bilan	Émersion	Immersion	Bilan
Février	P. canaliculata	177,47 \pm 29,75	199,05 \pm 8,63	376,52 \pm 28,03	NA	NA	NA
	F. spiralis	351,22 \pm 65,76	686,57 \pm 91,22	1 037,79 \pm 151,12	605,99 \pm 107,70	1 142,90 \pm 153,67	1 748,89 \pm 253,91
	F. serratus	91,87 \pm 10,30	1 021,50 \pm 207,92	1 113,37 \pm 197,88	389,21 \pm 55,51	244,13 \pm 48,53	633,34 \pm 34,16
	S. latissima	NA	1 708,41 \pm 280,64	1 708,41 \pm 280,64	NA	NA	NA
Mai	F. spiralis	392,40 \pm 109,76	482,76 \pm 110,96	875,15 \pm 62,38	304,18 \pm 120,30	347,01 \pm 49,51	651,19 \pm 105,40
	F. serratus	458,12 \pm 59,62	1 591,55 \pm 257,71	2 049,67 \pm 317,32	175,33 \pm 21,20	51,18 \pm 3,27	226,51 \pm 24,12
Juillet	P. canaliculata	392,22 \pm 17,43	456,39 \pm 54,75	848,61 \pm 71,06	NA	NA	NA
	F. spiralis	552,04 \pm 142,37	604,64 \pm 96,23	1 156,68 \pm 201,28	696,86 \pm 172,64	328,76 \pm 53,71	1 025,62 \pm 209,36
	F. serratus	23,94 \pm 9,33	1 166,77 \pm 93,67	1 190,71 \pm 98,36	NA	NA	NA
	S. latissima	NA	4 492,26 \pm 554,78	4 492,26 \pm 554,78	NA	NA	NA
Novembre	F. spiralis	NA	NA	NA	777,62 \pm 145,65	431,44 \pm 13,75	1 029,07 \pm 142,98
	F. serratus	NA	35,746 \pm 17,300	35,74 \pm 17,30	NA	NA	NA

Les bilans de production établis à partir des mesures *in situ* et ceux établis à partir des courbes P-E ont montré des résultats relativement identiques, à l'exception des expérimentations menées sur *F. spiralis* au cours du mois de février, *F. serratus* au cours du mois de février et centré sur l'émergence et sur *F. spiralis* au cours du mois de mai et centré sur l'immersion, pour lesquelles des différences significatives ont été observées ($H_{kw} = 3,86$; $p = 0,049$). Pour les bilans acquis au cours du mois de février, les bilans établis à partir des mesures *in situ* se sont avérés plus faibles que ceux établis à partir des courbes P-E, tandis que le phénomène inverse a été observé pour le bilan établi sur *F. spiralis* au cours du mois de mai et centré sur l'immersion.

2.4 Discussion

Les résultats présentés au sein de ce chapitre ont permis d'étudier l'évolution de la production primaire nette au cours d'un cycle complet de marée, et ce, pour les différentes saisons, et d'apprécier l'impact de la phase d'émergence, phase la plus critique, sur la production. Cette étude a été réalisée par le biais de mesure *in situ* et par le calcul de bilans mesurés et théorique sur une journée complète (en ne considérant que la durée d'ensoleillement).

2.4.1 Comparaison inter-spécifique et saisonnière des bilans de production

Au cours de cette étude, les variations saisonnières et inter-spécifiques de la production primaire nette ont été mesurées en conditions *in situ*, permettant d'appréhender les paramètres photosynthétiques à l'émergence et les bilans de production des principales espèces d'Ochrophyta productrices en Manche. Les résultats de production primaire nette journaliers obtenus sont du même ordre de grandeur que les études précédemment réalisées sur des espèces similaires. En effet, BORDEYNE (2016) a travaillé sur l'étude de la production primaire nette des communautés à *F. serratus* et *F. vesiculosus* sur les côtes bretonnes. Les résultats acquis au cours de mes travaux de thèse confirment donc ceux obtenus par BORDEYNE (2016), et notamment sur les bilans de production primaire nette

TABLEAU 2.4 – Bilans de production *in situ* et modélisés, convertis en $\text{g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type.

Mois	Espece	Espèces immergées au midi solaire		Espèces émergées au midi solaire	
		Mesure	Théorique	Mesure	Théorique
Février	<i>P. canaliculata</i>	$0,23 \pm 0,21$	$0,31 \pm 0,06$	$1,33 \pm 0,12$	$2,86 \pm 0,33$
	<i>F. spiralis</i>	$1,27 \pm 0,13$	$2,38 \pm 0,19$		
	<i>F. serratus</i>	$0,23 \pm 0,21$	$2,10 \pm 0,22$		
	<i>S. latissima</i>	$0,52 \pm 0,56$	$1,41 \pm 0,36$		
Mai	<i>F. spiralis</i>	$1,09 \pm 0,15$	$2,34 \pm 0,12$	$0,81 \pm 1,40$	$2,08 \pm 0,39$
	<i>F. serratus</i>	$1,51 \pm 1,36$	$5,46 \pm 0,90$	$0,46 \pm 0,41$	$0,60 \pm 0,06$
Juillet	<i>P. canaliculata</i>	$1,12 \pm 1,95$	$4,12 \pm 1,01$	$1,18 \pm 1,02$	$3,24 \pm 0,66$
	<i>F. spiralis</i>	$1,91 \pm 1,72$	$3,68 \pm 0,77$		
	<i>F. serratus</i>	$1,23 \pm 1,10$	$2,75 \pm 0,23$		
	<i>S. latissima</i>	$0,75 \pm 0,66$	$4,92 \pm 0,91$		
Novembre	<i>F. spiralis</i>	$0,04 \pm 0,06$	$0,03 \pm 0,02$	$0,66 \pm 0,57$	$2,10 \pm 0,09$
	<i>F. serratus</i>	$0,04 \pm 0,06$	$0,03 \pm 0,02$	0	0

des communautés à *F. serratus*. En effet, l'interprétation de mes résultats de production primaire nette acquis au cours de mon étude en unité de surface (tableau 2.4), et notamment ceux issus de l'utilisation des paramètres photo-synthétiques, permettent d'obtenir des bilans de production journaliers pour *F. serratus* se situant entre $0,03$ et $5,46 \text{ g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$, valeur du même ordre de grandeur que celles obtenues par BORDEYNE (2016) ($0,07$ – $11,19 \text{ g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$). Des résultats similaires ont été obtenus par ATTARD *et al.* (2019), sur des communautés de *F. vesiculosus* de la mer Baltique, avec un bilan de production annuel de $300 \text{ g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$, soit une moyenne de $0,82 \text{ g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$.

Les bilans de production primaire nette acquis au cours de cette étude ont toujours été, pour l'ensemble des espèces et tout au cours de l'année, positifs, signe d'un bilan (sur la durée totale de l'ensoleillement) autotrophe pour l'ensemble des espèces étudiées. Au cours de l'étude, des mesures de respiration ont été réalisées au début de chaque période d'émersion et les résultats obtenus ont montré une respiration comprise, pour l'ensemble des espèces et pour l'ensemble de l'année, entre 2 et $11 \mu\text{mol C g MS}^{-1} \text{h}^{-1}$. En prenant la valeur de

respiration la plus élevée et en considérant la durée d'obscurité maximale (16 h), atteinte au cours du mois de novembre, un bilan net de production journalier négatif serait obtenu uniquement pour les mesures de novembre, traduisant un comportement hétérotrophe au cours de la période hivernale. Des résultats similaires ont été obtenus par BORDEYNE (2016), avec l'obtention d'un bilan hétérotrophe pour les communautés de *Fucus* au cours de la période hivernale. Les résultats obtenus ont également montré une fluctuation saisonnière des bilans de production, phénomène bien connu pour les communautés de macroalgues des zones tempérées (BORDEYNE *et al.*, 2015; CHESHIRE *et al.*, 1996; GOLLÉTY *et al.*, 2008). Les bilans les plus élevés ont été atteints au cours de l'été, en lien avec la disponibilité plus importante, tant en termes de quantité que de durée, de la lumière qui constitue le paramètre majeur limitant de la photosynthèse (DAVISON *et al.*, 1991; TAIT & SCHIEL, 2010). Par ailleurs, il apparaît que les phases d'émersion participent activement aux bilans de production journaliers, avec pour les espèces de hauts niveaux (*F. spiralis* et *P. canaliculata*), des bilans journaliers reposant majoritairement sur la production primaire nette réalisée au cours des phases d'émersion. Ces résultats peuvent apparaître comme étonnant étant donné que les phases d'émersions sont généralement considérées comme moins favorables pour l'activité photosynthétique (FLORES-MOLINA *et al.*, 2014; LITTLER *et al.*, 1979), notamment en lien avec les phénomènes de dessiccation.

Ces phases d'émersion sont d'autant plus cruciales au cours de l'hiver, car elles permettent le maintien d'un bilan journalier autotrophe chez les espèces localisées dans les bas niveaux (*F. serratus*). En effet, au cours de l'hiver, les faibles éclaircissements disponibles, auxquelles s'ajoute l'atténuation de l'intensité lumineuse liée à la colonne d'eau, et particulièrement à la turbidité des eaux (KIRK, 2011), entraînent l'obtention de bilans de production primaire nette à l'immersion négatifs lorsque les phases d'immersion sont situées tôt le matin ou tard le soir. Dans ces conditions, l'acquisition d'un bilan de production primaire nette autotrophe est due à la photosynthèse effectuée au cours de la période d'émersion. Le maintien de bilan de production positif est également fortement lié aux adaptations physiologiques développées par les différentes espèces au cours des différentes saisons, qui sont singulièrement visibles au travers de l'étude des capacités photosynthétiques des espèces. Ainsi, il apparaît que les

espèces de bas niveaux possèdent une meilleure efficacité photosynthétique aux faibles éclairagements, traduit par un coefficient α plus élevé, efficacité encore plus importante au cours de la période hivernale. Ce paramètre α est en partie liée au contenu pigmentaire et plus particulièrement à la teneur en pigments antennaires (cf. pour plus de détails).

Les bilans de production primaire nette ont aussi varié avec le cycle de marée, et plus particulièrement en fonction la situation de l'espèce au midi solaire (immersion ou émergence). En effet, les résultats acquis au cours de l'étude ont montré d'importantes disparités dans les bilans de production mesurés en rapport avec l'état de la marée au moment du midi solaire, mais également en lien avec la saison considérée. Ainsi, comme évoqué précédemment, il apparaît qu'au cours de l'hiver, les bilans de production sont plus élevés au cours des expériences dont l'émergence est centrée sur le midi solaire, en lien notamment avec la quantité lumineuse disponible au cours de cette période. Cependant, un phénomène inverse a été observé dès le printemps pour les espèces de bas niveaux et en été pour les espèces de hauts niveaux. Ce changement est à mettre en lien avec les variations saisonnières des conditions environnementales, et encore une fois plus particulièrement avec l'intensité lumineuse. Ainsi, l'augmentation de l'énergie lumineuse disponible entraîne l'apparition de phénomènes de photoinhibition (DELEBECQ *et al.*, 2011 ; GEVAERT *et al.*, 2003 ; GEVAERT *et al.*, 2002 ; HANELT, 1996 ; HANELT *et al.*, 1997). Cette photoinhibition s'accompagne d'une diminution de la photosynthèse, liée à la mise en place de mécanisme de photoprotection ou dans les cas les plus extrêmes à la destruction des photosystèmes (HANELT, 1996). Or, au cours des expérimentations centrées sur l'émergence, les individus sont directement exposés aux plus forts éclairagements, ce qui se traduit par une photoinhibition importante et donc des bilans de production moins élevés. La différence dans l'apparition de cette diminution de la photosynthèse face aux forts éclairagements entre les espèces de hauts et bas niveaux s'explique par les différences dans les capacités de photoprotection des espèces. Les résultats obtenus traduisent ainsi l'intérêt d'effectuer des mesures fréquentes de production primaire nette *in situ*, et ce, au cours de différentes périodes du cycle de marée, afin d'acquérir des données précises quant à l'évolution des bilans de production (RHEUBAN *et al.*, 2014).

2.4.2 Estimation des bilans de production par modélisation

Au cours de cette étude, il est apparu que le modèle de construction des bilans avait tendance à fournir des bilans plus élevés que ceux établis à partir des mesures *in situ*. Plus particulièrement, les bilans de production modélisés à l'immersion sont nettement plus élevés que ceux réalisés à partir des mesures *in situ*. Plusieurs phénomènes peuvent expliquer ces différences, et notamment la méthode d'établissement des courbes P-E à l'immersion. En effet, pour les mesures à immersion, les courbes P-E ont été établies à partir de mesures acquises en conditions contrôlées. Or, il a été montré que pour une même intensité lumineuse, des différences pouvaient être observables entre des données de production acquises en conditions contrôlées et *in situ* (TAIT & SCHIEL, 2010). Les différences observées entre les bilans mesurés et théoriques peuvent également être liées à la méthode de mesure utilisée pour la réalisation des bilans *in situ*. En effet, en condition *in situ*, les bilans sont réalisés en calculant un flux gazeux au cours d'une incubation plus ou moins longue, et en utilisant le flux calculé sur une fenêtre de temps mobile entre deux incubations. De ce fait, le calcul de la production pour chaque pas de temps ne reflète pas une production réelle, mais bien une moyenne des productions qui intègre l'ensemble des variations de production au cours de l'incubation. Ainsi, la moindre variation d'intensité lumineuse, en lien par exemple avec un passage nuageux, sera intégrée dans la valeur de production et répercutée sur l'ensemble de la fenêtre de temps de l'incubation. *A contrario*, au sein du modèle de calcul du bilan, le calcul de la production est réalisé pour chaque pas de temps (ici pour chaque min), ce qui permet l'obtention d'un bilan de production beaucoup plus fin. Cependant, dans le cas des bilans établis à partir du modèle, les valeurs des intensités lumineuses ont été déterminées à partir d'un modèle simple qui présume d'une absence totale de variations lumineuses en lien avec les conditions environnementales, notamment de la couverture nuageuse en place. Or, il apparaît que, même dans le cas de l'immersion, les variations des conditions lumineuses sont fortement liées aux conditions météorologiques (LAWSON *et al.*, 2007 ; WHITE *et al.*, 2003). De même, concernant les variations lumineuses à l'immersion, les modèles ne tiennent pas compte de l'altération de la qualité de la lumière liée, particuliè-

rement, aux phénomènes d'absorption de la colonne d'eau. Enfin, le modèle ne tient pas non plus compte des effets potentiels des phénomènes de dessiccation sur la production primaire des individus. En effet, les courbes P-E ne tiennent compte uniquement que de la relation existante entre intensité lumineuse et production, et des effets potentiels de photoinhibition lié à l'intensité lumineuse (HANELT, 1996; RODRIGUES *et al.*, 2000). Or, il a été montré que la dessiccation avait un effet sur le bon fonctionnement de la photosynthèse et qu'une exposition prolongée au milieu aérien pouvait entraîner une diminution des capacités photosynthétiques des macroalgues (FLORES-MOLINA *et al.*, 2014; SVEN & ESHEL, 1983). Au cours de la présente étude, les effets de la dessiccation sur la production ont pu être observés au cours du mois de juillet. De plus, le modèle sous-entend une récupération parfaite des individus lorsque l'intensité lumineuse diminue, ce qui n'est pas le cas lors des mesures *in situ* et particulièrement en été. Les bilans obtenus au travers de l'utilisation d'un modèle sont donc des bilans optimaux. Cependant, le calcul des bilans de production primaire à l'aide de la modélisation permet d'obtenir des bilans de production primaire annuels, à l'immersion et à l'émersion, relativement précis, ce qui reste difficile à mettre en place en condition *in situ*. En effet, cela demanderait de réaliser des mesures journalières tout au long de l'année, ce qui est très coûteux en termes de temps.

2.5 Conclusion

Les bilans de production primaire nette acquis au cours de ce chapitre ont permis de mesurer des productions primaires nettes variant, pour les quatre espèces et pour l'ensemble des saisons, de 0,004 à 1,91 g C m⁻² j⁻¹, valeurs en adéquation avec celles obtenues dans la littérature. L'étude des bilans de production primaire nette en condition *in situ* a permis de mettre en évidence l'existence d'une variation saisonnière de ces bilans. Ces variations sont également liées aux conditions marégraphiques au cours des expérimentations. Ainsi, les bilans de production primaire nette sont plus élevés au cours de l'été, lorsque que les mesures sont effectuées de telle sorte que les individus sont immergés au cours du midi solaire, tandis que ces bilans sont maximums en hiver lorsque les individus sont émergés au cours du midi solaire. Ces résultats sont majoritairement liés

à la mise en place des mécanismes de photoinhibition qui se mettent en place lors des phases de forts éclaircissements au cours de l'été, mais aussi à leurs effets à plus long terme dans les conditions préalablement évoquées. L'obtention de ces bilans saisonniers, ainsi que la mise en place de modèle d'estimation des bilans de production primaire nette, doit permettre à terme l'obtention de bilans de production primaire nette annuel sur une zone d'étude complète. Pour cela, ces modèles doivent être couplés à des outils d'estimation précise de la surface de recouvrement des différentes espèces de macroalgues. Dans l'optique d'établir des bilans de production sur une zone donnée, la connaissance de la couverture en macroalgues est donc une étape cruciale, afin de réaliser un état des lieux des stocks de macroalgues et donc de leur biomasse.

Développement d'une nouvelle méthode de classification des spectres de réflectance hyperspectraux de macroalgues au sein d'une librairie spectrale

3.1 Contexte général et résumé

Le changement global, et notamment les augmentations des températures moyennes de la surface du globe (BERNSTEIN *et al.*, 2008), ont entraîné une érosion importante de la biodiversité (DAVIS & SHAW, 2001 ; HUGHES, 2000 ; PARMESAN, 2006 ; PARMESAN & YOHE, 2003 ; ROOT *et al.*, 2003 ; ROSENZWEIG *et al.*, 2008). Parmi les écosystèmes impactés, les écosystèmes marins, et plus particulièrement ici les communautés de macroalgues, sont particulièrement sensibles à l'impact des activités humaines et des changements climatiques engendrés par ces activités (PEREIRA *et al.*, 2015). Notamment, un déclin important des communautés dites à algues brunes (Ochrophyta) a pu être observé au cours des dernières années (DE LA HOZ *et al.*, 2019 ; RAYBAUD *et al.*, 2013 ; WERNBERG *et al.*, 2011) et s'accompagne généralement d'une modification dans la composition des communautés

(CHRISTIE *et al.*, 2019; CONNELL *et al.*, 2014; RAYBAUD *et al.*, 2013). Or, le rôle crucial de ces espèces dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes n'est plus à démontrer (ABDULLAH & FREDRIKSEN, 2004; BORG *et al.*, 1997; BUSCHMANN, 1990; LORENTSEN *et al.*, 2004; SHAFFER, 2004) et une perte de la biodiversité aurait des conséquences non négligeables sur l'ensemble des écosystèmes marins. Cette régression des communautés à algues brunes a également un effet potentiel sur la fixation du C, avec des bilans potentiellement plus faibles dans le cas des régressions majeures. En effet, les bilans de production globaux sont directement liés aux stocks de macroalgues en place, et une diminution de ces stocks entraîneraient inexorablement une réduction des bilans de production. Il est donc crucial de mettre en place des suivis fréquents et précis des communautés de macroalgues, afin de caractériser et de quantifier les modifications en lien avec le changement global. Ces mesures devront à la fois servir pour le suivi de l'évolution des communautés de macroalgues, mais aussi pour l'estimation de l'effet du changement global sur la production primaire de ces organismes.

Au cours des dernières décennies, les techniques de cartographie ont rapidement évolué, permettant une acquisition plus aisée des produits cartographiques. En effet, le développement des techniques de mesure basées sur l'imagerie optique, et plus particulièrement l'acquisition des spectres de réflectance au travers de survols par vecteur drone équipé de caméra hyperspectrale, permet l'identification fine des organismes étudiés, et dans le cas de la présente étude, les macroalgues (HOCHBERG & ATKINSON, 2000; KARPOUZLI *et al.*, 2004; MEINESZ, 2007; NIJLAND, 2019; ROSSITER *et al.*, 2020). Cependant, peu d'études se sont attachées à discriminer les différentes espèces de macroalgues sans connaissance *a priori* de la zone d'étude ou sans réalisation de relevés visuels *in situ*, en parallèle des survols cartographiques. Une méthode permettant une telle discrimination nécessite la constitution d'une bibliothèque hyperspectrale formée par l'acquisition exhaustive *in situ* de mesures de spectres de réflectance hyperspectrale des macroalgues étudiées. Néanmoins, à ma connaissance, seules deux études se sont intéressées à cette méthode, et les résultats obtenus, ont soit démontré une impossibilité de discriminer les individus à l'échelle de l'espèce (CHAO RODRÍGUEZ *et al.*, 2017), soit n'ont pas pris en compte l'existence de variabilité saisonnière et intraspécifique (OLMEDO-MASAT *et al.*, 2020).

Les possibilités de discrimination de 16 espèces majoritaires (en termes de superficie de recouvrement) des zones rocheuses du Pas-de-Calais ont été étudiées avec la constitution d'une librairie hyperspectrale composée de spectres de réflectance acquis en conditions contrôlées. L'acquisition des données en conditions contrôlées a permis de s'affranchir des conditions environnementales variables et ainsi de développer une nouvelle méthode de classification adaptée aux caractéristiques des espèces de la zone d'étude. Les résultats de cette étude ont été publiés dans le journal *Remote Sensing*, sous la forme d'un article scientifique (DOUAY *et al.*, 2022).

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence une discrimination efficace des espèces à l'aide de l'utilisation de l'algorithme spectral angle mapper (SAM) sur des données de réflectance dérivées (dérivée première). De plus, après comparaison des résultats obtenus avec la méthode développée à ceux obtenus en appliquant la méthode d'OLMEDO-MASAT *et al.* (2020) sur la librairie spectrale constituée au cours de l'expérimentation, il s'avère que la méthodologie développée au cours de cette étude permet une meilleure discrimination des espèces en tenant compte de la variabilité intraspécifique. Cette différence est majoritairement liée aux algorithmes de calcul de distance choisis lors du développement de la méthodologie. En effet, le SAM permet de s'affranchir de la variabilité intraspécifique des spectres de réflectance hyperspectraux, agissant principalement sur l'intensité du signal, et non la forme spectrale dont tient compte le SAM pour le calcul de la matrice de distance. L'ajout d'individus à la librairie initiale a permis de tester la robustesse de la méthodologie. Les résultats ont démontré, malgré l'apparition de modification de l'arbre de classification, que la méthode développée au cours de cette étude parvenait à fournir une meilleure discrimination des individus ajoutés en comparaison de la méthode développée par OLMEDO-MASAT *et al.* (2020). Enfin, la classification obtenue sur les mesures de spectres de réflectance réalisées au cours d'un suivi saisonnier a montré une classification *a minima* par phylum, contrairement à celle d'OLMEDO-MASAT *et al.* (2020) qui semble plus sensible aux variations saisonnières. Cette différence est notamment due au fait que la procédure développée fait intervenir l'algorithme du SAM, appliqué à la dérivée première des spectres de réflectance. Cette succession permet de ne s'intéresser qu'à la forme spectrale des différents

spectres de réflectance, facilitant la discrimination des individus.

Les résultats acquis ont montré l'efficacité, sur les espèces majoritairement présentes sur notre zone d'étude, de la méthodologie développée au cours de cette étude, et ce, en tenant compte de la variabilité intraspécifique. De plus, il apparaît que cette méthodologie est robuste aux variations saisonnières. Enfin, il est envisageable de s'affranchir des erreurs de discrimination, majoritairement observées entre des individus appartenant à des espèces phylogénétiquement proches (c.-à-d. *F. spiralis* et *F. serratus*), au travers de l'utilisation des données topo-bathymétriques de la zone d'étude et de la connaissance des ceintures de répartition des espèces étudiées. Cette méthodologie doit, à terme, faciliter la discrimination des espèces de macroalgues, nécessaire à la réalisation de cartographie précise. Couplée à des mesures de relations biométriques (surface/biomasse), cet outil doit permettre le suivi des stocks de macroalgues et ainsi permettre la mise en place de bilans de production primaire précis sur l'ensemble d'une zone donnée. Cependant, l'utilisation de cette nouvelle méthodologie sur des images acquises au cours de campagne aéroportée doit être précédée d'une phase expérimentale sur des spectres acquis *in situ*. En effet, *in situ*, les macroalgues subissent des contraintes environnementales fortes susceptibles de modifier leur réponse spectrale par rapport au spectre de réflectance acquis en conditions contrôlées, avec notamment les effets des phases d'émersion qui s'accompagnent d'une dessiccation des macroalgues.



Article

New Hyperspectral Procedure to Discriminate Intertidal Macroalgae

Florian Douay ^{*}, Charles Verpoorter, Gwendoline Duong, Nicolas Spilmont and François Gevaert

Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences—UMR 8187 LOG, Université Lille, CNRS, Université Littoral Côte d'Opale, 59000 Lille, France; charles.verpoorter@univ-littoral.fr (C.V.); gwendoline.duong@univ-lille.fr (G.D.); nicolas.spilmont@univ-lille.fr (N.S.); francois.gevaert@univ-lille.fr (F.G.)

* Correspondence: florian.douay@univ-littoral.fr

Abstract: The recent development and miniaturization of hyperspectral sensors embedded in drones has allowed the acquisition of hyperspectral images with high spectral and spatial resolution. The characteristics of both the embedded sensors and drones (viewing angle, flying altitude, resolution) create opportunities to consider the use of hyperspectral imagery to map and monitor macroalgae communities. In general, the overflight of the areas to be mapped is concomitantly associated accompanied with measurements carried out in the field to acquire the spectra of previously identified objects. An alternative to these simultaneous acquisitions is to use a hyperspectral library made up of pure spectra of the different species in place, that would spare field acquisition of spectra during each flight. However, the use of such a technique requires developed appropriate procedure for testing the level of species classification that can be achieved, as well as the reproducibility of the classification over time. This study presents a novel classification approach based on the use of reflectance spectra of macroalgae acquired in controlled conditions. This overall approach developed is based on both the use of the spectral angle mapper (SAM) algorithm applied on first derivative hyperspectral data. The efficiency of this approach has been tested on a hyperspectral library composed of 16 macroalgae species, and its temporal reproducibility has been tested on a monthly survey of the spectral response of different macro-algae species. In addition, the classification results obtained with this new approach were also compared to the results obtained through the use of the most recent and robust procedure published. The classification obtained shows that the developed approach allows to perfectly discriminate the different phyla, whatever the period. At the species level, the classification approach is less effective when the individuals studied belong to phylogenetically close species (i.e., *Fucus spiralis* and *Fucus serratus*).

Keywords: intertidal macroalgae; hyperspectral library; spectral classification; photosynthetic pigments



Citation: Douay, F.; Verpoorter, C.; Duong, G.; Spilmont, N.; Gevaert, F. New Hyperspectral Procedure to Discriminate Intertidal Macroalgae. *Remote Sens.* **2022**, *14*, 346. <https://doi.org/10.3390/rs14020346>

Academic Editor: Jorge Vazquez

Received: 17 October 2021

Accepted: 4 January 2022

Published: 12 January 2022

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2022 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

Macroalgae communities represent an essential component of the coastal environment as they play a major role as mating and nursery grounds [1,2], feeding areas [3], and refuges [4] for many species. Furthermore, their contribution to the coastal primary productivity is no longer to be demonstrated [5,6] with an assimilation of carbon an order of magnitude higher than the one of phytoplankton [7]. In coastal areas, macroalgae are mainly present on rocky shores, and, as sessile organisms, they have to cope with the alternation between aerial and aquatic environments. The transition between the marine and aerial environment generates a stress gradient, increasing from the low shore to the high shore, related to different environmental parameters, including irradiance, dessication, and temperature [8,9]. One consequence of this vertical gradient is the distribution of species along the shore, according to their ability to cope with environmental stress. In macroalgae, variations in both light intensity and quality along this gradient are mainly expressed by the occurrence of three different phyla of algae, which are partly characterized by different

pigment contents. The first one is the phylum of Chlorophyta (green algae), characterized by a pigment content similar to higher plants. These algae are generally located in the upper shore, where emersion periods are long-lasting. On the contrary, the second group, composed of Rhodophyta (red algae), is located on the lower shore where the emersion periods are short-lasting and occasional. Red algae get their name from red-colored accessory pigments, i.e., the phycobiliproteins. The third phylum is the Ochrophyta (brown algae) which contains the largest sized species, found all along the shore. Brown algae species are vertically distributed according to the tidal levels, forming belts of typical species. This zonation pattern is observed worldwide in temperate areas [10]. Moreover, in terms of primary productivity, brown algae are among the most productive biological system per unit area [11] and “kelp forests” (i.e., brown algae belonging to Laminariales) have even been considered equivalent to the terrestrial rain forests [12]. Macroalgae are particularly sensitive to the impact of human activities and the resulting climate change [13]. In particular, a decline in brown seaweed communities has been observed in recent decades [14–18], and may be accompanied by a change in community composition. In particular, the so-called canopy-forming species are more sensitive to climate change [19] and, when declining, can give way to “turf algae” species, composed of green or red algae [20,21]. These species have been shown to be generally less productive and do not provide the ecosystem services provided by canopy communities, such as nursery or breeding ground [22]. However, more information is needed to better understand the different phenomena responsible for this decline as well as the long-term evolution of the communities [23,24].

In order to understand and monitor the effect of anthropogenic activities and global change on the distribution and composition of macroalgal communities, accurate mapping of the different species distribution is still needed. Until recently, when possible, mapping had been performed with traditional techniques that involved field surveys based on estimates of species abundances within quadrats. However, this approach is considered expensive [25–27], time-consuming, and not applicable for traditional field sampling for mapping macroalgae at large spatial scales [28]. To overcome this problem, aerial photography techniques were developed in the early 1980s, which quickly showed their limitations, mainly due to difficulties in interpreting the results and the associated cost [29,30]. In the 1990s, easy access to satellite images from multispectral sensors allowed the development of qualitative and quantitative mapping techniques. However, these techniques are limited by the number of acquirable broad bands (commonly three to ten spectral bands) that do not allow accurate species discrimination. The advent of hyperspectral remote sensing technology has allowed a better acquisition of the spectral properties of observed surfaces, by the acquisition of a large number of contiguous and narrow spectral bands, which provided a more accurate identification of the observed objects. Bajjouk et al. [25] were among the first to demonstrate the usefulness of spectral imaging for discrimination of the three macroalgal phyla through the use of spectral bands in the visible wavelength range. Since, several studies have shown the separability capacity of spectral imagery to perform macroalgae discrimination in different environmental conditions. However, these studies have generally focused on the discrimination of macroalgae from other types of plants or substrates, such as algae associated with coral reefs [31–33], monitoring seaweed invasions [34] or mapping large monospecific areas [26,35–38]. Following the development of hyperspectral imaging, the improvement of unmanned aerial vehicles (UAVs), and in particular copter drones, has rapidly attracted the interest of the scientific community, due to their ease of deployment and low cost [39,40]. In addition, the miniaturization of sensors made it possible to equipped UAVs with hyperspectral cameras to capture hyperspectral images [41,42], and in particular thanks to their low flight height (30 m), drones allow the acquisition of high spatial resolution images.

To perform macroalgae species discrimination, it is necessary to obtain spectral information for macroalgal species. Usually, mapping is associated with in situ reflectance spectrum collection directly performed on various natural surfaces for acquiring a set of references for each studied species. However, this data collection is not always feasible

due to difficulty to access (e.g., large size rocks), and requires additional efforts during the mapping campaign. The constitution of a spectral library based on the species occurring in the study area seems to be an interesting alternative to field measurements [43]. Despite the advantages of such a technique, there are still only a few publications referring to macroalgal spectral libraries [27,44–48]. Preliminary works have already been undertaken to evaluate the possibility of discriminating individuals belonging to different species. For example, Chao Rodríguez et al. [47] compared the effectiveness of three techniques (RGB-colorimetry, true skill statistics optimal band (TSS-OB), and derivative spectroscopy) for classifying hyperspectral signatures of different species but they only succeeded in discriminating the individuals at the phylum level (green, brown, and red), but not at the species level. More recently, Olmedo-Masat et al. [27] showed that species discrimination was possible using analysis of a macroalgae spectral library of 28 macroalgae from the southwest Atlantic. However, in the majority of studies based on a spectral library feature [43], intra-species variability is not taken into account due to pre-processing applied to the data sets (mean, median, etc.). Furthermore, the seasonal variation is another important parameter that is generally not taken into account in most of these studies. Indeed, it has been shown that the reflectance properties of vegetation vary over time [49]. However, very few studies have investigated the effect of seasonal variations on species discrimination using the classification approach, and some have recommended additional works on the reflectance properties of individual species over time [43,50,51].

The objective of the present study was to test the feasibility of spectral differentiation of macroalgae through a hyperspectral library and to evaluate the reproducibility of spectral classification approaches over time. In order to control all environmental parameters and to focus only on the spectral characteristics of the macroalgae, the acquisitions were performed under controlled laboratory conditions. The discrimination of the specimens was evaluated using hierarchical clustering analysis (HCA) method, which is one of the unsupervised classification methods based on the calculation of a distance matrix to merge the samples according to their degree of similarity. One of the major steps of such a method is the choice of the algorithm for calculating the data matrix. Two approaches were compared; the first one was based on the study of Olmedo-Masat et al. [27] which used the Euclidean distance, and the second one was based on the SAM algorithm performed on the first derivative data, which was never applied before for identifying macroalgae species. This comparison allows us to confront and compare the approach developed in this study (based on the use of SAM) with the most recent and robust procedure developed for macroalgal discrimination.

2. Material and Methods

2.1. Biological Material and Data Acquisitions

2.1.1. Biological Material

The algae specimens were collected on the French coast of the eastern English Channel on the rocky shore of Audresselles (50°49.777' N; 1°35.427' E). During the field campaigns carried out in 29 and 30 October 2019, species were collected along a transect from the upper to the lower intertidal zone. Three individuals of 16 species were collected during emersion periods, and stored in water and darkness until further laboratory analysis to avoid water evaporation and pigment degradation due to light or temperature stress. Three individuals of 16 species were collected (2 Chlorophyta, 6 Ochrophyta, 8 Rhodophyta (see details in Table 1). These samples were used to build the spectral library and develop the new classification approach (see Section 2.2).

An additional set of individuals was collected for 7 of the 16 species on 12 November 2019, and was used for further test of robustness (see Section 2.2.4) (Table 1). For these 7 species, characterized by their important cover and presence throughout the year, an additional monthly monitoring of the reflectance spectra was also carried out, during one year, from September 2019 to September 2020 (Table 1) (see Section 2.2.4). This monthly survey was used to evaluate the reproducibility through time of the two different approaches used (see Section 2.2), and to characterize their robustness to seasonal variations.

Table 1. Studied macroalgal species and their associated abbreviations used in the paper. * indicates the species selected for the second sampling carried out in November.

Phylum	Species	Abbreviations
Chlorophyta	<i>Ulva lactuca</i> *	<i>U. lactuca</i>
	<i>Ulva intestinalis</i>	<i>U. intestinalis</i>
Ochrophyta	<i>Ascophyllum nodosum</i>	<i>A. nodosum</i>
	<i>Fucus serratus</i> *	<i>F. serratus</i>
	<i>Fucus spiralis</i> *	<i>F. spiralis</i>
	<i>Pelvetia canaliculata</i> *	<i>P. canaliculata</i>
	<i>Saccharina latissima</i> *	<i>S. latissima</i>
	<i>Sargassum muticum</i>	<i>S. muticum</i>
Rhodophyta	<i>Ceramium virgatum</i>	<i>C. virgatum</i>
	<i>Chondrus crispus</i> *	<i>C. crispus</i>
	<i>Corallina officinalis</i>	<i>C. officinalis</i>
	<i>Mastocarpus stellatus</i>	<i>M. stellatus</i>
	<i>Osmundea pinnatifida</i>	<i>O. pinnatifida</i>
	<i>Palmaria palmata</i>	<i>P. palmata</i>
	<i>Plocamium cartilagineum</i>	<i>P. cartilagineum</i>
<i>Porphyra dioica</i> *	<i>P. dioica</i>	

2.1.2. Radiometric Acquisition and Hyperspectral Treatment

Spectral reflectance measurements were performed in laboratory under standardized conditions. Acquisitions were performed using a spectroradiometer (ASD Fieldspec4 FR[®]) with a spectral range of 350 nm to 2500 nm, but only the visible range between 400 nm to 700 nm was used. This device is characterized by a spectral resolution of 3 nm and a spectral sampling interval of 1.4 nm in this wavelength range. A contact probe (ASD High-Intensity Contact Probe, Analytical Spectral Devices, Boulder, CO, USA) was used to illuminate each specimen by a continuous spectrum halogen lamp ($3250 \mu\text{mol}_{\text{photons}} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for a maximum of 15 s. During measurements, the contact probe window was covered entirely by the macroalgal sample to avoid specular reflection of the air-tissue interface. The reflectance of the sample was obtained by calculating the ratio between the radiance of the sample and the incident radiance measured on a perfect diffuser (Spectralon[®]). For each of the individual, thirty spectra were acquired at the same spot, and the average was used to compute the mean reflectance spectrum of each individual, which reduces instrumental noise.

2.1.3. Pigment Extraction

Analysis of the pigment content was performed on the sixteen species used for the spectral classification. Following the radiometric measurement, a frond disc sample was collected at the spectral analysis location. Samples were frozen and stored at -80°C until pigment extraction procedure. As for the spectral analysis, the samples were acquired in triplicate on three individuals to estimate the potential variability within the same species. Analyses of the composition and contents of pigments were investigated using the high performance liquid chromatography method. Pigments were extracted by grinding the samples in a cold mortar with methanol, and small methylene chloride drops under dim light. Extract was centrifugated at $13,000 \times g$ for 5 min and the supernatant was collected and filtered through PTFE filter ($0.45 \mu\text{mol}$, 13 mm, Millipore, Burlington, MA, USA). After evaporation under nitrogen, the extract was made soluble with dichloromethane-water mixing (50:50, *v/v*). The upper phase containing the water and the salts was removed, and the lower phase was evaporated under nitrogen. The extracted pigments were redissolved in 40 μL of methanol and separated using reversed-phase high performance liquid chromatography (Nexera XR, Shimadzu, Kyoto, Japan) equipped with reversed-phase chromatography column (C18 Allure, Restek, Bellefonte, PA, USA) according to Arsalane et al. [52]. For

red algae, in addition to previous pigment analysis, phycoerythrin (PE) and phycocyanin (PC) were quantified using the method of Beer and Eshel [53]. Samples were freeze-dried and thinly ground in a ball mill and 0.010 ± 0.001 g were used to extract phycobilins by adding ice-cold 0.1 M phosphate buffer (pH 6.8) for 24 h at 4 °C and in the dark. Samples were centrifuged during 20 min at $10,000 \times g$ and the supernatant was collected for absorbance measurements. Absorbance was determined using a spectrophotometer (UV-2450, Shimadzu). The concentrations of phycoerythrin and phycocyanin were determined using the equations of Beer and Eshel [53]:

$$PE = [(A_{564} - A_{592}) - (A_{455} - A_{592}) \times 0.15] \times 0.12$$

$$PC = [(A_{618} - A_{645}) - (A_{592} - A_{645}) \times 0.51] \times 0.15$$

with *PE* the concentration of phycoerythrin, *iPC* the concentration of phycocyanin and A_* the absorption measurement at the wavelength indicated in parentheses. For each pigment, the results were expressed as a ratio per 100 mol of chlorophyll *a* and the results of the triplicates were averaged to obtain only one value per species ($\pm SD$).

2.2. Similarity Indices and Hierarchical Cluster Analyses

HCA is one of the unsupervised methods of classification used in hyperspectral data classification, which provides a graphical representation of the relationships between objects. Unsupervised classification methods are based on spectral similarity and do not need any prior knowledge about the spectral characteristic of the studied sampled [54]. These methods reduce the chance of human error, and they do not require a lot of input parameters. Studied objects are gathered into groups (i.e., clusters) in the dendrogram, which are formed by objects that are more similar between them rather than with objects from other groups. To determine the optimal number of clusters, the inertia was analyzed, and the point at which the inertia shows a plummet determines the optimal number of clusters. As the classification depends on the distance between two objects, choosing the appropriate distance measurement algorithm and agglomeration method is critical. Classifications were built thanks to R software [55] and a multiscale bootstrapping (1000 iterations) was performed using the *pvclust* function [56] to testify for clusters validation. The number above each node is the *p*-value (%) given as an assessment of how strongly the cluster is supported by the data (the closer the number is to 100, i.e., the *p*-value is to 1, the more valid the cluster). Moreover, Cohen's Kappa coefficient was used to compare the dendrograms obtained with the two procedures.

2.2.1. Pigment Classification

The Bray–Curtis algorithm was used to compute the dissimilarity matrix, and the dendrogram was built with the Ward agglomeration method. Results of the Bray–Curtis dissimilarity typically range between 0 (samples are identical) and 1 (samples are totally dissimilar). The Ward's agglomeration method is based on a classical sum-of-squares criterion that enables minimizing within-group dispersion in each group. The R [55] function *hclust* was used with the parameter *method* = "Ward.D2" to minimize the Ward clustering criterion. This method produces the true Ward dissimilarity without having to compute the square root of the dissimilarity matrix [57].

2.2.2. Spectral Data Classification

Among all the published studies on macroalgae, the more recent and most successful is the study of Olmedo-Masat et al. [27]. This approach (hereafter "approach 1" or "Euclidean approach") was applied to the dataset built during this study. However, in order to consider the intra-specific variability, individuals are considered independently, without computing the median of individuals belonging to the same species, all the individuals were independently considered in the present study. Olmedo-Masat et al. [27] also degraded the spectral resolution according to the bands of two hyperspectral sensors. The spectral

resolution of the hyperspectral reflectance spectra was degraded when using approach 1. As both degradations provide the same result, only the degradation to the fixed bandwidth of 3.4 nm was applied to the spectral data of the present study. The degradation was realized by averaging the spectral reflectance inside each band of the sensor. The degraded data were then normalized by subtracting the mean reflectance in the interval of 400 nm to 700 nm to the spectral values, then by dividing the signal by the standard deviation of the same interval. Following the first approach, the dissimilarity matrix was computed by the Euclidean distance, and the complete linkage was used to build the cluster.

2.2.3. Classification of Reflectance Data Using SAM

Another procedure was also tested on the dataset acquired during this study, based on SAM algorithm. Prior to the classification, the standardization Min-Max [58], was applied on reflectance values to facilitate comparisons between the spectral signature of different specimens following this equation:

$$x_{ij}^* = \frac{x_{ij} - \min(x_{ij})}{\max(x_{ij}) - \min(x_{ij})}$$

where $\min(x_{ij})$ is the minimum reflectance value of the reflectance spectrum and $\max(x_{ij})$ the maximal value. Here, the 1st and 2nd spectral derivatives were computed for each normalized data. Derivatives enable to focus on the spectral characteristics linked to the absorption and minimize the overlapping and the loss of information directly linked to the water loss phenomenon [59]. Derivatives were computed using the derivative function of the *hsdar* package of the R software [55]. The polynomial Savitzky-Golay smoothing filter was used with a 11 nm bandwidth [60], which facilitates the detection of local minima and maxima corresponding to the absorption bands in the visible range [61]. Then, the matrix of similarity was calculated based on the SAM algorithm that express results as a numerical scale from 0 (identical spectra) to 1 (dissimilar spectra). SAM is an algorithm that enables to compare spectra by treating them as vectors in n-dimensional space, where n is the number of bands, and measuring the angle between two spectra to determine the spectral similarity between them [62,63]. The SAM algorithm was computed using the R package *resemble* [64] and applied on the raw data, the 1st and 2nd derivatives, and Ward's agglomeration method was used to build the dendrograms. For ease of reading, only the results that gave the best classification among those tested were showed and compared to the results obtained with the Euclidean approach (see Section 2.2.2).

2.2.4. Robustness Analysis and Monthly Monitoring

To test the robustness of the results obtained, a new spectral library was built by adding to the initially acquired data (measurements of 29 and 30 October 2019), the reflectance measurements acquired on 12 November 2019 (see Section 2.1). The same classification procedures were applied on this new spectral library, and the results were compared through the study of the classification trees. In order to test the reproducibility of the classification over time, the monthly spectral reflectance data set, acquired during the monthly monitoring conducted from September 2019 to September 2020, was analyzed using the first approach, as well as the one developed in this study.

3. Results

3.1. Pigment Analysis

The results of the pigment analysis are presented in Table 2. Eleven different pigments were detected in the three phyla. In green algae, six pigments were identified, and among them, chlorophyll *b* and neoxanthin were specific to this group. In brown algae, six pigments were also detected, two of which were specific to this group (i.e., fucoxanthin, and chlorophyll *c*) while lutein was only absent in this group. Four pigments were detected in all red algae species, with three additional pigments in some species. Phycoerythrin and phycocyanin were detected only in this phylum.

Table 2. Mean concentration ($\pm SD$) in mol 100 mol⁻² of chlorophyll *a* of the main pigments found in the sixteen species of algae. The main pigments are chlorophyll *b* (Chlb), chlorophyll *c* (Chlc), violaxanthin (Vio), antheraxanthin (Ant), fucoxanthin (Fuc), zeaxanthin (Zea), carotene (Car), lutein (Lut), Neoxanthin (Neo), phycoerythrin (PE) and phycocyanin (PC).

Species	Chlb	Chlc	Vio	Ant	Fuc	Zea	Car	Lut	Neo	PE	PC
<i>U. intestinalis</i>	39.4 (1.62)	0	6.63 (0.84)	0.22 (0.38)	0	0	7.68 (2.25)	17.86 (0.58)	4.89 (0.5)	0	0
<i>U. lactuca</i>	49.96 (1.86)	0	1.43 (0.43)	0.35 (0.21)	0	0	2.42 (0.77)	11.67 (1.34)	0.7 (0.39)	0	0
<i>A. nodosum</i>	0	5.33 (0.64)	12.48 (1.22)	1.85 (0.29)	29.4 (2.70)	1.37 (0.62)	3.21 (2.05)	0	0	0	0
<i>F. serratus</i>	0	7.69 (0.29)	11.69 (0.87)	1.22 (0.02)	32.88 (1.29)	0.58 (0.14)	4.57 (0.74)	0	0	0	0
<i>F. spiralis</i>	0	6.12 (0.63)	9.52 (0.53)	1.99 (0.11)	26.1 (1.87)	2.6 (0.62)	4.99 (0.36)	0	0	0	0
<i>P. canaliculata</i>	0	8.18 (1.62)	14.22 (3.64)	1.17 (0.38)	33.21 (6.93)	1.88 (1.34)	4.39 (1.81)	0	0	0	0
<i>S. latissima</i>	0	10.17 (3.07)	2.6 (0.31)	0.15 (0.03)	39.64 (5.89)	0.01 (0.01)	1.10 (0.83)	0	0	0	0
<i>S. muticum</i>	0	12.49 (0.24)	6.88 (0.66)	0	43.59 (2.64)	0.16 (0.02)	5.78 (0.39)	0	0	0	0
<i>C. virgatum</i>	0	0	0.66 (0.19)	6.32 (4.31)	0	0	9.87 (2.8)	9.23 (2.86)	0	8.11 (1.44)	0.96 (0.6)
<i>C. crispus</i>	0	0	0	0	0	0	7.23 (1.39)	20.05 (3.48)	0	0.79 (.14)	0.11 (0.01)
<i>C. officinalis</i>	0	0	0.52 (0.14)	9.32 (1.35)	0	2.31 (1.23)	15.53 (4.05)	1.87 (1.11)	0	15.07 (0.72)	1.69 (0.72)
<i>M. stellatus</i>	0	0	0	0	0	0	5.62 (3.99)	26.94 (0.81)	0	12.5 (3.63)	5.7 (1.06)
<i>O. pinnatifida</i>	0	0	0	0.37 (0.18)	0	5.80 (2.24)	6.73 (1.93)	1.04 (0.36)	0	43.19 (1.51)	6.23 (1.07)
<i>P. palmata</i>	0	0	0	0	0	0	12.8 (0.76)	23.6 (3.16)	0	7.8 (1.06)	1.12 (0.25)
<i>P. cartilagineum</i>	0	0	0	0	0	0	9.36 (1.34)	11.66 (2.68)	0	84.58 (17.57)	11.96 (1.24)
<i>P. dioica</i>	0	0	0	0	0	0	9.77 (2.11)	24.09 (2.04)	0	4.85 (0.75)	2.04 (0.43)

Figure 1 shows the HCA tree obtained from the pigment content analysis. The obtained results suggested an optimal partition of the individuals into three clusters (represented by black braces). The first branch of the cluster (cluster I) included brown algae species. A second branch (cluster II) included individuals of two red algae species, while the last branch (cluster III) gathered individuals of green algae species and the remaining individuals belonging to six red algae species. In this last group, green algae were isolated from red algae, and they formed a subgroup within the cluster. It is also interesting to note that individuals of the same species clustered together, except for *Ascophyllum nodosum* and *Pelvetia canaliculata*.

3.2. Raw Reflectance Spectra Analysis

Figure 2 shows spectra of Min-Max normalized reflectance for each species. All species belonging to the same phylum showed a common pattern in their reflectance spectrum. This spectral feature is, in particular, defined by the number of peaks present in the reflectance spectra (identified by black arrows). Green algae are characterized by a large single reflectance peak at 545 nm (Figure 2A). Brown algae showed three reflectance peaks, including a brown algae-specific peak located at 570 nm (Figure 2B). The other two reflectance peaks are also detected in the red algae and are, respectively, located at 600 nm

and 645 nm. Red algae are characterized by three reflectance peaks, the two common to brown algae and one specific to this group detected at 515 nm (Figure 2C).

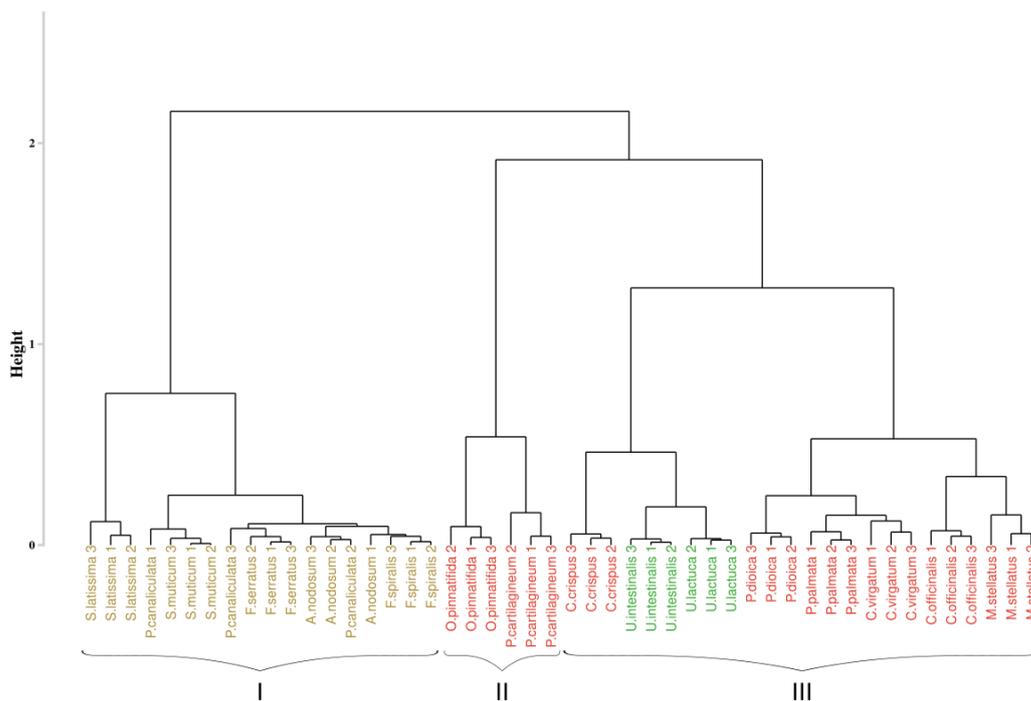


Figure 1. Hierarchical classification (Bray–Curtis similarity coefficient, Ward’s agglomeration method) of pigment composition samples. Black braces indicate optimal clusters. Colors indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta), and red (Rhodophyta).

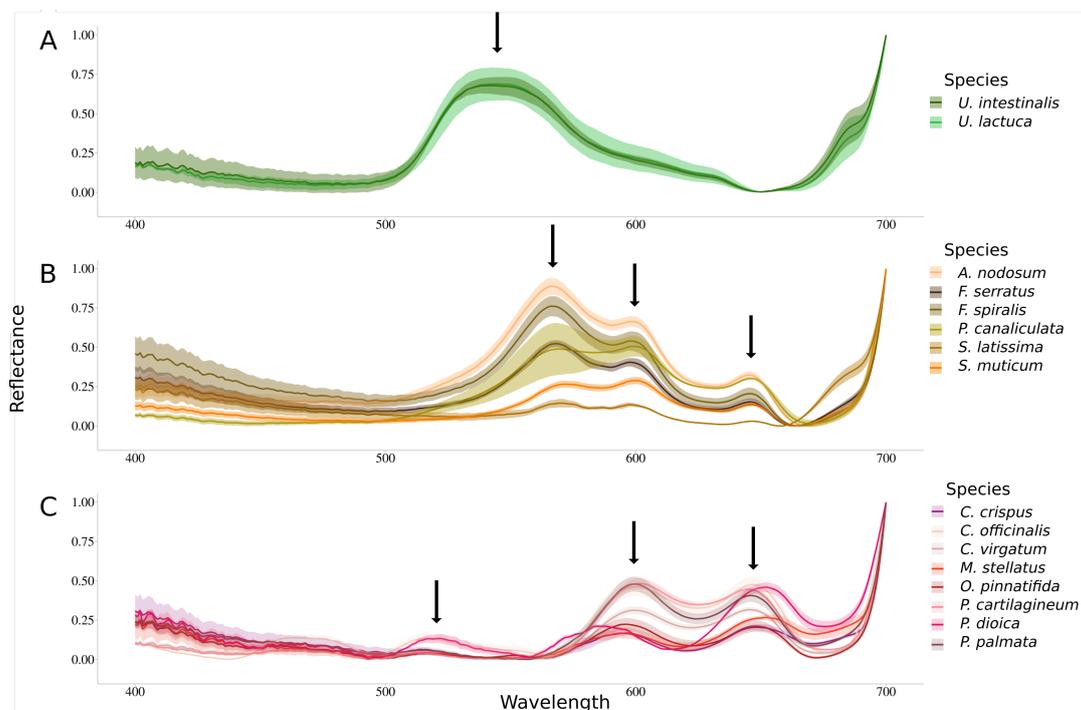


Figure 2. Normalized reflectance spectra measured for the sixteen species. Dark lines represent the mean while intervals represent the associated standard deviations. Downward arrows indicate local maxima. (A) Chlorophyta species, (B) Ochrophyta species and (C) Rhodophyta species.

3.3. Reflectance Data Classification

All results from this Section 3.3 were obtained on the spectral library consisting of reflectance spectrum measurements acquired on 29 and 30 October 2019 mission. This dataset allowed to compare the classification results obtained with the Euclidean approach and the one developed during this study. Following this, the robustness of the obtained classifications was tested by adding to the initially constituted library, the reflectance measurements acquired on 12 November 2019.

3.3.1. Application of the Euclidean Technique

The results of the first approach applied to the hyperspectral library acquired during this study are presented in Figure 3. The analysis of the inter-cluster inertia suggests an optimal number of four clusters. Two clusters were constituted by only one group of algae. The first one (cluster I) gathered all the individuals belonging to the green algae with a bootstrap p -value of 100%, while the second one (cluster II) only concerns brown algae with a 100% p -value. The two others clusters (clusters III and IV) showed a mixture between brown and red algae, with a p -value of 97% and 96%, respectively. However, in both of these clusters, individuals belonging to the same phylum were successfully grouped, which led to the creation of sub-clusters, with a bootstrap p -value of 100% in both case. Focusing on the species-level classification, six species out of the sixteen were correctly discriminated, with a p -value superior to 95%. Concerning *Corallina officinalis*, a grouping of individuals was observed, with a p -value of 93%.

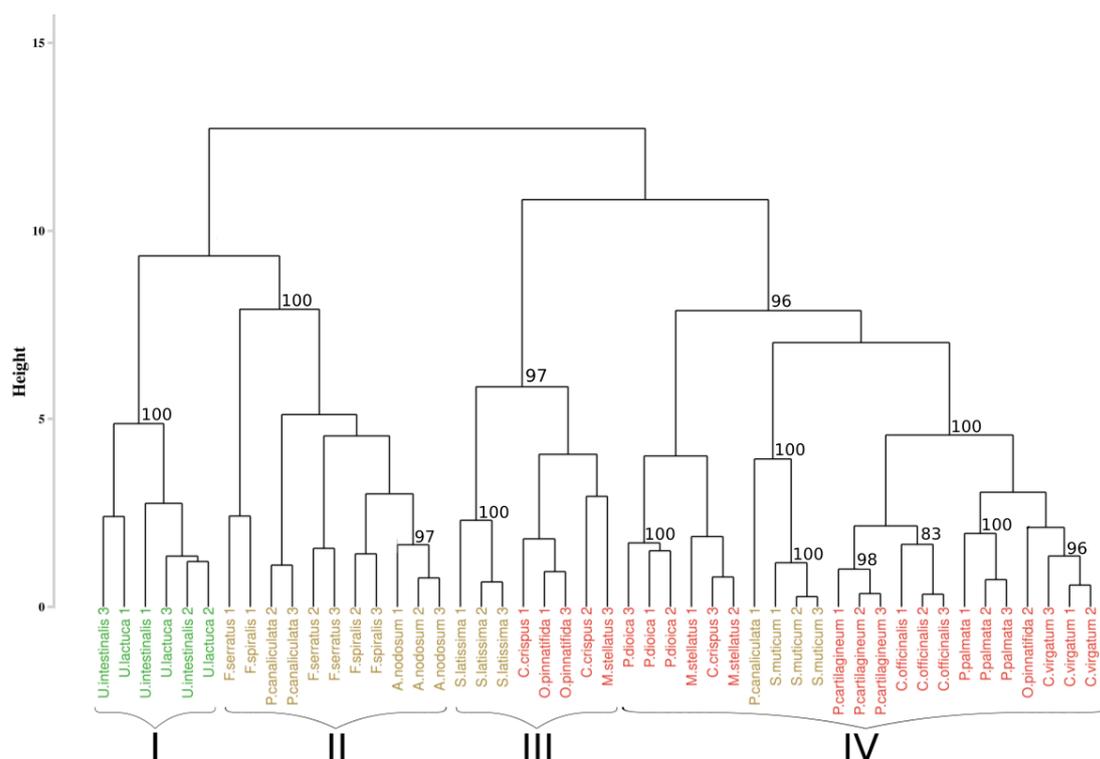


Figure 3. Dendrogram obtained from cluster analysis of the dissimilarity between the standardized spectra of the sixteen species calculated using the Euclidean distance and a complete linkage, according to the Euclidean approach. Black braces indicate optimal clusters. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta), and red (Rhodophyta). The value above each node indicate the p -value (%) associated with their bootstrap resampling.

With the intention to test the robustness of this approach, it was applied to a new data set composed of the initial data to which 7 new individuals were added (Figure 4). Among all the additional species, only individuals belonging to *Saccharina latissima* were

gathered with the suitable species, with a bootstrap p -value of 99%. Other individuals were unevenly distributed within the dendrogram, but they were classified with individuals belonging to the same phylum. For example, individuals added of *Fucus serratus* were grouped with individuals belonging to *Pelvetia canaliculata* (p -values of 100%) but also with those of *Sargassum muticum* for one of them (p -values of 100%).

The first approach applied to our dataset may thus not be resilient to the addition of new individuals.

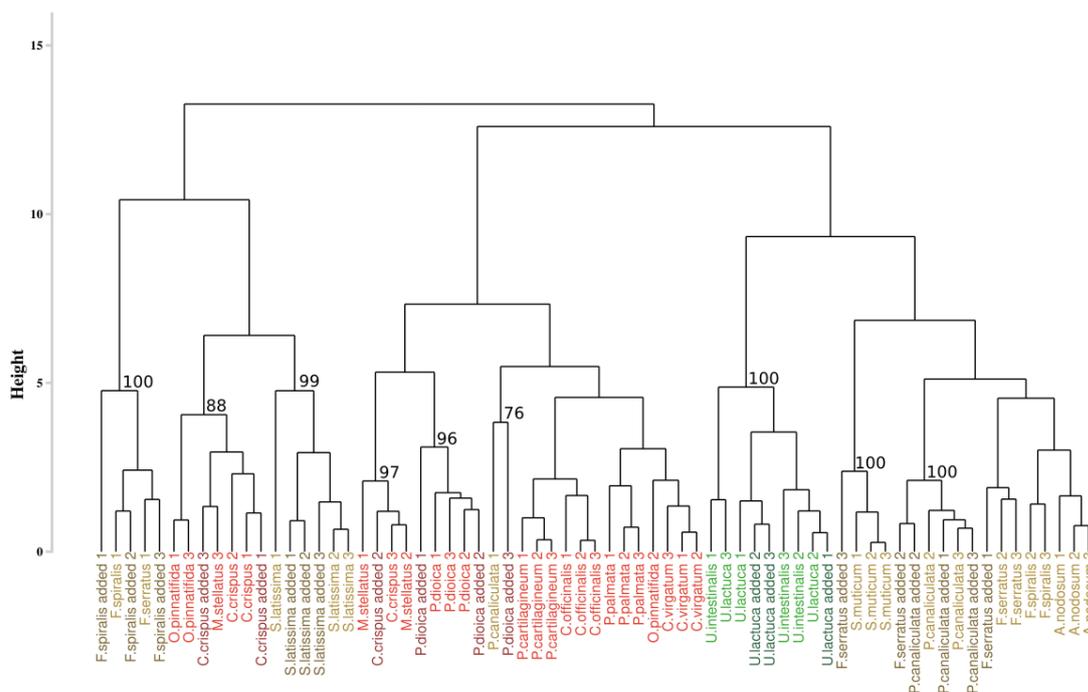


Figure 4. Dendrogram obtained from the addition of the supplementary individuals and from the Euclidean approach. The dissimilarity matrix was computed with the Euclidean distance and the complete linkage. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta). Names in dark colors show the added individuals. The value above each node indicate the p -value (%) associated with their bootstrap resampling.

3.3.2. Application of the Spectral Angle Mapper Approach

Figure 5 represents the results of the HCA performed on the first-derivative applied to the Min-Max normalized reflectance data. After inertia analysis, the optimal partitioning of the reflectance data was set to four clusters. Results of the partitioning showed clusters composed of individuals belonging to the same phylum, with green algae grouped (cluster I) with a bootstrap p -value of 100%, brown algae grouped (cluster II) in 91% of the sampling distribution, and the red ones divided into two clusters (clusters III and IV), with a p -value of 100% and 95%, respectively. Classification of individuals also showed a gathering by species for eleven species on the sixteen studied, with a bootstrap p -value higher than 94%, except for individuals belonging to *Fucus* species. Indeed, in this case, the associated p -value was 86% for *Fucus serratus* and 89% for *Fucus spiralis*. However, when considering the group formed by *Fucus* species, the p -value was higher (90%). For the five remaining species, individuals from the same species were generally close to each other.

The addition of new individuals slightly modified the composition of the original clusters by classifying *Saccharina latissima* individuals within the red algae cluster (Figure 6). Despite this mixture, all the individuals belonging to *Saccharina latissima* were successfully grouped in the same sub-cluster that was isolated from the red algae species, 100% of the sampling distribution. Consequently, there was no mixture between species from different phyla meaning that the assessment of the robustness of proposed approach is consistent

with the addition of supplementary individuals. On the 7 added individuals, only three were classified with the species cluster that they belong to (i.e., *Porphyra dioica* with a p -value of 100%, *Saccharina latissima* with a p -value of 100% and *Pelvetia canaliculata* with a p -value of 96%). Remaining species were classified in the appropriate phylum, but they are unevenly distributed among different species. Among all the species, nine species from the sixteen were well-classified. Even if this approach is more resilient to individuals species addition, only half of the added individuals were well-classified.

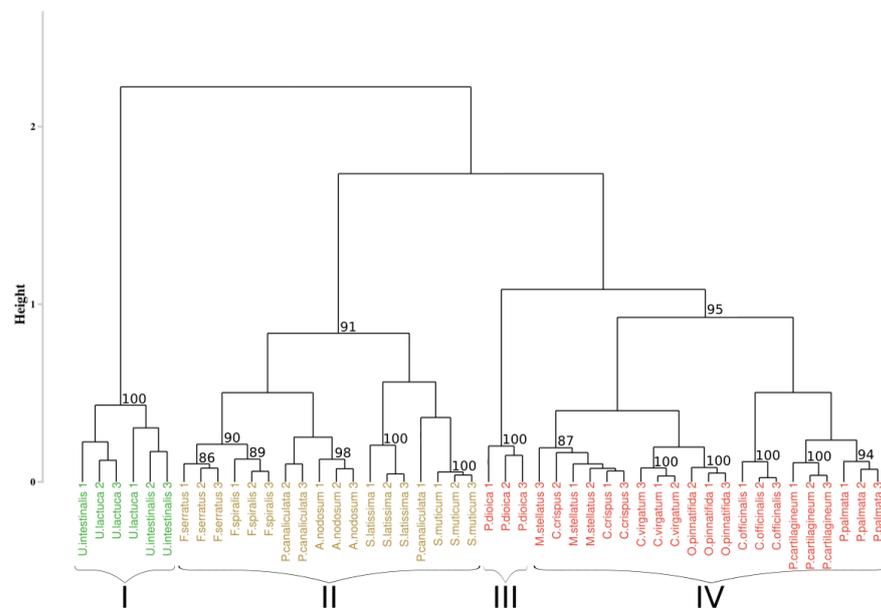


Figure 5. Dendrogram resulting from HCA applied on the sixteen species. Distance matrix was calculated using the SAM algorithm applied on the 1st derivative data. Black braces indicate optimal clusters. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta), and red (Rhodophyta). The value above each node indicate the p -value (%) associated with their bootstrap resampling.

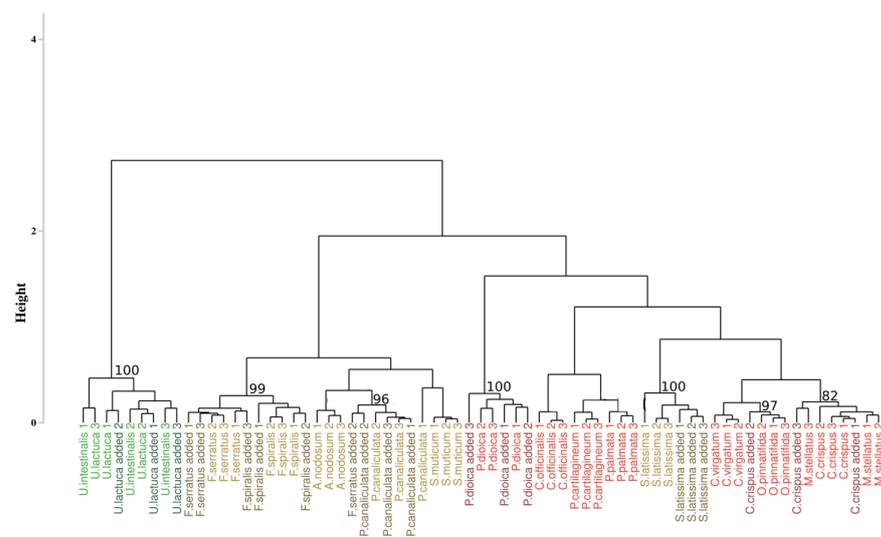


Figure 6. Dendrogram obtained from the addition of the supplementary individuals and from the developed approach. The dissimilarity matrix was computed with the SAM algorithm and Ward’s agglomeration. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta). Names in dark colors show the added individuals. The value above each node indicate the p -value (%) associated with their bootstrap resampling.

Comparison of the dendrograms from the two approaches was performed using Cohen's Kappa coefficient. In the case of the initial dendrogram, composed only of individuals from the first sampling event (29 and 30 October 2019), the result of the comparison was 0.687. This means that the two dendrograms had more than 31% differences. The addition of new individuals further accentuated this difference. Indeed, the coefficient obtained was 0.619, which corresponds to a difference between the dendrograms of more than 38%.

3.4. Assessment of the Approaches Reproducibility over Time

The assessment of the approaches reproducibility over time was performed on the data from the monthly monitoring, acquired between September 2019 and September 2020.

3.4.1. Application of the Euclidean Technique

An extract of the dendrogram (chosen as the most mixed part) resulting from the classification approach of Olmedo-Masat et al. [27] applied on the reflectance data acquired during the monthly monitoring is presented on Figure 7. The obtained results displayed a classification linked to the month of sampling for some clusters. Indeed, at the left of the dendrogram (cluster I, in green), a group composed of *Ulva lactuca* sampled in June appears. This monthly merging is particularly visible within cluster II, which gathers all species sampled in January. However, this monthly merging can not be extended to the whole dendrogram. To facilitate the reading of the dendrogram results, a summary figure is proposed as Figure 8 for clarity. This synoptic representation of the whole dendrogram showed an important mixture of the individuals, whatever the phylum or the species within the dendrogram. For example, *Saccharina latissima* individuals are separated into four different groups scattered on the entire dendrogram. The same pattern can be observed for all the species. Concerning the Fucales (*Fucus serratus*, *Fucus spiralis*, and *Pelvetia canaliculata*), the species are mixed and are separated into three different clusters. Following this approach, no clear classification can be extracted using data from the monthly monitoring by using the Olmedo-Masat's approach.

3.4.2. Application of the Spectral Angle Mapper Approach

Figure 9 displays the result of the classification performed on the monthly monitoring data with the use of the SAM algorithm, applied on the first derivative data, and to compute the dissimilarity matrix. The part of the dendrogram presented is an extract of the complete dendrogram with the selection of the part which exhibited the greatest variability. Contrary to the result obtained with the approach proposed by Olmedo-Masat et al. [27], the proposed approach based on the SAM algorithm exhibited less heterogeneity in the composition of the groups. In the presented part of the dendrogram, two clusters were detected. The first one, in red, comprised only the individuals belonging to *Chondrus crispus*. The second one, in brown, consisted in a gathering of different species. These species are *Fucus serratus*, *Fucus spiralis* and *Pelvetia canaliculata* and no classification pattern could be extracted from this cluster. To facilitate the reading of the dendrogram results, a summary figure is proposed as Figure 10 for clarity. Except for the mixed groups of the three Fucales species previously presented, all the clusters are composed of individuals from single species, exhibiting seven clusters in total. Three of them gathered all the individuals belonging to the same species. These clusters are composed of the green algae *Ulva lactuca* and the two red algae *Porphyra dioica* and *Chondrus crispus*. Two clusters are characterized by individuals belonging to *Saccharina latissima*. Moreover, all the *Saccharina latissima* individuals are located within these two clusters. The *Pelvetia canaliculata* cluster located at the right of the dendrogram gathered most of the *Pelvetia canaliculata* individuals. Finally, *Fucus spiralis* and *Fucus serratus* individuals, as well as the six individuals of *Pelvetia canaliculata* not classified with the other individuals of the same species, are gathered within the Fucales cluster. Comparison of the clusters obtained by the two different approaches yielded a Cohen's Kappa coefficient of 0.405, which means that the two dendrograms had more than 59% difference between them.

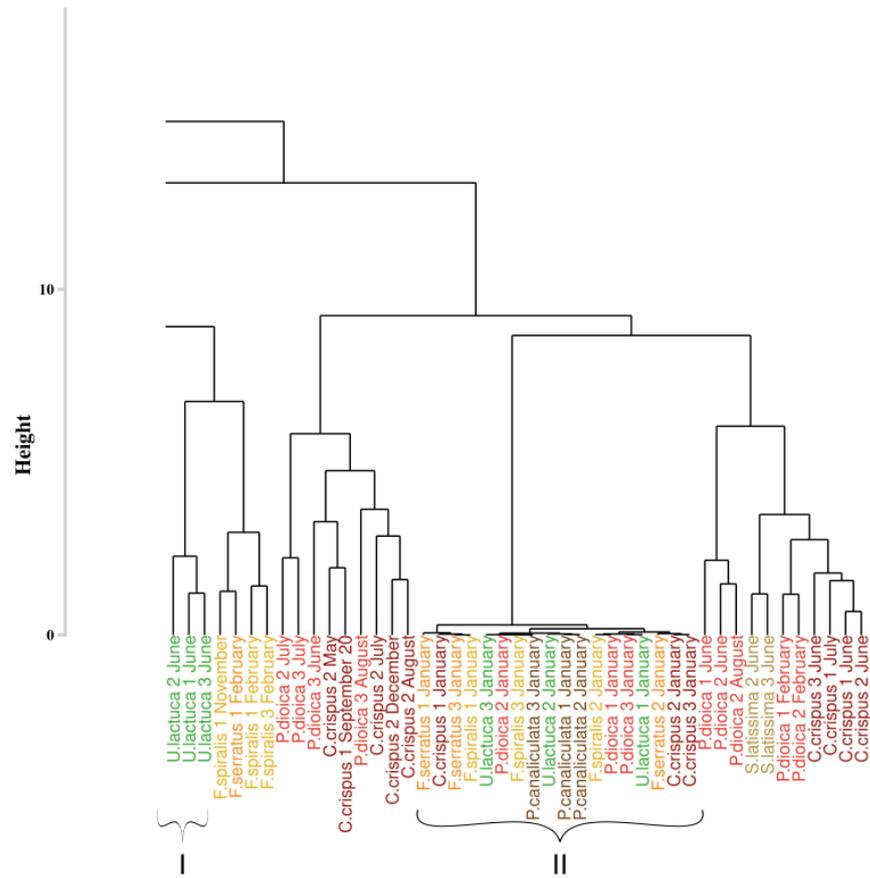


Figure 7. Extract of the dendrogram resulting from HCA of the dissimilarity between the standardized spectra of the monthly monitoring data. Dissimilarity was calculated using the Euclidean distance. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta). Variation in the color intensity makes it easier to visually identify the different species of algae. The complete figure is available in Appendix A (Figure A1).

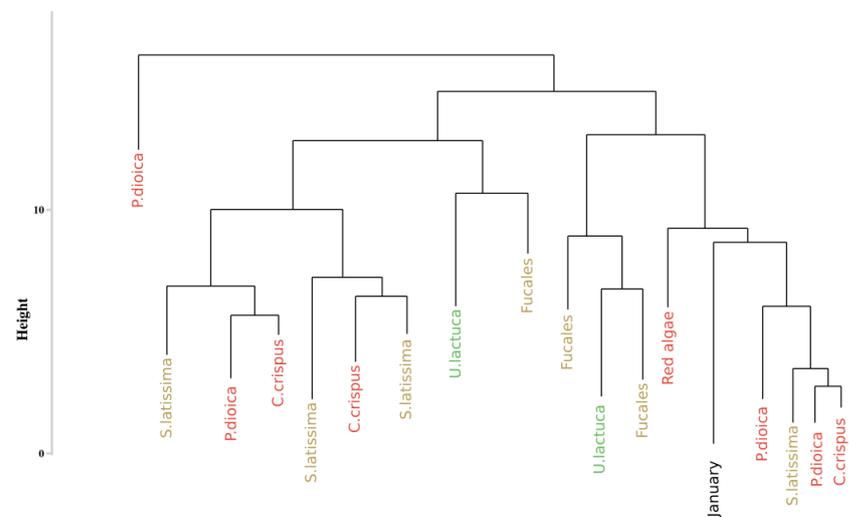


Figure 8. Simplification of the dendrogram obtained from the HCA of the monthly monitoring data with the Euclidean distance to compute dissimilarity matrix. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta).

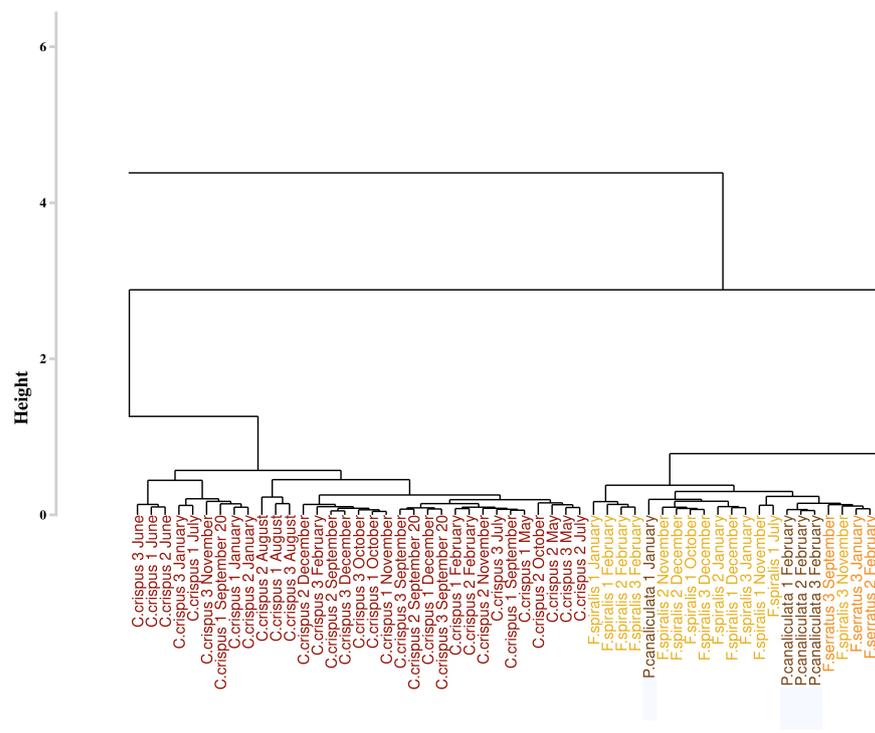


Figure 9. Extract of the dendrogram obtained from HCA of the dissimilarity between the first derivative reflectance data of the monthly monitoring. Dissimilarity was calculated using the proposed approach which use spectral angle mapper algorithm. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta), and red (Rhodophyta). Variation in the color intensity makes it easier to visually identify the different species of algae. The complete figure is available in Appendix A (Figure A2).

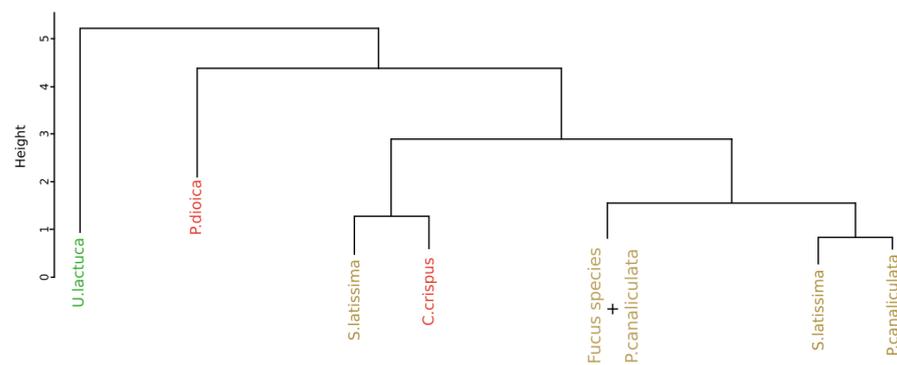


Figure 10. Simplification of the dendrogram obtained from the HCA of the monthly monitoring data with the SAM algorithm to compute dissimilarity matrix. Colors, used to facilitate visual interpretation, indicate algae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta).

4. Discussion

The mapping of macroalgae from hyperspectral imagery requires the development of efficient identification methods that are reproducible to intra-species variation. The approach herein described offers a new and efficient procedure for the identification of species using the hierarchical clustering analysis (HCA) technique. Based on the use of the spectral angle mapper algorithm applied to the first derivative of the normalized data, this new approach allowed the majority of the species studied to be efficiently discriminated, regardless of the considered season.

4.1. Macroalgae Discrimination

4.1.1. Pigment

First of all, knowing that the hyperspectral signature depends essentially on pigments, the pigment contents were analyzed to see if it was possible to differentiate the species according to this characteristic. The results of the pigment characteristics obtained showed the existence of specific pigment to each phylum. In particular, chlorophyll b and neoxanthin are pigments specific to Chlorophyta with an absorption around 650 nm [65]. The Ochrophyta are differentiated by the presence of two specific pigments, chlorophyll c (636 nm) and fucoxanthin (550 nm), while Rhodophyta are characterized by the presence of phycoerythrin (563 nm) and phycocyanin (620 nm). With the exception of *Pelvetia canaliculata*, the results showed a perfect classification at the species level probably explained by the difference in pigment ratios. In the case of *Pelvetia canaliculata*, the great variability in pigment content between individuals may explain such a bias in the classification obtained. It has been shown by Casal et al. [66] that photosynthetic pigments and accessory pigments partly explain the unique spectral shape of the different phyla and that this spectral shape depends on pigment concentration. This feature reinforces the value of using a hyperspectral library and distance matrix calculation to perform macroalgal classification. However, it has been shown that, in macroalgae, the relationship between pigment content and light absorption may be limited, especially due to the effect of multiple scattering: [67–69]. In order to understand such differences between light absorption and pigment content, a complementary analysis was performed on three characteristic species of each phylum. From the absorbance of the pigments, obtained by spectroscopic analysis, the reflectance was evaluated using the formula $reflectance = 10^{-absorbance}$, allowing the comparison between the reflectance of the whole individual and the reflectance reconstructed from the total pigment content alone. Figure 11 shows the results of the overlapping of the normalized curves obtained from the measurement of the reflectance (in light colors) and the reconstructed reflectance (in dark colors). With this additional information, substantial spectral differences between the two curves were systematically observed, explained by two phenomena. The first one, mainly observable in green and brown algae, is a difference in the width of the reflectance peak between the two curves. Indeed, the width of the reflectance peak based on absorbance data is wider than that based on measured reflectance data. This difference can be explained by the presence of other molecules with absorption properties in the living material that are not present in the extract. These molecules, which are non-photosynthetic tissues (i.e., proteins or nucleic acids), have an impact on light absorption, especially in the blue light region (wavelengths below 500 nm or Soret bands). The second phenomenon is a shift, of a few nm, of each wavelength value of the reflectance minima (comparable to the absorption maximum). These shifts may be due to the extraction procedure, which may alter the protein-pigment complexes and the spatial conformation of the proteins, thus modifying the optical properties of the sample. Despite the information provided by this analysis, the reflectance data obtained using this equation should be treated with caution due to the difference in reflectance properties between the living material and the extract. In order to consider only the pigments effects on the classification, it would be interesting to assign a maximum absorption wavelength to each pigment. Such work has already been done by Méléder et al. [70] to estimate the pigment composition in vivo for microphytobenthos, with promising results. However, the cellular complexity of macroalgae makes such estimation more complicated. In particular, it appears that in macroalgae, pigment uptake characteristics may vary from one phyla to another, but also within the same phyla [71]. In plants, a similar conclusion was made by Huang et al. [72], who concluded that remote quantification of pigments is not very efficient, despite a good knowledge of the pigment absorption regions.

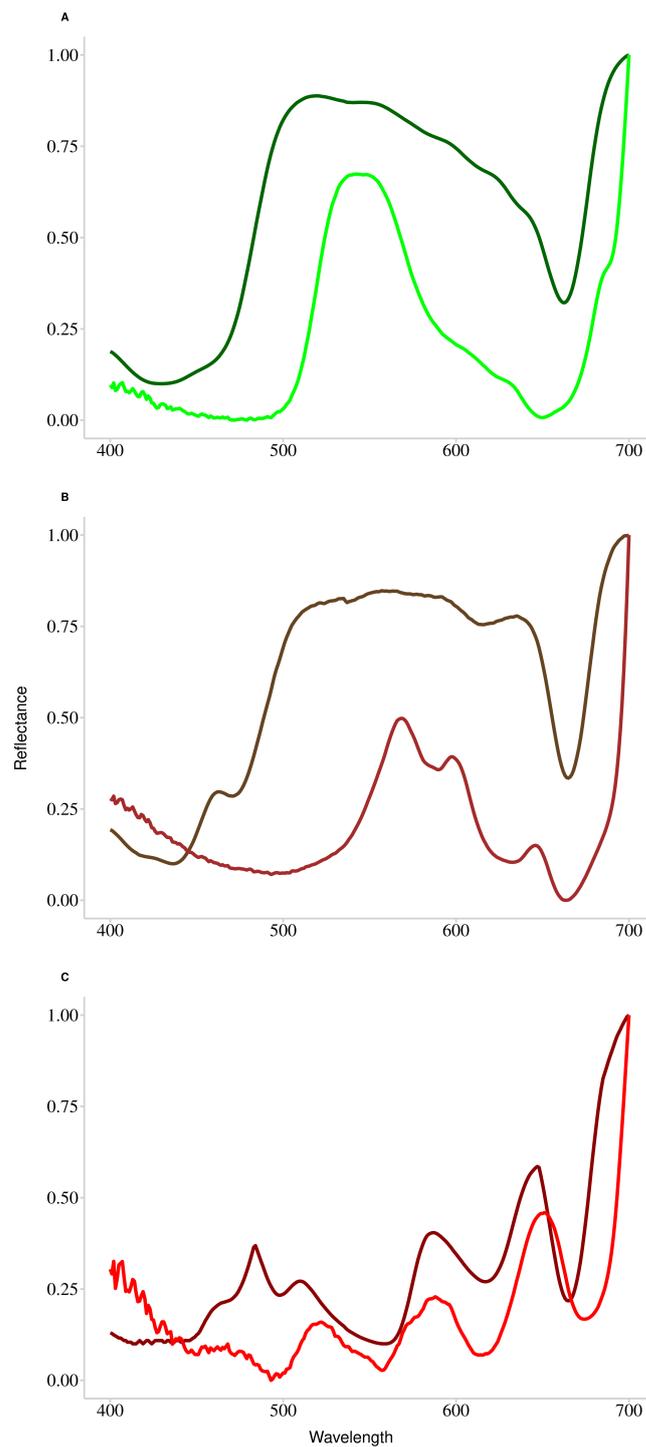


Figure 11. Superposition of the normalized reflectance spectra acquired from the ASD measurements (in light color) and the normalized reflectance spectra reconstructed from the logarithmic transformation of absorbance measured in laboratory conditions (in dark color). (A) Chlorophyta species, (B) Ochrophyta species and (C) Rhodophyta species.

4.1.2. Spectral Signatures Classification

To investigate the effectiveness of using hyperspectral data for macroalgal discrimination, the recently published approach of Olmedo-Masat et al. [27] was used. Despite their promising results, this procedure proved not to be suitable for the discrimination of species acquired on the rocky coast of the English Channel. Indeed, the results showed that this approach did not allow to correctly group individuals belonging to the same phylum. Red algae were always

mixed with brown algae, and no real differentiation between these two phyla could be obtained. The difference with the results obtained by Olmedo-Masat et al. [27] is mainly explained by the preprocessing applied to the data, and in particular the way individuals of the same species were considered. In their analysis, all individuals of the same species were grouped before classification, and intraspecific variation was not considered. By considering only the mean of individuals belonging to the same species (or by extension the median, as was done by Olmedo-Masat et al. [27]), the differences observed between the reflectance curves of each species are highlighted (Figure 2). In contrast, when considering the variability within each species, this difference is strongly reduced, with a greater overlap between the reflectance curves of the different species. The previous results show that the use of a classification based on reflectance values, as done by [27] is not suitable for accurate discrimination of hyperspectral macroalgal reflectance data. The procedure developed in this study is based on the use of the algorithm spectral angle mapper (SAM) and focuses on the study of the spectral shape. This allows to reduce the effects of the intraspecific variability, expressed mainly through the variation of the signal intensity, without consequent modification of the spectral shape. Indeed, intraspecific variations are generally related to a difference in the composition of individuals (pigment content, chloroplast density, cell or tissue arrangement), which is a response to environmental conditions, such as light availability, or related to the developmental stage of individuals: [73–75], by playing on reflectance values. The results obtained following the use of the developed approach, on the hyperspectral library of macroalgae, revealed an appropriate grouping of individuals according to the phylum to which they belong. Such discrimination of the three main macroalgal groups was also demonstrated by Chao Rodríguez et al. [47] with three different methods (RGB colorimetry, true skill statistics optimal band (TSS-OB), and derived spectroscopy). However, they concluded the inability to discriminate individuals at a higher level (i.e., than the species level). In the present study, the classification performed on the macroalgal spectral library, with the SAM algorithm applied on the first derivative hyperspectral reflectance data, demonstrated, for the first time, the possibility of reaching the species level for most of the studied species, considering the intraspecific variability. For misclassified species, the spectral shape similarities are systematically very important. For *Ulva sp.*, the strong similarity between reflectance spectra explains these discrimination difficulties (less than 9% difference on average with a maximum at 68%). This strong similarity is explained by a content and a pigmentary structure quite identical in the two species. The same phenomenon occurred between *Mastocarpus stellatus* and *Chondrus crispus*. Figure 2C, but in this case, the similarity concerns only the shape of the two curves. This similarity is reflected in the calculation of SAM which shows on average 0.10% difference with a maximum of 0.14%. Since the distance SAM is based on the spectral shape, and more precisely on the angle calculated between different spectra, the differentiation of two similar spectral curves is not possible even if they present differences in terms of reflectance values as it is the case for *Mastocarpus stellatus* and *Chondrus crispus*. Obviously, the classification resulting from using the SAM algorithm to compute the distance matrix on the data derived at the first order performed better and is more suitable for our study area.

4.2. Robustness

In order to validate the effectiveness of the developed procedure, a robustness assessment was performed, adding additional individuals to the initial dataset, and applying both approaches to the new dataset. In both cases, this addition led to the modification of the dendrogram, with a lesser impact on the dendrogram based on the SAM. Indeed, in this case, only one species of brown algae migrated within the red algae cluster, whereas with the Olmedo-Masat approach, the addition of new individuals generated the formation of three new clusters. In both cases, these changes in the dendrograms denote a change in the distance matrix, with two species belonging to different phyla being classified together. As the experiment was performed under controlled conditions and on similar living material, this variation could be related to the modification of the pigment content of the species linked to environmental conditions. Indeed, in macroalgae, as in most photosynthetic organisms, protective mechanisms involving pigments are put in place to protect macroal-

gae from stresses induced by environmental conditions. In particular, variations in light intensity strongly impact photosynthetic pigments by modifying their quantity but also the pigment composition [76,77]. In the present study, this effect is mainly visible for violaxanthin, involved in the xanthophyll cycle. This cycle is one of the main defense mechanisms against high light intensities [78,79]. Despite the classification errors, with the procedure developed in this study, individuals belonging to the same phylum are always grouped together which is not the case for the Olmedo-Masat approach. Using the procedure developed in this study, only individuals from the red algae phylum form an isolated cluster. This is explained by the low reflectance values (lower than 0.15) observed for the individuals of this species. Indeed, these low values mask the general spectral shape and the spectral shape related to this species is then found to be close to that of the red algae species with almost no difference between the peaks at 570 nm and 600 nm and a slight peak at 645 nm. (Figure 2). Furthermore, because the results of the SAM calculation showed very little difference between species (less than 0.1%) as well as between phyla (less than 2%), the addition of new *Saccharina latissima* species brought the *Saccharina latissima* cluster closer to red algae. Despite this phenomenon, all individuals of *Saccharina latissima* remained close to each other.

4.3. Monthly Monitoring

The results obtained for the discrimination of species show that for a given period, the approach developed allows an efficient classification of individuals, contrary to the Olmedo-Masat procedure. However, one of the main interests of the use of the spectral library is not to have to perform field measurements in parallel with the mapping campaigns. To achieve this goal, the classification of the hyperspectral library must be reproducible over time. In order to test this, both approaches were applied on a monthly monitoring of macroalgal reflectance spectra. The results obtained from this comparative analysis showed that the Euclidean method is sensitive to seasonal variations. Indeed, no classification could be extracted from the analysis, and each group of species was distributed along the dendrogram. These results may be related to the seasonal evolution of pigment content in relation to changes in environmental conditions (light and temperature); [77,80]. Similar results have been demonstrated in terrestrial [81] and marine [49] environments, with significant seasonal effects on the reflectance properties of the materials studied. More recently, Selvaraj et al. [82] have demonstrated that, in algae, changes in pigment content due to seasonal variations have a significant impact on the reflectance signal, and mainly in summer when conditions are most stressful. The results obtained by using the developed approach, show an efficient classification whatever the season considered. Indeed, green and red algae species form monospecific groups whatever the sampling month. In the case of brown algae, two groups are formed while three other species are mixed. It is interesting to note that there is no mixing of species belonging to different phyla, unlike the Olmedo-Masat approach. The result obtained with the procedure developed in this study is explained both by the preprocessing applied to the data, as well as by the use of SAM to calculate the distance matrix. Indeed, the succession of these treatments allows to get rid of the effects of the seasonal variations, in particular when it is about the evolution of the quantity of pigments, by considering only the spectral shape. This result allows us to consider the possibility of using a large spectral library composed of reflectance spectra acquired during the year to perform species discrimination in hyperspectral imaging without simultaneous field surveys. These results reinforce the interest of using a spectral library coupled with a hierarchical cluster analysis to perfectly discriminate individuals from hyperspectral imagery.

The different results obtained show the interest of using a spectral library for the discrimination of macroalgae. However, as shown by Chao Rodríguez et al. [47] to reach the level of species with the reflectance data remains theoretical. However, this classification can be improved by considering complementary data, especially topo-bathymetry. Indeed, as mentioned previously, it is well known that macroalgal species have a belt-like organization, specific to a bathymetric level. As in the present study, the mixed species are specific and characteristic of a different belt, the topo-bathymetric information will allow to further discriminate

the species. For example, the *Fucus serratus* are inferred to the coastal zone between the middle and lower intertidal level while the *Fucus spiralis* are specific to the upper shoreline level. Coupled with this relevant field knowledge, the hyperspectral technique certainly becomes a powerful tool to discriminate macroalgal species with greater accuracy. The in situ use of the approach developed during this study is also conditioned by environmental variations during data acquisition. In particular, variations in light intensity during the acquisition mission can potentially modify the acquired spectral responses. However, the succession of the different treatments used in the procedure developed in this study should allow us to avoid the effects of these variations. One of the obstacles to the precise identification of species in in situ conditions is the presence of species mixing within the different communities. However, the use of hyperspectral cameras on board UAVs allows to increase the spatial resolution of acquisition, up to 2 cm [42]. If this resolution is not sufficient to separate the mixtures, it is possible to use unmixing models. For example, Uhl et al. [83] studied the possibility to unmixed species, thanks to linear unmixing algorithm. They concluded to the possibility to separate mixed species to a limited extent. This feature allows to discriminate mixed species within the dendrogram in order to draw maps as precise as possible to follow the evolution of the different communities.

5. Conclusions

In this study, a new approach to macroalgal discrimination was developed using a library of reflectance spectrum measurements acquired under controlled conditions. This procedure is based on the use of the SAM algorithm, for the first time applied on the first derivative of the reflectance measurement data, and not on the raw data. To our knowledge, this has never been done on reflectance signals acquired on macroalgae. The classification results obtained were compared to those obtained, on the same dataset, with the Olmedo-Masat et al. [27] approach, which is the most successful procedure published to date. The comparison was performed on a spectral library including 16 species and on a monthly monitoring based on 7 species, thus allowing to take into account the robustness of the results to natural variabilities. The results obtained showed that the developed procedure allows a relatively efficient discrimination of species compared to that obtained using the Olmedo-Masat approach, with more than 30% differences between the two approaches. Moreover, this same procedure is also resilient to seasonal variations, which does not seem to be the case for the Olmedo-Masat approach. However, it would be interesting to see if this robustness is maintained between years, and applies to other sites. Indeed, since the conditions between the different seasons are not the same between two consecutive years (e.g., more or less severe winter or summer), variations in the spectral responses are to be expected. Finally, the different steps used in this approach suggest good results when applied to data acquired in real conditions. Indeed, these different steps allow to get rid of the possible variations of the experimental conditions, in particular of the luminosity and the seasonal effects.

Author Contributions: Conceptualization, F.D. and F.G.; Data curation, F.D.; Formal analysis, F.D., F.G. and G.D.; Methodology, F.D. and C.V.; Supervision, F.G., C.V. and N.S.; Writing—original draft, F.D.; Writing—review and editing, F.D., C.V., N.S. and F.G. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: F. Douay is funded by a PhD studentship from the Université du Littoral côte d'Opale (ULCO) and the Pôle Métropolitain Côte D'Opale (PMCO).

Acknowledgments: This work has been financially supported by the European Union (ERDF), the French State, the French Region Hauts-de-France and Ifremer, in the framework of the project CPER MARCO 2015-2020. We would like to thank the ULCO University and the CNES TOSCA program for funding the LOG hyperspectral radiometer through the BQR-HYPCOOL and CNES TOSCA funds.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

Appendix A

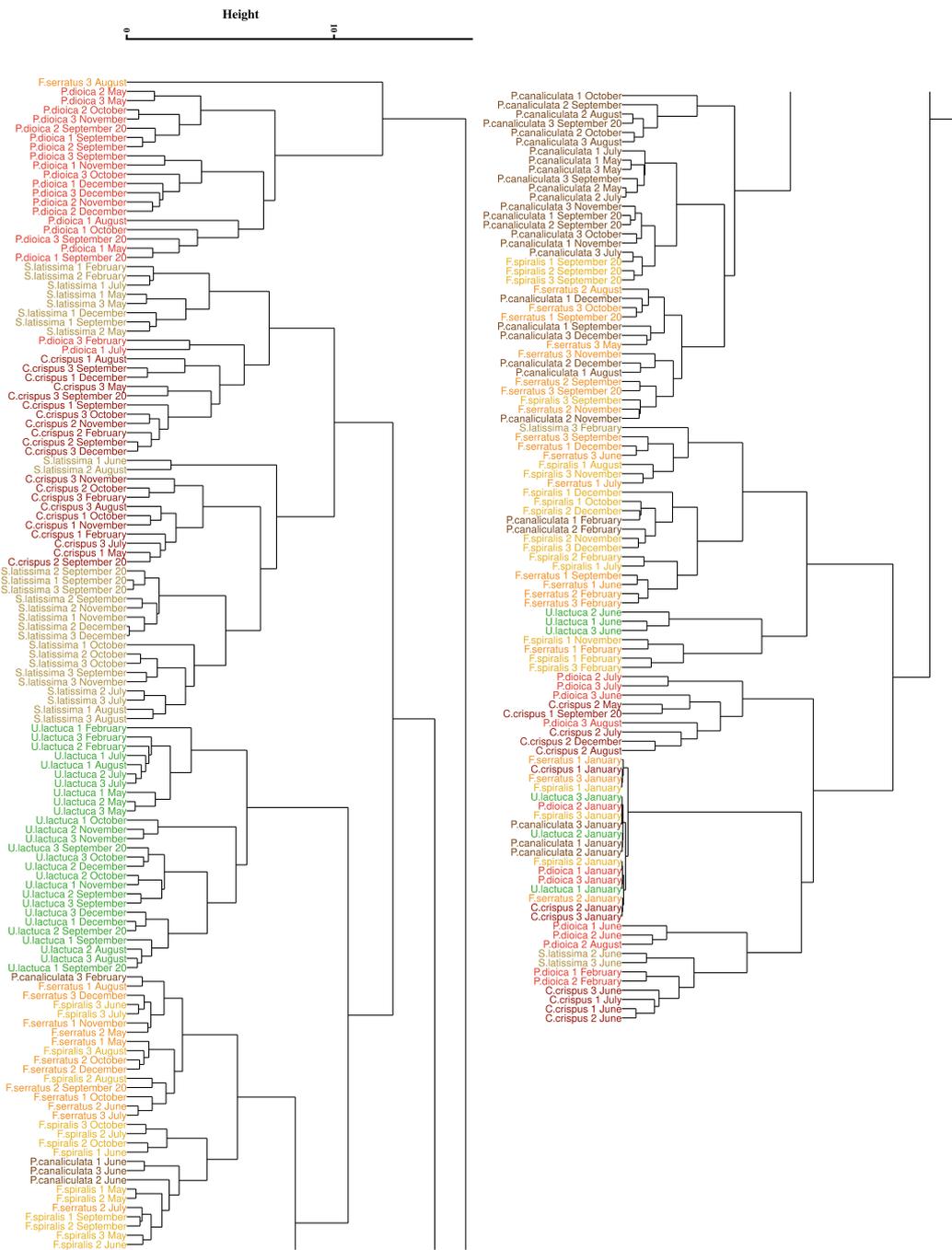


Figure A1. Dendrogram obtained from HCA of the dissimilarity between the standardized spectra of the monthly monitoring data. Dissimilarity was calculated using the Euclidean distance and a complete linkage. Colors indicate macroalgae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta). Variations in the color intensity makes it easier to visually identify the different species of algae. To facilitate the integration of these results in the paper, the dendrogram has been separated into two parts, the right part being the continuation of the left one.

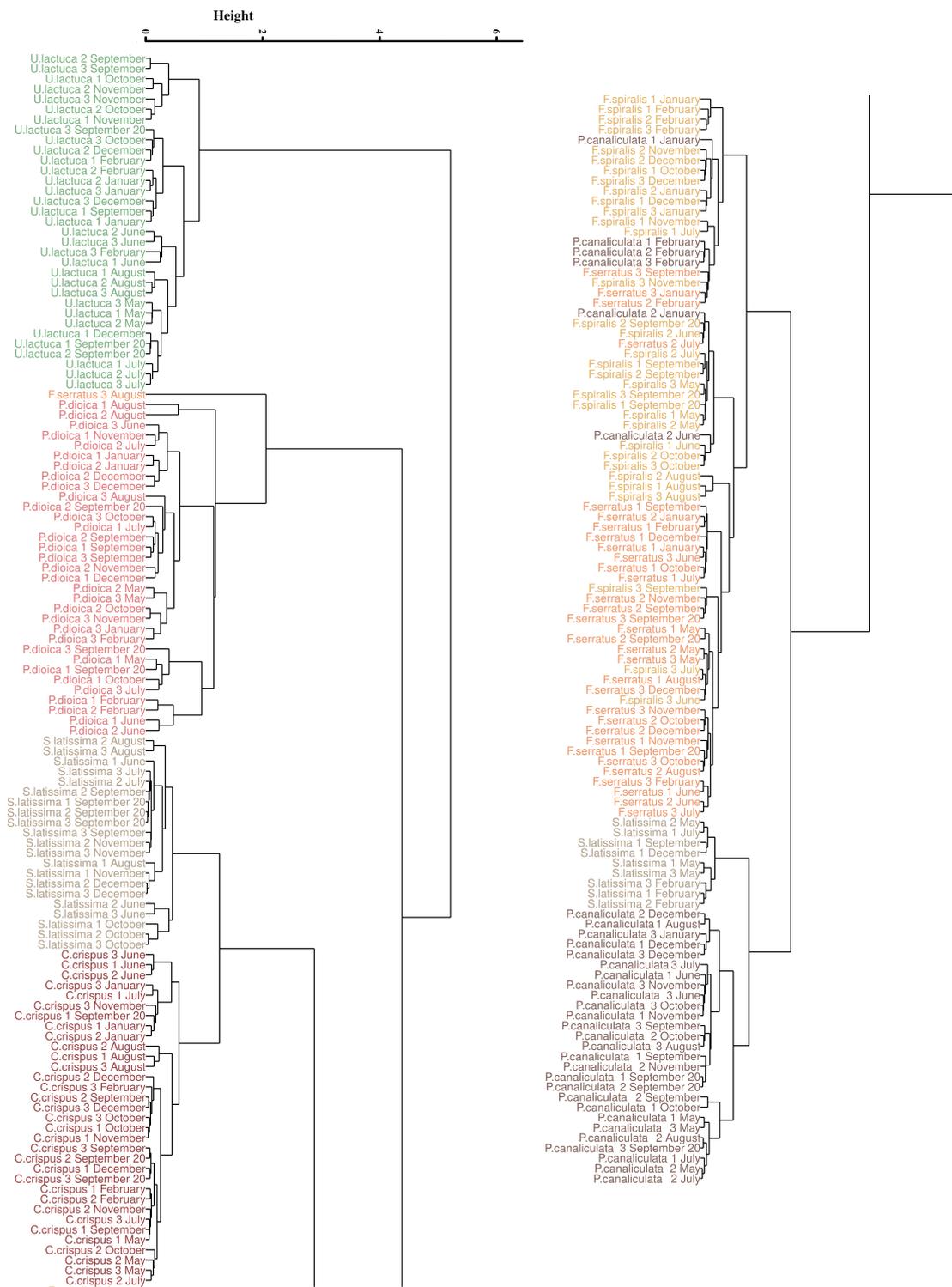


Figure A2. Dendrogram obtained from HCA of the dissimilarity between the first derivative data of the monthly monitoring. Dissimilarity was calculated using the proposed approach which use spectral angle mapper algorithm. Colors indicate macroalgae groups: green (Chlorophyta), brown (Ochrophyta) and red (Rhodophyta). Variations in the color intensity makes it easier to visually identify the different species of algae. To facilitate the integration of these results in the paper, the dendrogram has been separated into two parts, the right part being the continuation of the left one.

References

- Borg, Å.; Pihl, L.; Wennhage, H. Habitat Choice by Juvenile Cod (*Gadus Morhua* L.) on Sandy Soit Bottoms with Different Vegetation Types. *Helgol. Meeresunters* **1997**, *51*, 197–212. [[CrossRef](#)]
- Shaffer, A. Preferential Use of Nearshore Kelp Habitats by Juvenile Salmon and Forage Fish. In Proceedings of the Georgia Basin/Puget Sound Research Conference, Vancouver, BC, Canada, 31 March–3 April 2003.
- Lorentsen, S.H.; Grémillet, D.; Nymoén, G.H. Annual Variation in Diet of Breeding Great Cormorants: Does It Reflect Varying Recruitment of Gadoids? *Waterbirds* **2004**, *27*, 161–169. [[CrossRef](#)]
- Buschmann, A. Intertidal Macroalgae as Refuge and Food for Amphipoda in Central Chile. *Aquat. Bot.* **1990**, *36*, 237–245. [[CrossRef](#)]
- Rassweiler, A.; Arkema, K.K.; Reed, D.C.; Zimmerman, R.C.; Brzezinski, M.A. Net Primary Production, Growth, and Standing Crop of *Macrocystis Pyrifera* Southern California. *Ecology* **2008**, *89*, 2068. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Abdullah, M.I.; Fredriksen, S. Production, Respiration and Exudation of Dissolved Organic Matter by the Kelp *Laminaria Hyperborea* Along West Coast Norway. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **2004**, *84*, 887–894. [[CrossRef](#)]
- Ryther, J.H. Geographic Variations in Productivity. In *The Sea: Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas*; Hill, M.N., Ed.; Wiley-Interscience: New York, NY, USA, 1963; pp. 347–380.
- Tomanek, L.; Helmuth, B. Physiological Ecology of Rocky Intertidal Organisms: A Synergy of Concepts. *Integr. Comp. Biol.* **2002**, *42*, 771–775. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Chappuis, E.; Terradas, M.; Cefali, M.E.; Mariani, S.; Ballesteros, E. Vertical Zonation Is the Main Distribution Pattern of Littoral Assemblages on Rocky Shores at a Regional Scale. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **2014**, *147*, 113–122. [[CrossRef](#)]
- Raffaelli, D.; Hawkins, S. *Intertidal Ecology*; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 1999. [[CrossRef](#)]
- Vadas Sr, R.L.; Wright, W.A.; Beal, B.F. Biomass and Productivity of Intertidal Rockweeds (*Ascophyllum Nodosum* LeJolis) in Cobscook Bay. *Northeast. Nat.* **2004**, *11*, 123–142. [[CrossRef](#)]
- Mann, K.H. Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth. *Science* **1973**, *182*, 975–981. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Pereira, T.R.; Engelen, A.H.; Pearson, G.A.; Valero, M.; Serrão, E.A. Response of Kelps from Different Latitudes to Consecutive Heat Shock. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2015**, *463*, 57–62. [[CrossRef](#)]
- Wernberg, T.; Russell, B.D.; Thomsen, M.S.; Gurgel, C.F.D.; Bradshaw, C.J.; Poloczanska, E.S.; Connell, S.D. Seaweed Communities in Retreat from Ocean Warming. *Curr. Biol.* **2011**, *21*, 1828–1832. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Raybaud, V.; Beaugrand, G.; Goberville, E.; Delebecq, G.; Destombe, C.; Valero, M.; Davoult, D.; Morin, P.; Gevaert, F. Decline in Kelp in West Europe and Climate. *PLoS ONE* **2013**, *8*, e66044. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Díez, I.; Muguerza, N.; Santolaria, A.; Ganzedo, U.; Gorostiaga, J. Seaweed Assemblage Changes in the Eastern Cantabrian Sea and Their Potential Relationship to Climate Change. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **2012**, *99*, 108–120. [[CrossRef](#)]
- de la Hoz, C.F.; Ramos, E.; Puente, A.; Juanes, J.A. Climate Change Induced Range Shifts in Seaweeds Distributions in Europe. *Mar. Environ. Res.* **2019**, *148*, 1–11. [[CrossRef](#)]
- Straub, S.C.; Wernberg, T.; Thomsen, M.S.; Moore, P.J.; Burrows, M.T.; Harvey, B.P.; Smale, D.A. Resistance, Extinction, and Everything in between—The Diverse Responses of Seaweeds to Marine Heatwaves. *Front. Mar. Sci.* **2019**, *6*, 763. [[CrossRef](#)]
- Araújo, R.M.; Assis, J.; Aguillar, R.; Airoidi, L.; Bárbara, I.; Bartsch, I.; Bekkby, T.; Christie, H.; Davoult, D.; Derrien-Courtrel, S.; et al. Status, Trends and Drivers of Kelp Forests in Europe: An Expert Assessment. *Biodivers. Conserv.* **2016**, *25*, 1319–1348. [[CrossRef](#)]
- Christie, H.; Andersen, G.S.; Bekkby, T.; Fagerli, C.W.; Gitmark, J.K.; Gundersen, H.; Rinde, E. Shifts Between Sugar Kelp and Turf Algae in Norway: Regime Shifts or Fluctuations Between Different Opportunistic Seaweed Species? *Front. Mar. Sci.* **2019**, *6*, 72. [[CrossRef](#)]
- Connell, S.; Foster, M.; Airoidi, L. What Are Algal Turfs? Towards a Better Description of Turfs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **2014**, *495*, 299–307. [[CrossRef](#)]
- Filbee-Dexter, K.; Wernberg, T. Rise of Turfs: A New Battlefield for Globally Declining Kelp Forests. *BioScience* **2018**, *68*, 64–76. [[CrossRef](#)]
- Coelho, S.M.; Rijstenbil, J.W.; Brown, M.T. Impacts of Anthropogenic Stresses on the Early Development Stages of Seaweeds. *J. Aquat. Ecosyst. Stress Recovery* **2000**, *7*, 317–333. [[CrossRef](#)]
- Hiscock, K.; Southward, A.; Tittley, I.; Hawkins, S. Effects of Changing Temperature on Benthic Marine Life in Britain and Ireland. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* **2004**, *14*, 333–362. [[CrossRef](#)]
- Bajjouk, T.; Guillaumont, B.; Populus, J. Application of Airborne Imaging Spectrometry System Data to Intertidal Seaweed Classification and Mapping. *Hydrobiologia* **1996**, *326/327*, 463–471. [[CrossRef](#)]
- Nijland, W. Satellite Remote Sensing of Canopy-Forming Kelp on a Complex Coastline: A Novel Procedure Using the Landsat Image Archive. *Remote Sens. Environ.* **2019**, *220*, 41–50. [[CrossRef](#)]
- Olmedo-Masat, O.M.; Raffo, M.P.; Rodríguez-Pérez, D.; Arijón, M.; Sánchez-Carnero, N. How Far Can We Classify Macroalgae Remotely? An Example Using a New Spectral Library of Species from the South West Atlantic (Argentine Patagonia). *Remote Sens.* **2020**, *12*, 3870. [[CrossRef](#)]
- Nelson, S.A.; Cheruvilil, K.S.; Soranno, P.A. Satellite Remote Sensing of Freshwater Macrophytes and the Influence of Water Clarity. *Aquat. Bot.* **2006**, *85*, 289–298. [[CrossRef](#)]

29. Malthus, T.J.; Georgeb, D.G. Airborne Remote Sensing of Macrophytes in Cefni Reservoir, Anglesey, UK. *Aquat. Bot.* **1997**, *58*, 317–332. [[CrossRef](#)]
30. Jensen, J.R.; Hodgson, M.E.; Christensen, E. Remote Sensing Inland Wetlands: A Multispectral Approach. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* **1986**, *52*, 87–100.
31. Hochberg, E.J.; Atkinson, M.J. Capabilities of Remote Sensors to Classify Coral, Algae, and Sand as Pure and Mixed Spectra. *Remote Sens. Environ.* **2003**, *85*, 174–189. [[CrossRef](#)]
32. Karpouzli, E.; Malthus, T.J.; Place, C.J. Hyperspectral Discrimination of Coral Reef Benthic Communities in the Western Caribbean. *Coral Reefs* **2004**, *23*, 141–151. [[CrossRef](#)]
33. Kutser, T.; Dekker, A.G.; Skirving, W. Modeling Spectral Discrimination of Great Barrier Reef Benthic Communities by Remote Sensing Instruments. *Limnol. Oceanogr.* **2003**, *48*, 497–510. [[CrossRef](#)]
34. Meinesz, A. Methods for Identifying and Tracking Seaweed Invasions. *Bot. Mar.* **2007**, *50*, 373–384. [[CrossRef](#)]
35. Uhl, F.; Bartsch, I.; Oppelt, N. Submerged Kelp Detection with Hyperspectral Data. *Remote Sens.* **2016**, *8*, 487. [[CrossRef](#)]
36. Anderson, R.; Rand, A.; Share, A.; Bolton, J. Mapping and Quantifying the South African Kelp Resource. *Afr. J. Mar. Sci.* **2007**, *29*, 369–378. [[CrossRef](#)]
37. Stekoll, M.S.; Deysher, L.E.; Hess, M. A Remote Sensing Approach to Estimating Harvestable Kelp Biomass. *J. Appl. Phycol.* **2006**, *18*, 323–334. [[CrossRef](#)]
38. Schroeder, S.B.; Boyer, L.; Juanes, F.; Costa, M. Spatial and Temporal Persistence of Nearshore Kelp Beds on the West Coast of British Columbia, Canada Using Satellite Remote Sensing. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* **2020**, *6*, 327–343. [[CrossRef](#)]
39. Manfreda, S.; McCabe, M.; Miller, P.; Lucas, R.; Pajuelo Madrigal, V.; Mallinis, G.; Ben Dor, E.; Helman, D.; Estes, L.; Ciruolo, G.; et al. On the Use of Unmanned Aerial Systems for Environmental Monitoring. *Remote Sens.* **2018**, *10*, 641. [[CrossRef](#)]
40. Anderson, K.; Gaston, K.J. Lightweight Unmanned Aerial Vehicles Will Revolutionize Spatial Ecology. *Front. Ecol. Environ.* **2013**, *11*, 138–146. [[CrossRef](#)]
41. Rossiter, T.; Furey, T.; McCarthy, T.; Stengel, D.B. UAV-Mounted Hyperspectral Mapping of Intertidal Macroalgae. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **2020**, *242*, 106789. [[CrossRef](#)]
42. Kislik, C.; Genzoli, L.; Lyons, A.; Kelly, M. Application of UAV Imagery to Detect and Quantify Submerged Filamentous Algae and Rooted Macrophytes in a Non-Wadeable River. *Remote Sens.* **2020**, *12*, 3332. [[CrossRef](#)]
43. Kotta, J.; Remm, K.; Vahtmäe, E.; Kutser, T.; Orav-Kotta, H. In-Air Spectral Signatures of the Baltic Sea Macrophytes and Their Statistical Separability. *J. Appl. Remote Sens.* **2014**, *8*, 083634. [[CrossRef](#)]
44. Kutser, T.; Vahtmäe, E.; Metsamaa, L. Spectral Library of Macroalgae and Benthic Substrates in Estonian Coastal Waters. *Proc. Est. Acad. Sci. Biol. Ecol.* **2006**, *55*, 329–340. [[CrossRef](#)]
45. Kutser, T.; Vahtmäe, E.; Martin, G. Assessing Suitability of Multispectral Satellites for Mapping Benthic Macroalgal Cover in Turbid Coastal Waters by Means of Model Simulations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **2006**, *67*, 521–529. [[CrossRef](#)]
46. Vahtmäe, E.; Kutser, T.; Martin, G.; Kotta, J. Feasibility of Hyperspectral Remote Sensing for Mapping Benthic Macroalgal Cover in Turbid Coastal Waters—A Baltic Sea Case Study. *Remote Sens. Environ.* **2006**, *101*, 342–351. [[CrossRef](#)]
47. Chao Rodríguez, Y.; Domínguez Gómez, J.; Sánchez-Carnero, N.; Rodríguez-Pérez, D. A Comparison of Spectral Macroalgae Taxa Separability Methods Using an Extensive Spectral Library. *Algal Res.* **2017**, *26*, 463–473. [[CrossRef](#)]
48. Lubin, D. Spectral Signatures of Coral Reefs Features from Space. *Remote Sens. Environ.* **2001**, *75*, 127–137. [[CrossRef](#)]
49. Fyfe, S.K. Spatial and Temporal Variation in Spectral Reflectance: Are Seagrass Species Spectrally Distinct? *Limnol. Oceanogr.* **2003**, *48*, 464–479. [[CrossRef](#)]
50. O'Neill, J.D.; Costa, M.; Sharma, T. Remote Sensing of Shallow Coastal Benthic Substrates: In Situ Spectra and Mapping of Eelgrass (*Zostera Marina*) in the Gulf Islands National Park Reserve of Canada. *Remote Sens.* **2011**, *3*, 975–1005. [[CrossRef](#)]
51. Kisevic, M.; Smailbegovic, A.; Gray, K.T.; Andricevic, R.; Craft, J.D.; Petrov, V.; Brajčić, D.; Dragicevic, I. Spectral Reflectance Profile of *Caulerpa Racemosa* Var. *Cylindracea* and *Caulerpa Taxifolia* in the Adriatic Sea. In Proceedings of the 2011 3rd Workshop on Hyperspectral Image and Signal Processing: Evolution in Remote Sensing (WHISPERS), Lisbon, Portugal, 6–9 June 2011; pp. 1–4. [[CrossRef](#)]
52. Arsalane, W.; Rousseau, B.; Duval, J.C. Influence of the Pool Size of the Xanthophyll Cycle on the Effects of the Light Stress in a Diatom: Competition Between Photoprotection and Photoinhibition. *Photochem. Photobiol.* **1994**, *60*, 237–243. [[CrossRef](#)]
53. Beer, S.; Eshel, A. Determining Phycoerythrin and Phycocyanin Concentrations in Aqueous Crude Extracts of Red Algae. *Mar. Freshw. Res.* **1985**, *36*, 785. [[CrossRef](#)]
54. Lv, W.; Wang, X. Overview of Hyperspectral Image Classification. *J. Sens.* **2020**, *2020*, 4817234. [[CrossRef](#)]
55. R Development Core Team. *A Language and Environment for Statistical Computing: Reference Index*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2010.
56. Suzuki, R.; Shimodaira, H. Pvcust: An R Package for Assessing the Uncertainty in Hierarchical Clustering. *Bioinformatics* **2006**, *22*, 1540–1542. [[CrossRef](#)]
57. Murtagh, F.; Legendre, P. Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion? *J. Classif.* **2014**, *31*, 274–295. [[CrossRef](#)]
58. Cao, F.; Yang, Z.; Ren, J.; Jiang, M.; Ling, W.K. Does Normalization Methods Play a Role for Hyperspectral Image Classification? *arXiv* **2017**, arXiv:1710.02939.

59. Demetriades-Shah, T.H.; Steven, M.D.; Clark, J.A. High Resolution Derivative Spectra in Remote Sensing. *Remote Sens. Environ.* **1990**, *33*, 55–64. [[CrossRef](#)]
60. Ruffin, C.; King, R. The Analysis of Hyperspectral Data Using Savitzky-Golay Filtering-Theoretical Basis. 1. In Proceedings of the IEEE 1999 International Geoscience and Remote Sensing Symposium. IGARSS'99 (Cat. No.99CH36293), Hamburg, Germany, 28 June–2 July 1999; Volume 2, pp. 756–758. [[CrossRef](#)]
61. Talsky, G. Higher-Order Derivative Spectrophotometry in Environmental Analytical Chemistry. *Int. J. Environ. Anal. Chem.* **1983**, *14*, 81–91. [[CrossRef](#)]
62. Boardman, J. *SIPS User's Guide Spectral Image Processing System, Version 1.2*; Center for the Study of Earth from Space: Boulder, CO, USA, 1992.
63. Kruse, F.A.; Heidebrecht, K.B.; Shapiro, A.T.; Barloon, P.J.; Goetz, A.F.H. The Spectral Image Processing System (SIPS) Interactive Visualization and Analysis of Imaging Spectrometer Data. *Remote Sens. Environ.* **1993**, *44*, 145–163. [[CrossRef](#)]
64. Ramirez-Lopez, L.; Stevens, A.; Viscarra Rossel, R.; Lobsez, C.; Wadoux, A.; Breure, T. *Resemble: Regression and Similarity Evaluation for Memory-Based Learning in Spectral Chemometrics*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2020.
65. Rowan, K.S. *Photosynthetic Pigments of Algae*; Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA, 1989.
66. Casal, G.; Sánchez-Carnero, N.; Domínguez-Gómez, J.A.; Kutser, T.; Freire, J. Assessment of AHS (Airborne Hyperspectral Scanner) Sensor to Map Macroalgal Communities on the Ria de Vigo and Ría de Aldán Coast (NW Spain). *Mar. Biol.* **2012**, *159*, 1997–2013. [[CrossRef](#)]
67. Ramus, J. A Form-Function Analysis of Photon Capture for Seaweeds. *Hydrobiologia* **1990**, *204/205*, 64–71. [[CrossRef](#)]
68. Ramus, J. Seaweed Anatomy and Photosynthetic Performance: The Ecological Significance of Light Guides, Heterogeneous Absorption and Multiple Scatter. *J. Phycol.* **1978**, *14*, 352–362. [[CrossRef](#)]
69. Enríquez, S.; Agustí, S.; Duarte, C.M. Light Absorption by Marine Macrophytes. *Oecologia* **1994**, *98*, 121–129. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
70. Méléder, V.; Laviale, M.; Jesus, B.; Mouget, J.L.; Lavaud, J.; Kazemipour, F.; Launeau, P.; Barillé, L. In Vivo Estimation of Pigment Composition and Optical Absorption Cross-Section by Spectroradiometry in Four Aquatic Photosynthetic Micro-Organisms. *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* **2013**, *129*, 115–124. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
71. Beach, K.S.; Borgeas, H.B.; Nishimura, N.J.; Smith, C.M. In Vivo Absorbance Spectra and the Ecophysiology of Reef Macroalgae. *Coral Reefs* **1997**, *16*, 21–28. [[CrossRef](#)]
72. Huang, J.; Wei, C.; Zhang, Y.; Blackburn, G.A.; Wang, X.; Wei, C.; Wang, J. Meta-Analysis of the Detection of Plant Pigment Concentrations Using Hyperspectral Remotely Sensed Data. *PLoS ONE* **2015**, *10*, e0137029. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
73. Murakami, S.; Packer, L. Light-Induced Changes in the Conformation and Configuration of the Thylakoid Membrane of *Ulva Porphyra* Chloroplasts Vivo. *Plant Physiol.* **1970**, *45*, 289–299. [[CrossRef](#)]
74. Kirk, J.T.O. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, 3rd ed.; Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA, 2011.
75. Korbee, N.; Figueroa, F.L.; Aguilera, J. Effect of Light Quality on the Accumulation of Photosynthetic Pigments, Proteins and Mycosporine-like Amino Acids in the Red Alga *Porphyra Leucosticta* (Bangiales, Rhodophyta). *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* **2005**, *80*, 71–78. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
76. Cruces, E.; Rautenberger, R.; Cubillos, V.M.; Ramírez-Kushel, E.; Rojas-Lillo, Y.; Lara, C.; Montory, J.A.; Gómez, I. Interaction of Photoprotective and Acclimation Mechanisms in *Ulva Rigida* (Chlorophyta) in Response to Diurnal Changes in Solar Radiation in Southern Chile. *J. Phycol.* **2019**, *55*, 1011–1027. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
77. Gerasimenko, N.I.; Busarova, N.G.; Moiseenko, O.P. Seasonal Changes in the Content of Lipids, Fatty Acids, and Pigments in Brown Alga *Costaria Costata*. *Russ. J. Plant Physiol.* **2010**, *57*, 205–211. [[CrossRef](#)]
78. García-Sánchez, M.; Korbee, N.; Pérez-Ruzafa, I.M.; Marcos, C.; Figueroa, F.L.; Pérez-Ruzafa, Á. Living in a Coastal Lagoon Environment: Photosynthetic and Biochemical Mechanisms of Key Marine Macroalgae. *Mar. Environ. Res.* **2014**, *101*, 8–21. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
79. Gevaert, F.; Creach, A.; Davoult, D.; Holl, A.C.; Seuront, L.; Lemoine, Y. Photo-Inhibition and Seasonal Photosynthetic Performance of the Seaweed *Laminaria Saccharina* A Simulated Tidal Cycle: Chlorophyll Fluoresc. Meas. Pigment Anal. *Plant Cell Environ.* **2002**, *25*, 859–872. [[CrossRef](#)]
80. Flores-Moya, A.; Fernandez, J.A.; Niell, F.X. Seasonal Variations of Photosynthetic Pigments, Total C, N, and P Content, and Photosynthesis in *Phyllariopsis Purpurascens* (Phaeophyta) Strait Gibraltar. *J. Phycol.* **1995**, *31*, 867–874. [[CrossRef](#)]
81. Somers, B.; Asner, G. Tree Species Mapping in Tropical Forests Using Multi-Temporal Imaging Spectroscopy: Wavelength Adaptive Spectral Mixture Analysis. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* **2014**, *31*, 57–66. [[CrossRef](#)]
82. Selvaraj, S.; Case, B.S.; White, W.L. Effects of Location and Season on Seaweed Spectral Signatures. *Front. Ecol. Evol.* **2021**, *9*, 581852. [[CrossRef](#)]
83. Uhl, F.; Oppelt, N.; Bartsch, I. Spectral Mixture of Intertidal Marine Macroalgae around the Island of Helgoland (Germany, North Sea). *Aquat. Bot.* **2013**, *111*, 112–124. [[CrossRef](#)]

Validation de l'approche développée sur des mesures de spectre de réflectance de macroalgues acquis *in situ*

4.1 Introduction

L'estimation des stocks de macroalgues présents au sein d'une zone donnée est nécessaire à la réalisation de bilans de production de cette zone. En effet, en fonction de la surface de recouvrement ainsi que de la constitution des différentes communautés, des variations dans les bilans de production peuvent être observées. Le suivi cartographique des macroalgues constitue également une étape nécessaire à la compréhension des modifications de l'écosystème en lien avec l'évolution des stress de la zone intertidale

Depuis les années 1990, l'essor rapide des techniques de télédétection optique a permis le développement d'outils adaptés à la cartographie des communautés terrestres et marines. L'imagerie hyperspectrale a facilité la cartographie des différentes communautés terrestres (HYCZA *et al.*, 2018; KISHORE *et al.*, 2020; LI *et al.*, 2021; MEERDINK *et al.*, 2019; SHI *et al.*, 2018; VANGI *et al.*, 2021). Cette technique, appliquée aux littoraux, a permis l'obtention de cartographies précises

de grandes zones d'études (plusieurs km²). Ainsi, dans la littérature, l'imagerie hyperspectrale est utilisée pour la cartographie des habitats benthiques visant à discriminer les macroalgues (CASAL *et al.*, 2013; CASAL *et al.*, 2012; HOCHBERG & ATKINSON, 2000; HOCHBERG & ATKINSON, 2003; KARPOUZLI *et al.*, 2004; KUTSER *et al.*, 2006a; OPPELT *et al.*, 2012) ou cartographier de larges étendues caractérisées par la présence majoritaire d'une espèce d'algue (NIJLAND, 2019; UHL *et al.*, 2016; YU *et al.*, 2017). En parallèle, l'avènement et l'utilisation des capteurs hyperspectraux embarqués sur des drones de type aéronef ont été facilités par les développements technologiques de plus en plus poussés au travers de la miniaturisation des capteurs hyperspectraux. La commercialisation des plateformes aéroportées hyperspectrales à moindre coût a permis de démocratiser leur utilisation et, de surcroît, de réaliser des survols des zones d'études en s'affranchissant des contraintes liées aux satellites et avions. En effet, les mesures par vecteur satellite ne permettent pas d'adapter les temps de passages aux cycles de marée et la présence d'une couverture nuageuse empêche toute acquisition. Dans le cas des survols par vecteur aéroporté, les contraintes sont principalement liées au coût des missions d'acquisition (MANFREDA *et al.*, 2018). Une fois paramétrées en conséquence, les images obtenues à l'aide de cette technique s'avèrent souvent bénéficier d'une résolution spatiale et temporelle nettement supérieure à celle des satellites ou des systèmes aériens traditionnels, car cette technique facilite notamment l'accès aux zones d'études, mais aussi du fait qu'elle ne soit pas dépendante de la couverture nuageuse compte tenue de l'altitude du survol (PANEQUE-GÁLVEZ *et al.*, 2014). Ainsi, VENTURA *et al.* (2017) ont montré que l'utilisation d'un drone pour la cartographie des communautés d'herbiers marins de méditerranée permettait l'obtention d'images ayant la meilleure résolution spatiale, notamment en comparaison des images satellitaires. L'utilisation de capteurs hyperspectraux embarqués sur des drones a permis de cartographier différentes communautés de macroalgues (KISLIK *et al.*, 2020; ROSSITER *et al.*, 2020; SAITO *et al.*, 2017). À ce jour, les études portant sur la discrimination des macroalgues en milieu benthique à partir d'images hyperspectrales restent peu nombreuses.

Cependant, l'utilisation de la télédétection hyperspectrale dans l'optique de discriminer les espèces de macroalgues nécessite le développement, en amont,

d'outils d'analyse des images acquises. Pour cela, des étapes préliminaires d'études en conditions contrôlées et sur des spectres purs (c.-à-d. constitués d'une seule entité) sont nécessaires (CHAO RODRÍGUEZ *et al.*, 2017; OLMEDO-MASAT *et al.*, 2020). À ma connaissance, il n'existe à ce jour aucune étude ayant permis la discrimination des espèces, à l'échelle de l'espèce, au sein d'une zone d'étude, et ce, sans connaissance *a priori* ni mesures réalisées en parallèle du survol. Dans le précédent chapitre (3), une nouvelle approche, basée sur l'utilisation de l'algorithme du SAM sur la dérivée première des données de réflectance, a été mise en place dans des conditions contrôlées et a permis de discriminer, *ex situ*, différentes espèces de macroalgues présentes le long du littoral du Pas-de-Calais. Avant de pouvoir être appliquée sur des images acquises par vecteur drone, cette nouvelle méthodologie doit être appliquée sur des spectres acquis en conditions *in situ*. En effet, cette étape permet de faire le lien entre les méthodes de traitement développées sur des mesures réalisées en laboratoire et leur application à des données acquises *in situ* (DEKKER *et al.*, 1992; UHL *et al.*, 2013).

En effet, la variabilité des conditions environnementales telles que les variations d'intensités lumineuses et les phénomènes de dessiccation impactent sensiblement le comportement spectral des mesures (CASAL *et al.*, 2013; SELVARAJ *et al.*, 2021). On peut notamment citer chez les macroalgues les variations d'éclairement à l'échelle saisonnière, agissant sur le cortège pigmentaire des individus (GEVAERT *et al.*, 2002; KIRK, 2011; KORBEE *et al.*, 2005), notamment en modifiant la teneur et la composition de ces pigments (CRUCES *et al.*, 2019; GERASIMENKO *et al.*, 2010). Par ailleurs, il est reconnu que les variations de composition du cortège pigmentaire ainsi que de leurs abondances induisent systématiquement des modifications sur les spectres de réflectance, notamment sur les bandes spécifiques d'absorption (MÉLÉDER *et al.*, 2013). Or, peu d'études ont été menées sur la variation saisonnière de la réponse spectrale des espèces de macroalgue en réponse aux variations environnementales, malgré de nombreuses recommandations au sein de la littérature (KISEVIC *et al.*, 2011; KOTTA *et al.*, 2014; O'NEILL *et al.*, 2011). En effet, à ma connaissance, seul SELVARAJ *et al.* (2021) ont réalisé une étude portant sur les potentiels effets de la saison, mais également de la localisation des macroalgues sur leur signature spectrale. De même, les variations d'humidité liées au phénomène de dessiccation des macroalgues in-

duit inéluctablement une modification de la réponse spectrale (UHL *et al.*, 2013). Or, les espèces cartographiées sont caractérisées par des niveaux de dessiccation différents en fonction de leur position marégraphique (DORGEOLO, 1976). Ainsi, au cours d'un cycle de marée et en fonction de la période d'acquisition des spectres de réflectance des macroalgues, les individus d'une même espèce peuvent présenter des niveaux de dessiccation différents et *a fortiori* des réponses spectrales différentes, phénomènes qu'il est nécessaire d'appréhender pour la discrimination correcte des espèces. Enfin, lors de mesures *in situ*, la nature du substrat (p. ex. rugosité, composition, texture, etc.), ainsi que la morphologie de l'espèce étudiée, peuvent impacter l'acquisition des spectres de réflectance des macroalgues (OLMEDO-MASAT *et al.*, 2020) *via* des phénomènes de mélanges spectraux et plus particulièrement pour des surfaces non homogènes. Ainsi, dans le cas des espèces dont le thalle est composé d'une lame bisériée (c.-à-d. deux épaisseurs de cellules), comme chez *Ulva lactuca*, la réflectance du substrat pourrait interférer avec le spectre de réflectance de cette espèce. Compte tenu des effets liés aux phénomènes environnementaux, de la dessiccation ou encore de la nature des substrats sur la variabilité spectrale des macroalgues, il apparaît donc nécessaire de valider la méthodologie développée en conditions contrôlées sur des mesures de spectres de réflectance pure (c.-à-d. composée d'une seule espèce) acquis *in situ*.

L'objectif de ce chapitre est de mettre en application, sur des données *in situ*, la méthodologie précédemment développée en laboratoire (3). Afin de tester l'applicabilité de cette méthodologie sur des spectres de réflectance acquis *in situ* et soumis aux conditions environnementales, et notamment les variations de luminosité et la dessiccation. Pour étudier les effets potentiels de ces conditions environnementales lors de l'acquisition des spectres de réflectance, l'effet de la période d'acquisition des spectres sur la classification des macroalgues a également été analysée. À cette fin, l'acquisition de spectre de réflectance a été réalisée au début de l'émergence et à marée basse. Par ailleurs, cette analyse sera utilisée afin d'étudier l'effet de la dessiccation sur la méthodologie développée au chapitre précédent (3). Un suivi mensuel des spectres de réflectance de différentes espèces de macroalgues a aussi permis de tester la résistance aux variations saisonnières de l'approche développée. Ce suivi mensuel doit également

permettre de déterminer la période de l'année la plus propice à la discrimination correcte des mesures de spectres de réflectance des macroalgues.

4.2 Matériels et méthodes

4.2.1 Zone d'étude et matériel biologique

L'approche de discrimination des spectres de réflectance des macroalgues développée au cours du chapitre précédent (3) a été appliquée sur un suivi des spectres de réflectance acquis *in situ* sur sept espèces de macroalgues de l'estran rocheux du littoral du Pas-de-Calais. Ces espèces ont été choisies de façon à ce que les trois phyla soient représentés. Pour les Ochrophyta, le choix s'est porté sur les quatre espèces étudiées dans la partie production et caractéristiques des grandes ceintures de macroalgues majoritairement présentes le long du littoral du Pas-de-Calais. Pour les deux autres phyla, le choix a été effectué de manière que les espèces étudiées soient les plus représentatives des ceintures en place et de leur abondance. Les espèces retenues sont ainsi :

- *Pelvetia canaliculata*
- *Ulva lactuca*
- *Porphyra dioica*
- *Fucus spiralis*
- *Fucus serratus*
- *Chondrus crispus*
- *Saccharina latissima*

Les relevés ont été réalisés au niveau de l'estran rocheux d'Audresselles (N50°49,777' ; E1°35,427'), selon un transect allant du haut vers le bas de l'estran pour toutes les espèces, exceptée *P. canaliculata*. En effet, pour cette espèce, qui n'est pas présente sur la zone d'Audresselles, les mesures ont été réalisées sur l'estran rocheux de Boulogne-sur-Mer (N50°45,032' ; E1°35,654') (figure 4.1).

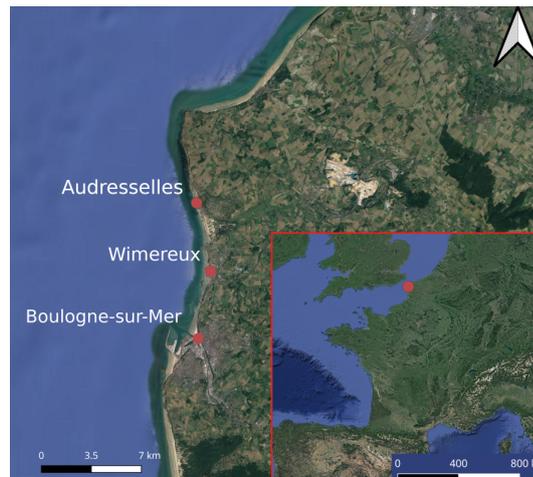


FIGURE 4.1 – Localisation des deux sites d’acquisition des données de réflectance hyperspectrale des macroalgues le long des côtes françaises de la Manche. Le site de Boulogne-sur-Mer a été choisi pour l’acquisition des mesures sur *P. canaliculata*, tandis que le reste des mesures a été réalisé à Audresselles. Afin de se localiser, Wimereux a également été placée sur la carte.

Les suivis ont été réalisés de septembre 2019 à août 2020 à raison d’une mesure par mois. Pour ce faire, les mesures de réflectance ont été opérées sur chacune des espèces de l’estran en sélectionnant la journée du mois qui présentait le coefficient de marée le plus élevé, permettant ainsi d’optimiser l’accès aux espèces localisées aux plus bas niveaux de l’estran et donc d’intégrer un maximum de mesures par individu. Au cours des acquisitions, deux séries de mesures ont été réalisées. La première, concernant l’ensemble des espèces étudiées, a été effectuée au moment de l’émersion de chaque espèce, afin d’acquérir des mesures *in situ* dans des conditions optimales, à savoir, une faible dessiccation et un état physiologique optimal ($\frac{F_V}{F_M} \geq 0,7$, mesuré avec un Diving-PAM). Les individus étudiés ont été marqués, à l’aide d’un collier colson coloré, afin de pouvoir les identifier au cours de la seconde acquisition. La seconde série de mesures a été effectuée à basse mer dans le but d’acquérir les spectres de réflectance des espèces dans les conditions de réalisation de produits cartographiques, c’est-à-dire au moment où la totalité de l’estran est exondée, permettant l’acquisition des spectres de réflectance de l’ensemble des espèces. Pour des raisons pratiques et techniques, ces mesures n’ont pu être réalisées que sur 5 des

7 espèces (tableau 4.1).

TABLEAU 4.1 – Périodes d’acquisition des mesures de spectre de réflectance en fonction des espèces considérées.

Espèces	Mesure au découvrement	Mesure à basse mer
<i>P. canaliculata</i>	■	■
<i>U. lactuca</i>	■	■
<i>P. dioica</i>	■	■
<i>F. spiralis</i>	■	■
<i>F. serratus</i>	■	■
<i>C. crispus</i>	■	■
<i>S. latissima</i>	■	■

Pour *S. latissima*, du fait de sa position marégraphique sur l’estran et de son faible temps d’émersion, seule une mesure a été effectuée et utilisée pour les deux conditions marégraphiques. Pour *P. canaliculata*, sa localisation et la difficulté d’accès au site de mesure n’a pas permis la réalisation de la seconde série de mesures sur une seule et même journée.

4.2.2 Protocole de mesure de la réflectance

Les mesures ont été acquises avec un spectroradiomètre de terrain (analytical spectral device, ASD FieldSpec4® FR) permettant l’acquisition de la réflectance des cibles étudiées (c.-à-d. les macroalgues) sur une gamme de longueur d’onde allant de 350 à 2 500 nm. Les mesures ont été acquises au moyen d’une fibre optique pour un champ visuel (field of view (FOV) en anglais) de 8°. Un support, développé au sein du laboratoire et constitué d’une bague en PVC et d’une embase en inox, a permis de maintenir une distance constante de 10 cm entre le capteur et la macroalgue de façon à reproduire les conditions d’observations et de mesures d’un site à un autre (figure 4.2A). Cette distance a été choisie afin de permettre l’acquisition d’une empreinte au sol pour une surface d’environ 35 cm². Cette surface est équivalente à la taille moyenne des patches de *P. canaliculata* qui ont été observés comme étant les plus petits patches de macroalgues sur le terrain. Cela a également permis l’acquisition de spectres purs, sur des surfaces

homogènes, constituées uniquement de macroalgues appartenant à la même espèce pour *in fine*, éviter les phénomènes de mélanges de surfaces et *a fortiori* des mélanges spectraux. L'ensemble des données a été acquis sur des bases de triplicata par espèce. L'acquisition des données spectrales est instantanée. Outre l'acquisition, le logiciel RS³ permet la visualisation et le contrôle des données (figure 4.2B). Pour chaque surface analysée, le logiciel a été paramétré afin de réaliser 30 acquisitions de spectres par mesure, qui ont ensuite été moyennées pour limiter les éventuelles erreurs de mesures liées aux bruits électroniques et aux variations environnementales (c.-à-d. passage nuageux en haute altitude, indétectable à l'œil nu).



(A)



(B)

FIGURE 4.2 – Illustration des mesures réalisées en condition *in situ*. (A) Support du capteur, doté d'un champ de vision (FOV) de 8° développé au sein du laboratoire. (B) Mesure réalisée à l'aide du spectroradiomètre (ASD) connecté à un ordinateur portable.

Les données brutes acquises en niveaux de radiance ont été converties en valeur de réflectance en calculant le rapport entre la radiance de l'échantillon et la radiance incidente mesurée au début de chaque acquisition sur un Spectralon[®], qui constitue un diffuseur parfait.

4.2.3 Traitement et classification des spectres de réflectance

Les traitements appliqués aux spectres de réflectance des macroalgues ont été décrits dans le chapitre précédent 3. Les différentes étapes de traitements permettant la classification des espèces en fonction de leur spectre de réflectance

ont été synthétisées au sein de la figure 4.3. Afin de tester la validité des dendrogrammes utilisés, un dendrogramme théorique a été réalisé. Le dendrogramme obtenu par la chaîne de traitement a ensuite été comparé au dendrogramme théorique à l'aide du coefficient de Kappa de Cohen. Ce coefficient permet de déterminer le degré de similarité entre deux dendrogrammes, avec une valeur de 1 pour des dendrogrammes similaires à 100 %. Cette étape a permis de déterminer la période de l'année permettant d'obtenir la discrimination des espèces la plus efficace possible, c'est-à-dire limitant les erreurs de classification à l'échelle des espèces.

4.2.4 Analyse pigmentaire

Afin de caractériser le contenu pigmentaire des macroalgues étudiées, l'évolution des concentrations pigmentaires des espèces étudiées a été analysée. Lors des mesures de réflectance effectuées au découvrément des espèces, une partie des individus a été prélevée et ramenée au laboratoire pour déterminer le contenu en pigments. Les échantillons prélevés ont été congelés et conservés à -80° jusqu'à l'extraction pigmentaire. Pour estimer la variabilité intraspécifique, un disque a été prélevé sur trois individus, et ce, pour chaque espèce étudiée. Le principe de mesure a été détaillé au sein du chapitre précédent (1). Les résultats bruts des analyses pigmentaires sont présentés dans l'annexe I. Pour l'ensemble des résultats, les concentrations pigmentaires obtenues ont été rapportées à la masse fraîche (en pmol mg MF^{-1}) et ont été utilisées afin de réaliser des dendrogrammes de classification des espèces en fonction de leur contenu pigmentaire. Pour cela, une matrice de distance a été calculée à partir de l'algorithme de Bray-Curtis (cf. chap.3) pour chaque saison, et le dendrogramme associé a été réalisé. Les dendrogrammes obtenus ont par la suite été comparés aux dendrogrammes réalisés à partir des données de réflectance acquises au cours du découvrément. Cette comparaison a été effectuée par le calcul de l'indice du Kappa de Cohen (cf. chap.3).

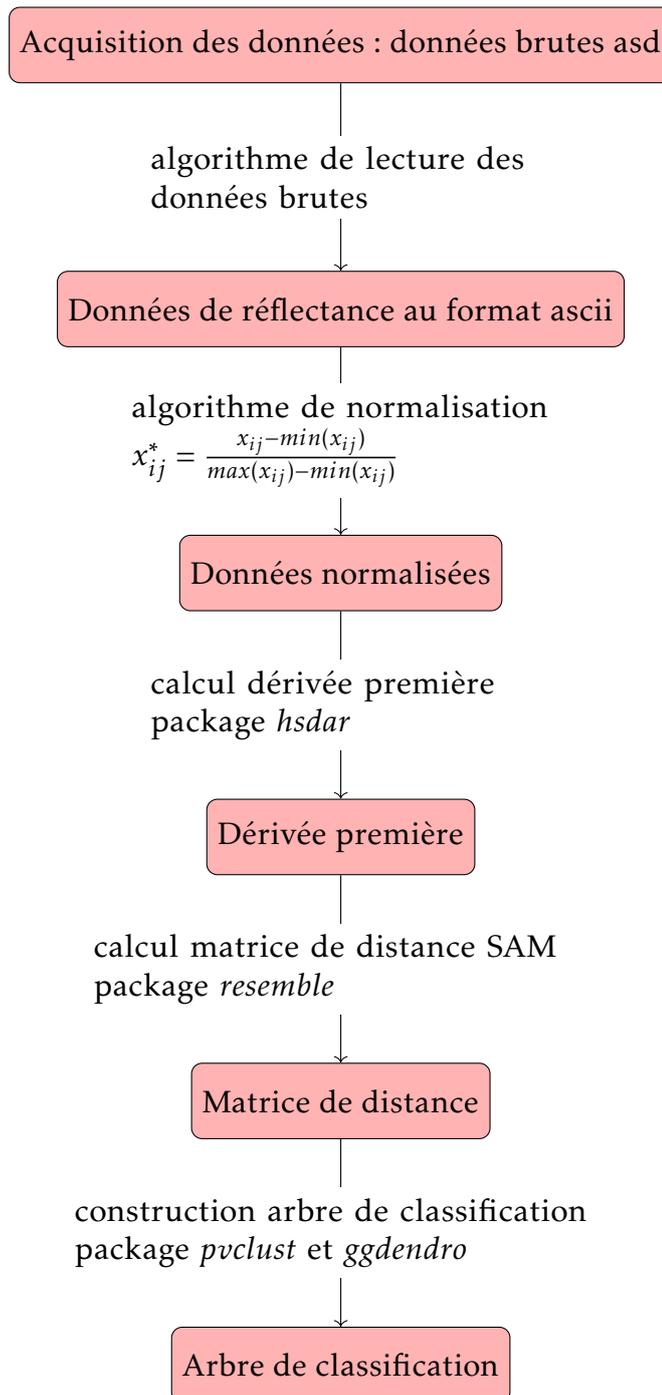
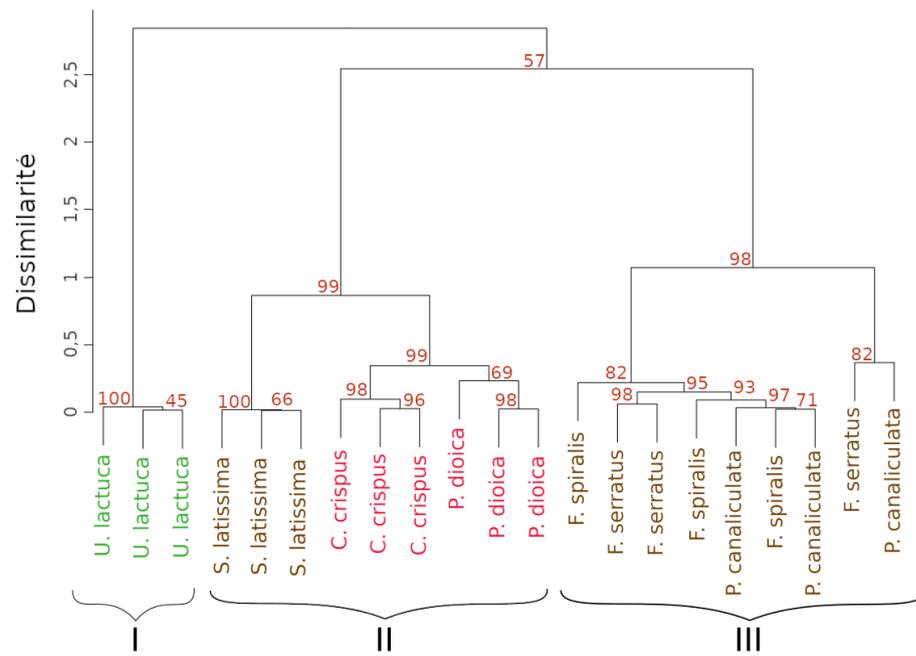


FIGURE 4.3 – Organigramme des différentes étapes appliquées au cours du processus de classification des macroalgues.

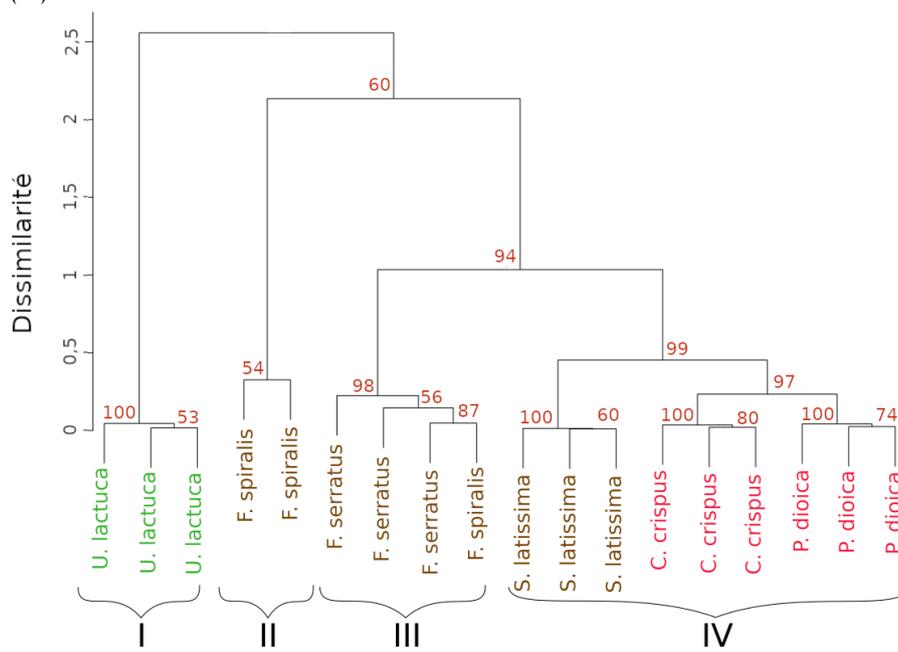
4.3 Résultats

Les résultats des dendrogrammes de classification des mesures de spectre de réflectance des macroalgues sont présentés ci-dessous pour chaque mois de l'étude. Pour les mois de mars et avril, le contexte sanitaire au moment de l'acquisition des mesures n'a pas permis d'effectuer de suivi au cours de ces deux périodes. Pour la suite des résultats, une description précise a été effectuée pour le dendrogramme réalisé sur les données du mois de janvier, tandis que seules les différences avec le dendrogramme de janvier ont été présentées pour le reste de la période de suivi pour faciliter la lecture.

Les résultats des classifications obtenus au cours du mois de janvier sont présentées dans la figure 4.4. L'analyse de l'inertie des deux classifications obtenues a mis en évidence la présence de 3 clusters pour la classification basée sur les données acquises au moment du découvrément (figure 4.4A) et 4 clusters dans le cas de la classification issue des données obtenues au cours de la basse mer (figure 4.4B). Pour les deux classifications, le cluster I a regroupé l'ensemble des individus appartenant à *U. lactuca* avec une p-value de 100 %. Un regroupement entre les individus appartenant aux Rhodophyta (*P. dioica* et *C. crispus*) et les individus appartenant à *S. latissima* a été observé pour les deux périodes, avec un regroupement au sein du cluster II dans le cas des données acquises au cours du découvrément des individus et dans le cluster IV pour celles obtenues au cours de la marée basse. Dans les deux cas, les p-value obtenues ont été de 99 %. Pour la classification obtenue à partir des spectres de réflectance mesurés au moment du découvrément, un troisième cluster (cluster III) a été observé, et regroupe le reste des espèces d'Ochrophyta (*F. spiralis*, *F. serratus* et *P. canaliculata*), avec une p-value de 98 %. Pour la seconde période de mesure, la classification obtenue a montré la présence de deux autres clusters (cluster II et III), composé de deux individus de *F. spiralis* dans le cas du cluster II (54 %) et des individus de *F. serratus* et du dernier individu de *F. spiralis* pour le cluster III (p-value de 98 %).



(A)



(B)

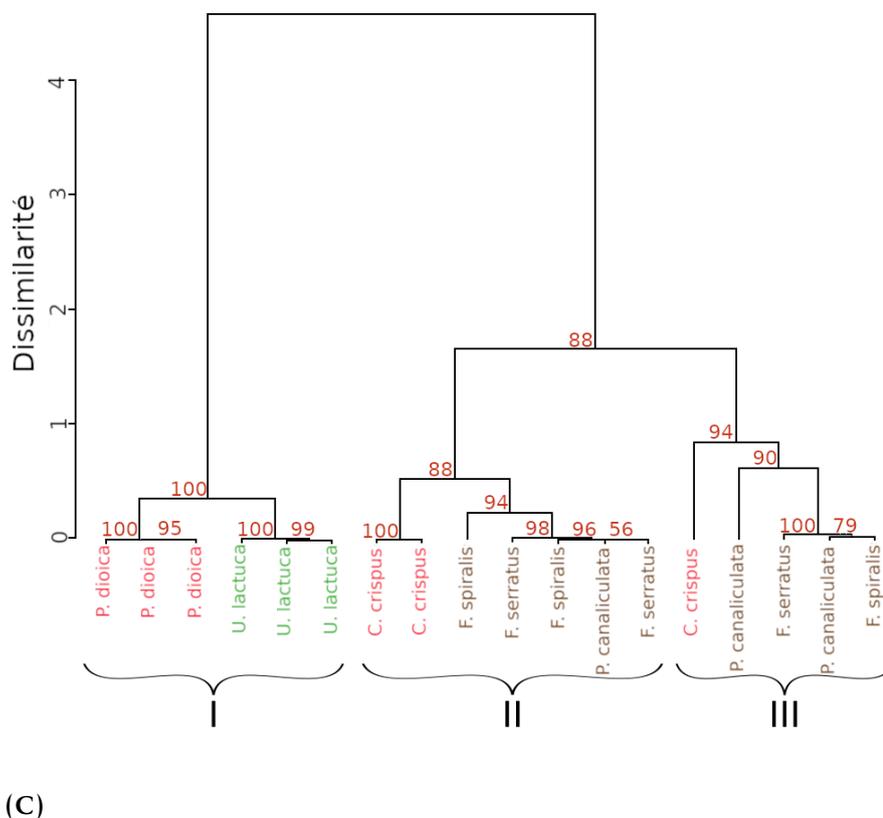
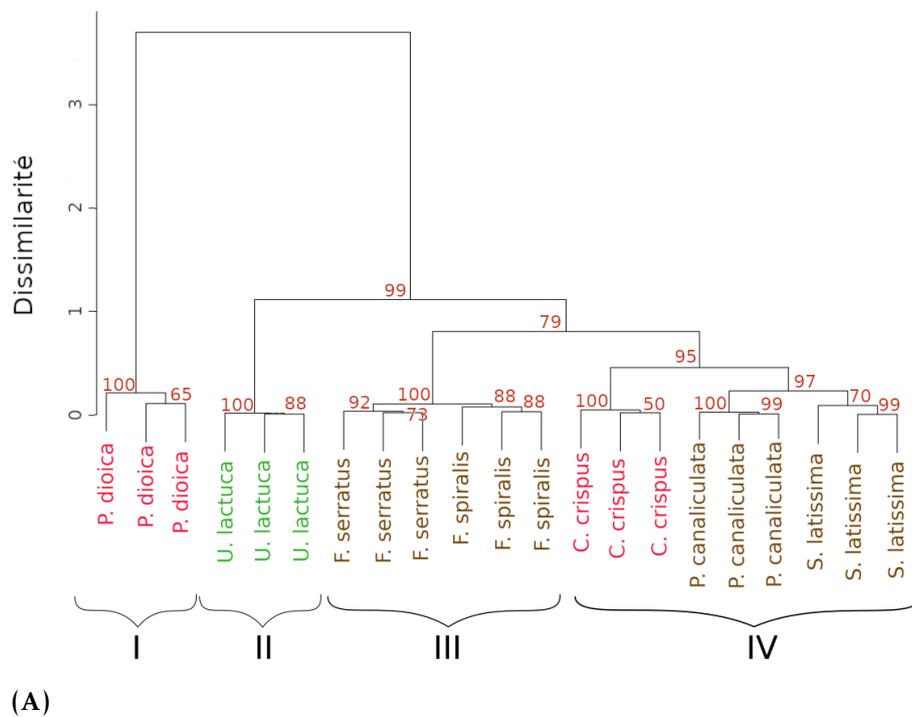
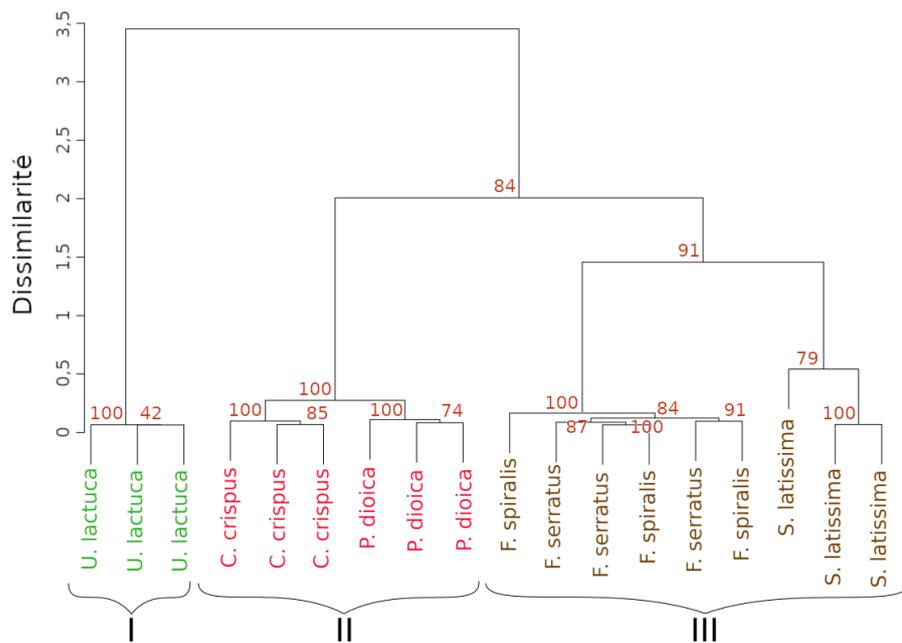


FIGURE 4.4 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de janvier. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

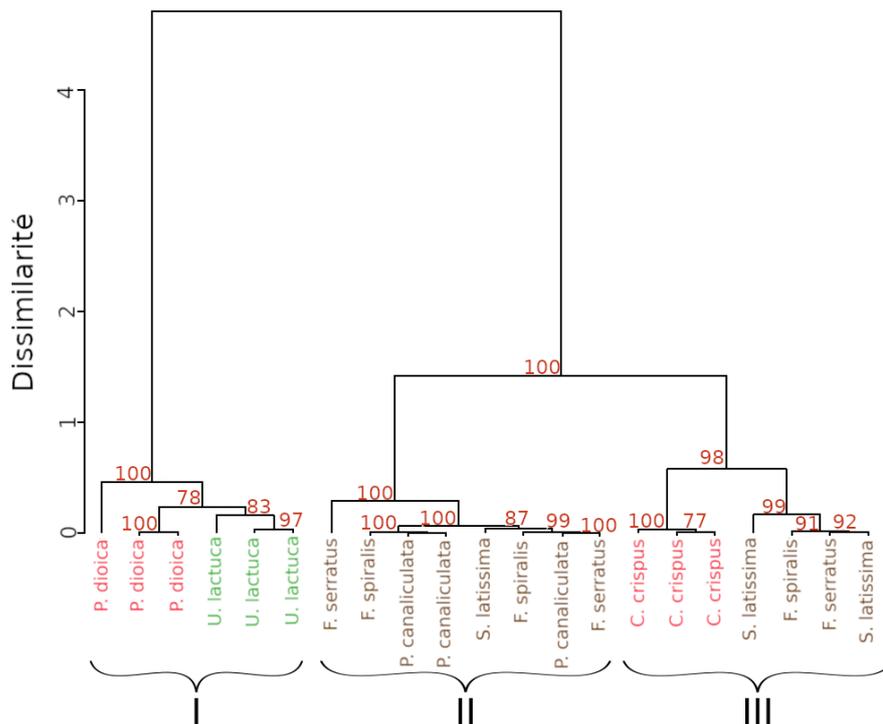
Pour les deux dendrogrammes, un regroupement par espèce a été observé au sein du cluster regroupant les algues rouges et les individus de *S. latissima* (cluster II pour le dendrogramme au cours de la période de découvrément et cluster IV pour le second). Dans les deux cas, le regroupement des individus appartenant à *S. latissima* a été observé, avec une p-value de 100 % et tandis que la séparation entre les individus des deux espèces de Rhodophyta a été obtenue, avec une p-value de 99 %. Les résultats de la classification basée sur

le contenu pigmentaire (figure 4.4C) ont montré la formation de trois clusters avec un regroupement des individus de *P. dioica* et *U. lactuca* pour le cluster I (p-value de 100 %) et un regroupement entre *C. crispus* et les algues brunes pour les clusters II et III (avec des p-value respective de 88 % et 94 %). La comparaison entre le dendrogramme issu des données de réflectance acquises au cours du découverte et celui acquis sur les données obtenues au cours de la basse mer a montré un coefficient Kappa de Cohen de 0,31.





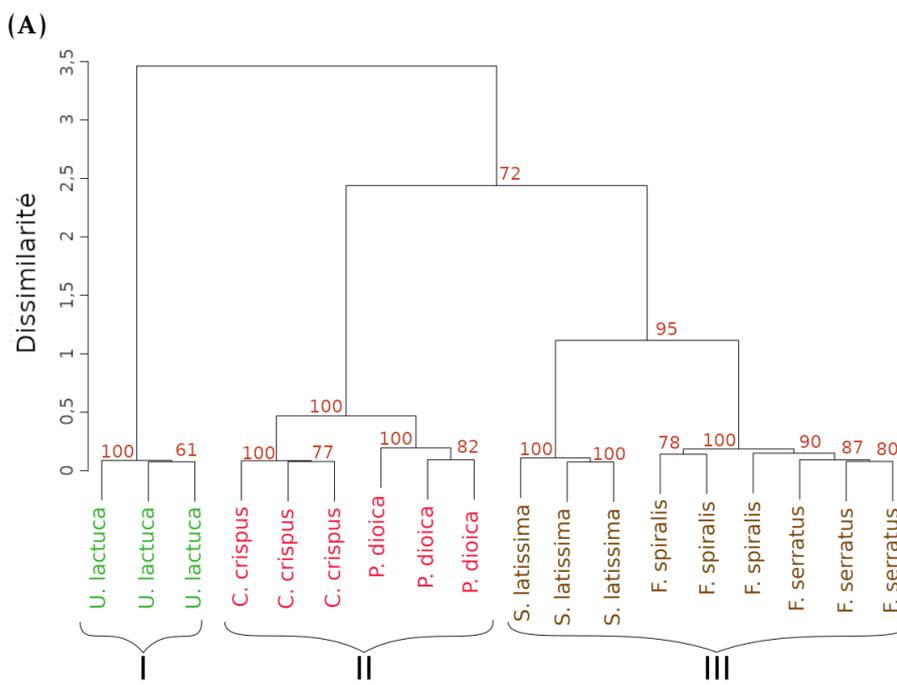
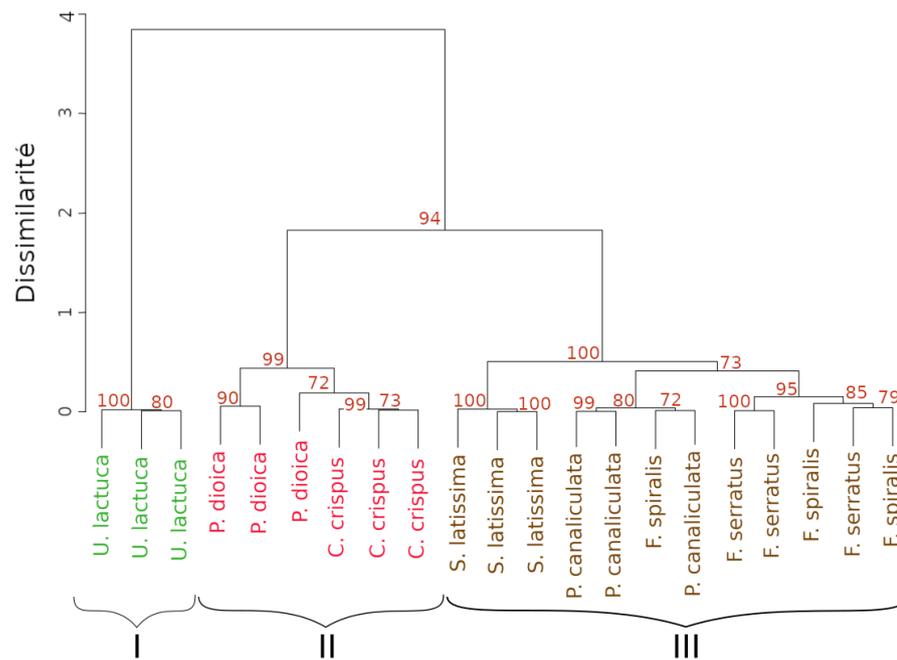
(B)



(C)

FIGURE 4.5 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de février. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

Les résultats de l'approche de classification appliquée aux données acquises au cours des mesures de février sont présentés dans la figure 4.5. Pour la classification obtenue à partir des mesures effectuées durant le découvrément (figure 4.5A), l'analyse de l'inertie a permis d'identifier la présence de 4 clusters. Les résultats se différencient de ce de janvier avec la formation d'un cluster uniquement de *P. dioica* (cluster I ; p-value de 100 %), tandis que les individus de *P. canaliculata* ont été regroupé avec ceux de *S. latissima* et *C. crispus* (cluster IV ; p-value de 95 %). Pour les données acquises au moment de la basse-mer (figure 4.5B), la classification a montré le regroupement des spectres de réflectance au sein de 3 clusters, caractérisés par un phylum unique. Ainsi, contrairement aux données du mois de juillet *S. latissima*, *F. serratus* et *F. spiralis* ont été classées au sein du même cluster (cluster III ; p-value de 91 %) tandis que les 2 espèces d'algues rouges ont été regroupées ensemble au sein d'un cluster (cluster II ; p-value de 100 %). Enfin, concernant les données pigmentaires (figure 4.5C), des résultats similaires à ceux acquis au mois de janvier ont été retrouvés au cours du mois de février. Cependant, le coefficient de Kappa de Cohen, reflétant le degré de similitude entre le dendrogramme réalisé sur les mesures hyperspectrales au découvrément et le dendrogramme acquis sur les données pigmentaires, mesuré au cours du mois de février, a été supérieur à celui du mois de janvier (0,570).



(B)

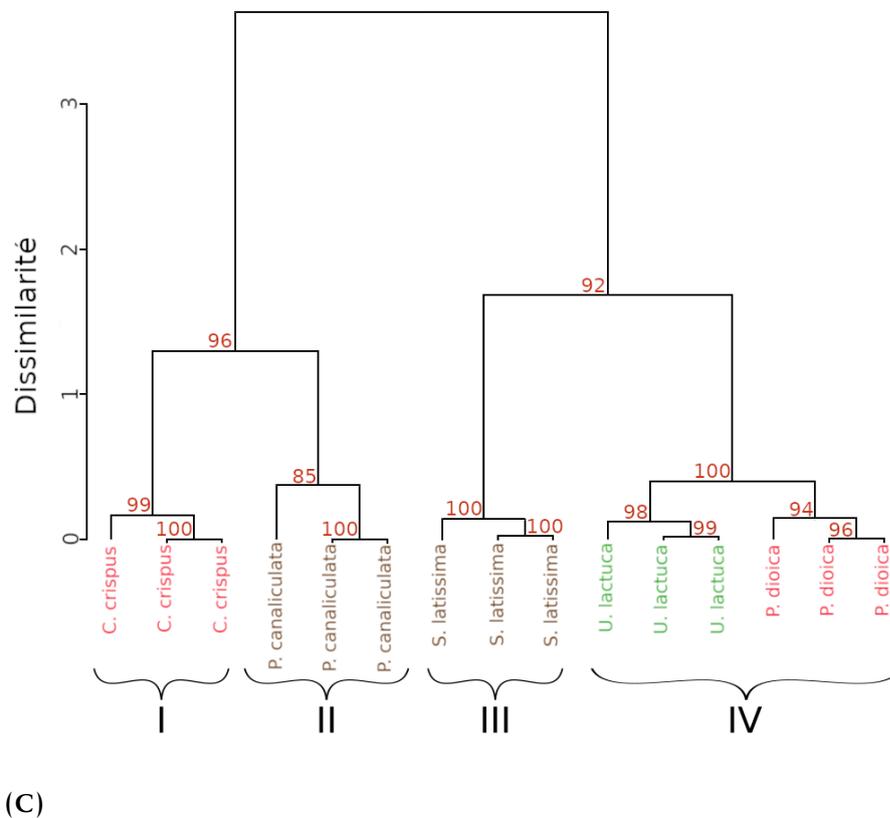
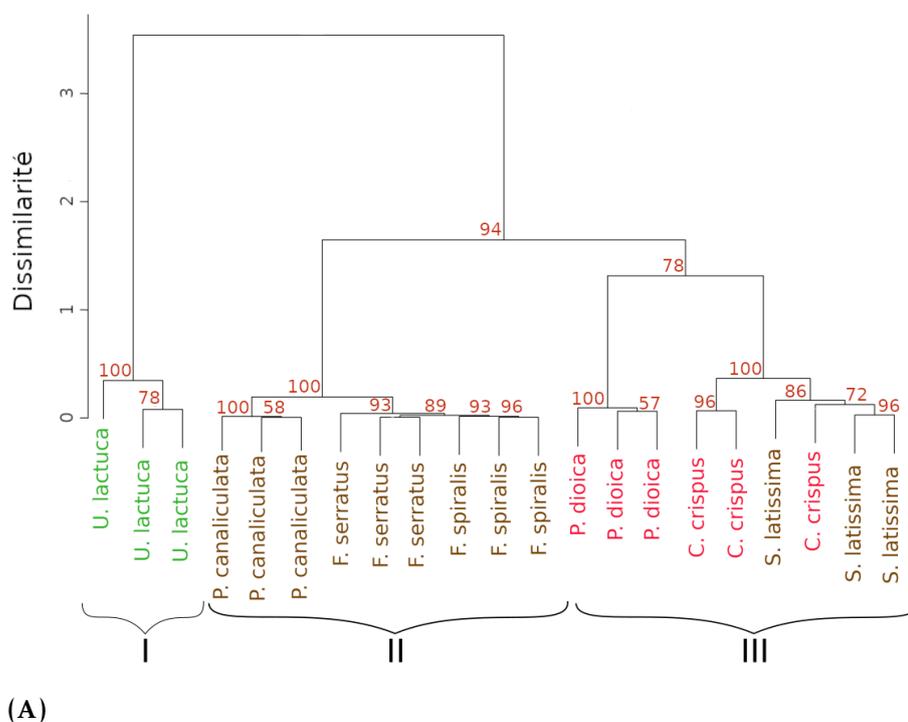
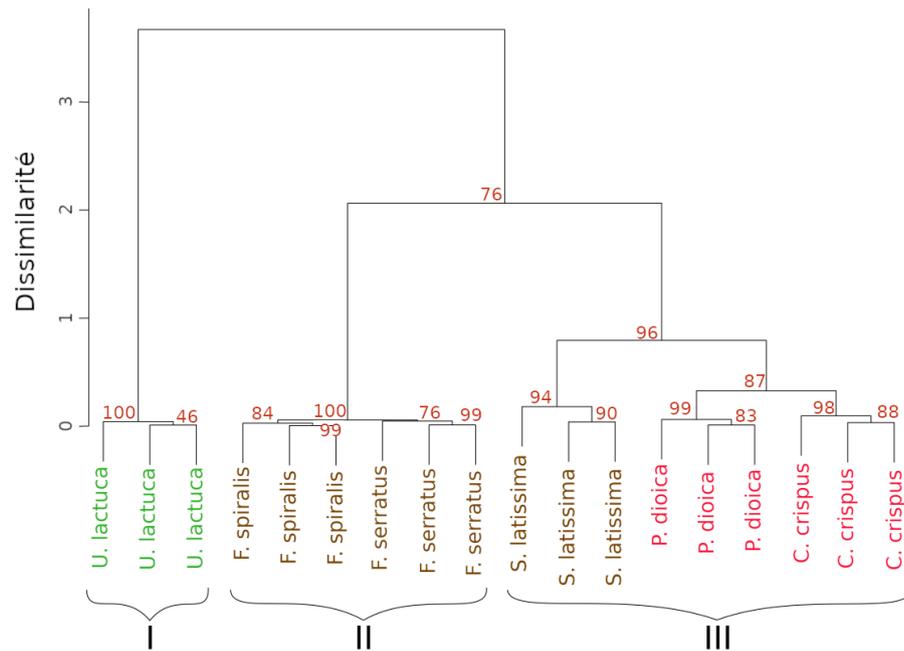


FIGURE 4.6 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de mai. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

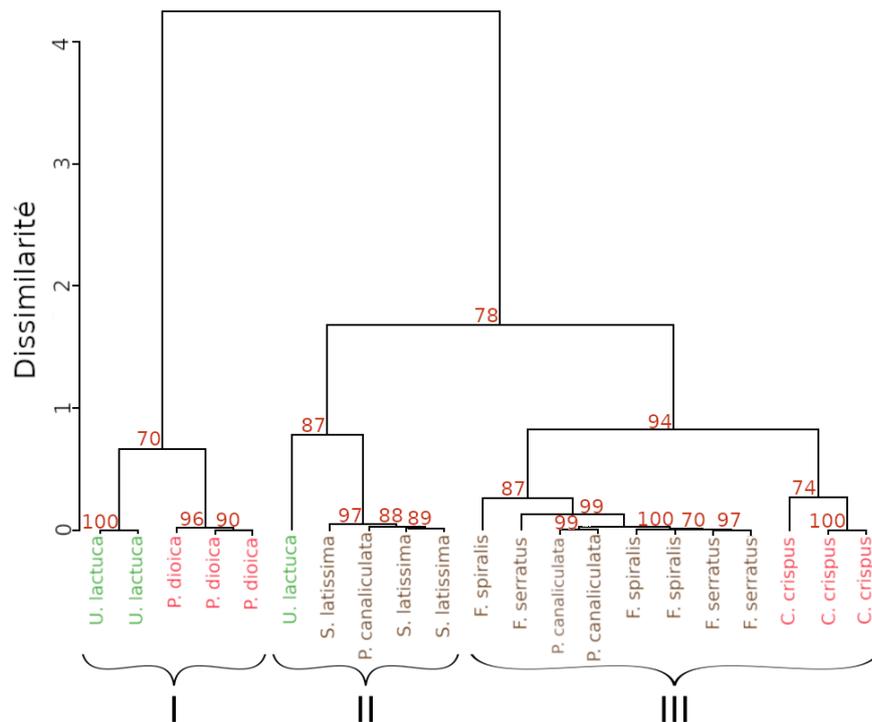
La classification des spectres de réflectance acquis durant le mois de mai est représentée sur la figure 4.6. Une analyse de l’inertie a été réalisée et a permis, pour les classifications obtenues au cours des deux périodes de mesures, de mettre en évidence l’existence de 3 clusters, composés uniquement d’espèces appartenant au même Phylum. En effet, pour les données acquises au cours de la période de découvrément (figure 4.6A), les individus appartenant à l’espèce *S. latissima* ont été regroupés avec les autres individus appartenant aux

algues brunes afin de former un seul cluster (cluster III ; p-value de 100 %). Un résultat identique a été obtenu pour les données acquises au cours de la basse-mer (figure 4.6B). Concernant le dendrogramme obtenu à partir des données pigmentaires (figure 4.6C), 4 clusters ont été identifiés, avec le regroupement d'individus appartenant à la même espèce pour les trois premiers clusters, tandis que le cluster IV a montré le regroupement des individus de *U. lactuca* et *P. dioica*. Concernant le résultat de la comparaison entre les dendrogrammes, un coefficient de Kappa de Cohen de 0,694 a été obtenu.





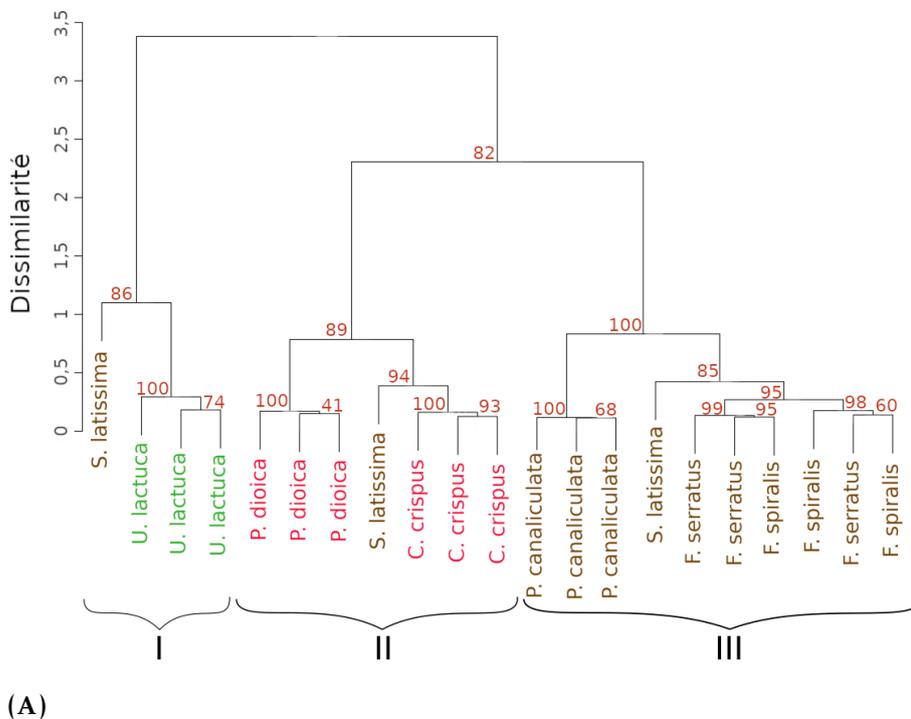
(B)

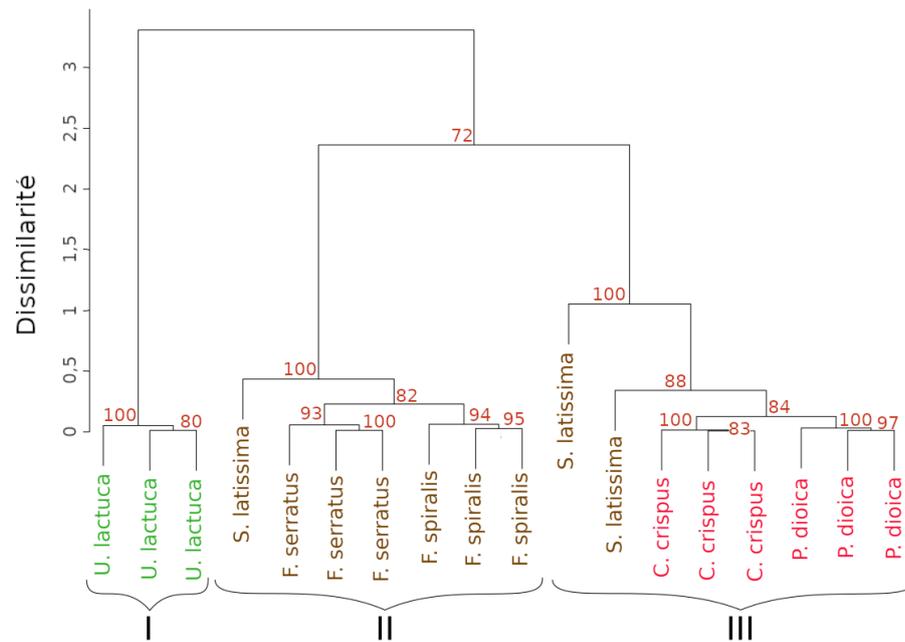


(C)

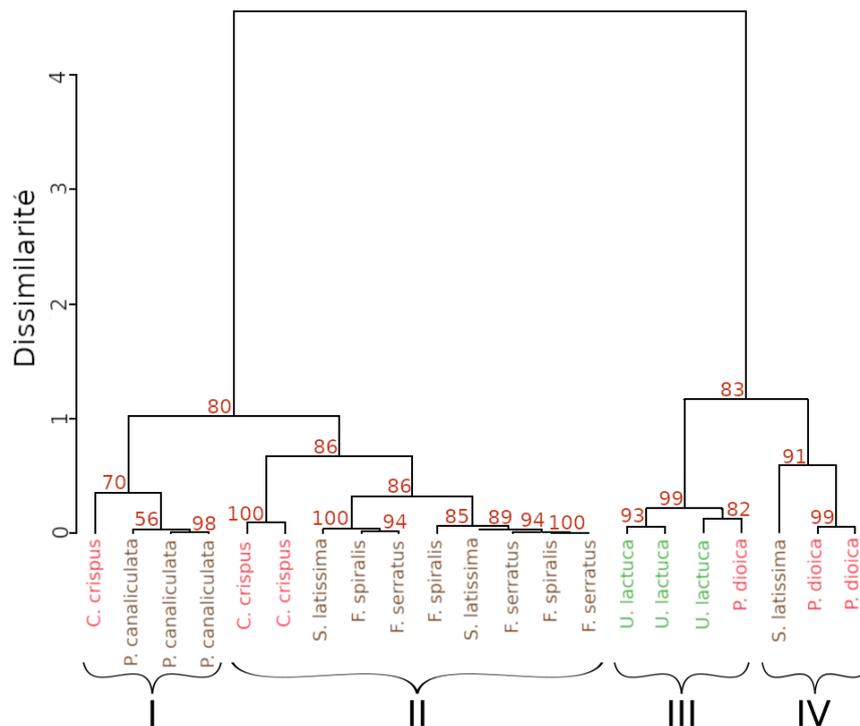
FIGURE 4.7 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de juin. (A) Sur les spectres acquis au cours du découverte, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

Les résultats de l'utilisation de l'approche de classification appliquée aux données de réflectance acquises au cours du mois de juin sont présentés dans la figure 4.7. L'étude de l'inertie a permis d'identifier 3 clusters au sein de chaque dendrogramme obtenu pour les deux périodes de mesure. Dans le cas du dendrogramme construit à partir des données acquises au cours du décollage (figure 4.7A), les résultats obtenus ont été similaires à ceux de janvier avec cependant un regroupement plus précis des individus appartenant aux mêmes espèces au sein du cluster des algues brunes (cluster II). Pour les mesures acquises au cours de la basse-mer (figure 4.7B), les données ont montré un regroupement des individus appartenant aux *Fucus* (cluster II ; p-value de 100 %). Pour les données pigmentaires (figure 4.7C), des résultats identiques à ceux du mois de juin ont été obtenus avec toutefois un regroupement des individus appartenant à *C. crispus* au sein du cluster III. Au cours de ce mois, la comparaison entre le dendrogramme construit à partir des données de réflectance acquises au cours du décollage et le dendrogramme acquis à partir des données pigmentaires a montré un coefficient Kappa de Cohen de 0,47.





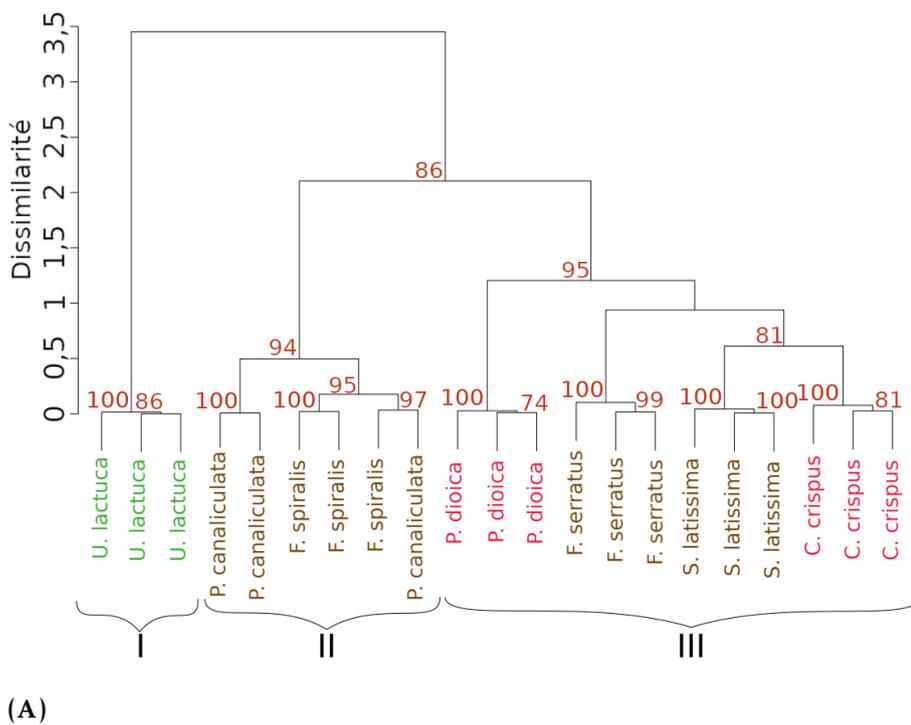
(B)

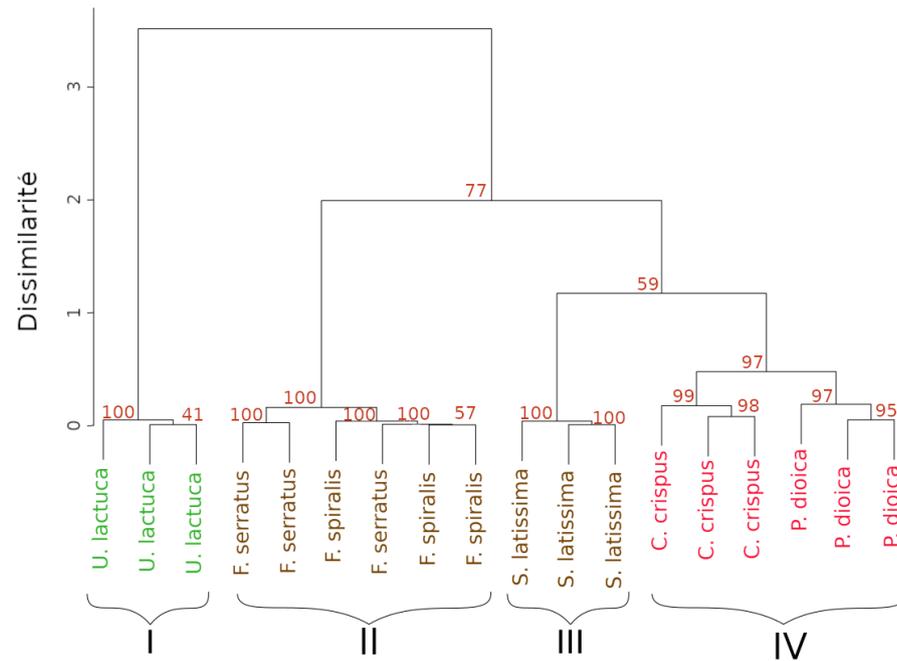


(C)

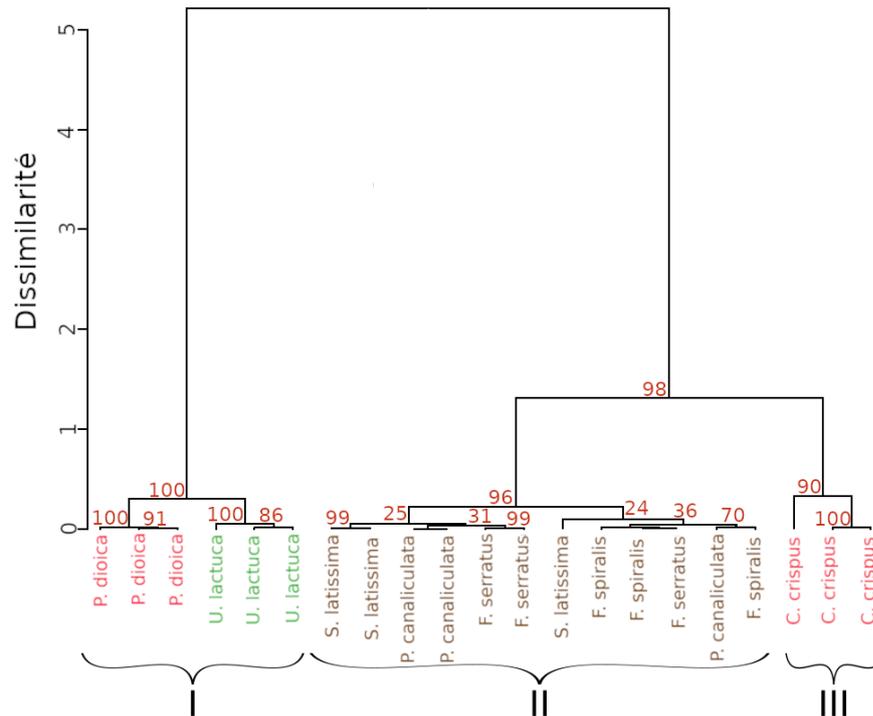
FIGURE 4.8 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de juillet. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

La classification obtenue sur les spectres de réflectance acquis au cours du mois de juillet est présentée au sein de la figure 4.8. Pour chaque période de mesure, l'analyse de l'inertie a permis d'identifier 3 clusters. Contrairement données acquises au mois de janvier, les données de réflectance acquises au cours du découvrement (figure 4.8A) ont uniquement montré le regroupement d'un seul individu de *S. latissima* avec les individus appartenant aux algues rouges (cluster II). Les données de réflectance acquises au cours de la basse-mer (figure 4.8B) ont, quant à elles, montré le même schéma de classification que celles acquises au cours du mois de janvier. Concernant les données pigmentaires (figure 4.8C), la classification réalisée a permis d'obtenir des résultats similaires à ceux acquis au cours du mois de janvier, avec un coefficient Kappa de Cohen de 0,565.





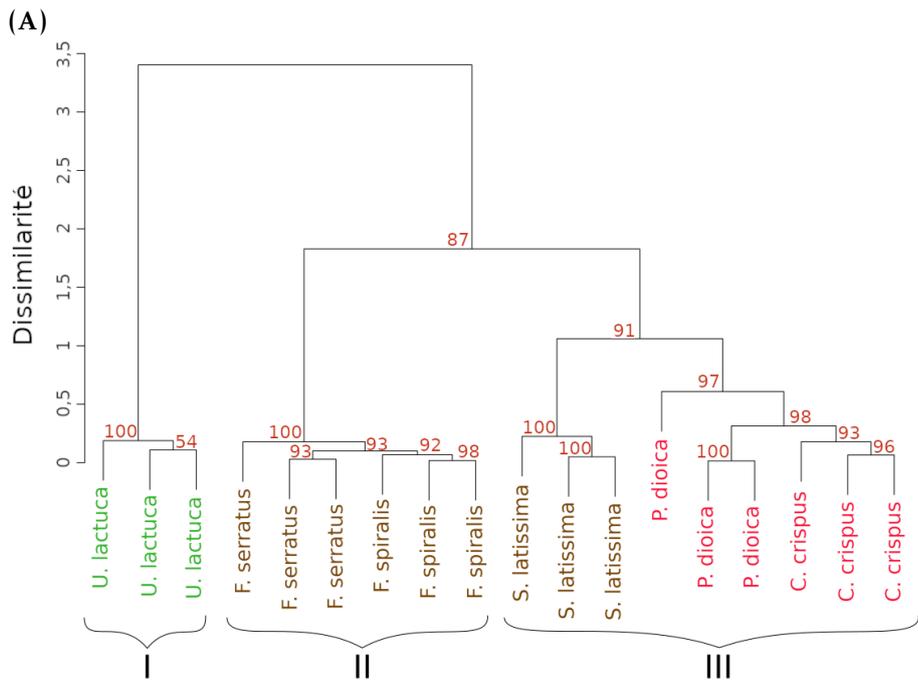
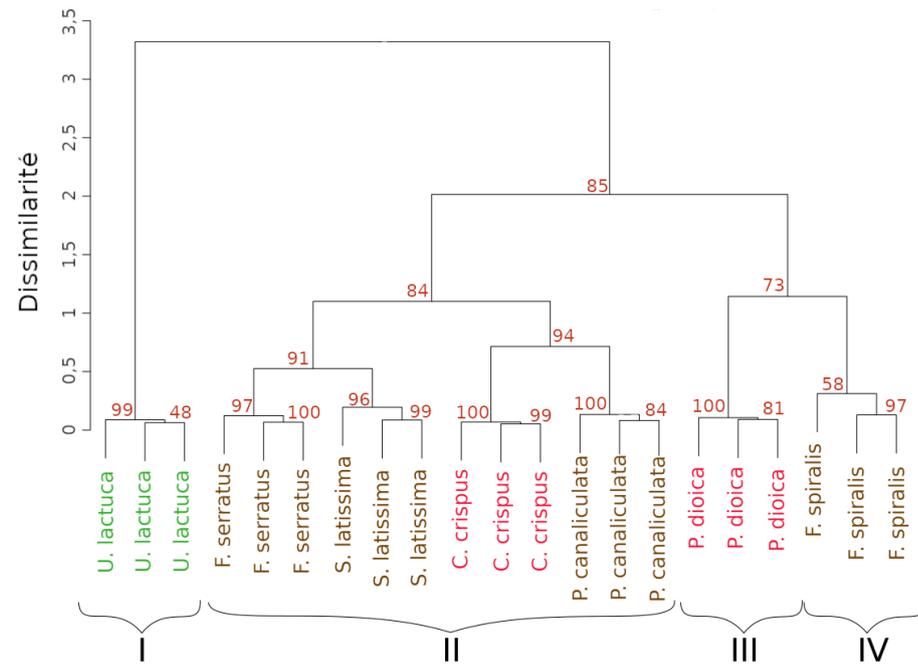
(B)



(C)

FIGURE 4.9 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de août. (A) Sur les spectres acquis au cours du découverte, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

Les résultats de la nouvelle approche de classification, appliquée aux données de réflectance acquises au cours du mois d'août, sont présentés sur la figure 4.9. L'étude de l'inertie associée aux dendrogrammes a permis l'identification de 3 clusters au sein du dendrogramme obtenu à partir de la classification des spectres acquis au moment du découverte (figure 4.9A), avec des résultats similaires à ceux acquis au mois de janvier, avec cependant l'apparition des individus appartenant à *F. serratus* dans le cluster regroupant les algues rouges et *S. latissima* (cluster III ; P-VALUE DE 95 %). Tout comme pour les données acquises au mois de janvier, le dendrogramme construit à partir des données de réflectance acquises au cours de la basse-mer (figure 4.9B) a permis d'identifier 4 clusters. Néanmoins, le dendrogramme obtenu au cours du mois d'août a montré une séparation entre les espèces d'algues rouges (cluster IV) et les espèces d'algues brunes (clusters II et III). Enfin, le dendrogramme réalisé à partir des données pigmentaires a montré le regroupement des algues brunes entre elles (cluster II ; p-value de 96 %) et la discrimination de *C. crispus* (cluster III ; p-value de 90 %), contrairement à ce qui a été obtenu au cours du mois de janvier (figure 4.9C). Au cours du mois d'août, la comparaison entre les deux dendrogrammes (au découverte et pigmentaire) a montré un coefficient Kappa de Cohen de 0,470.



(B)

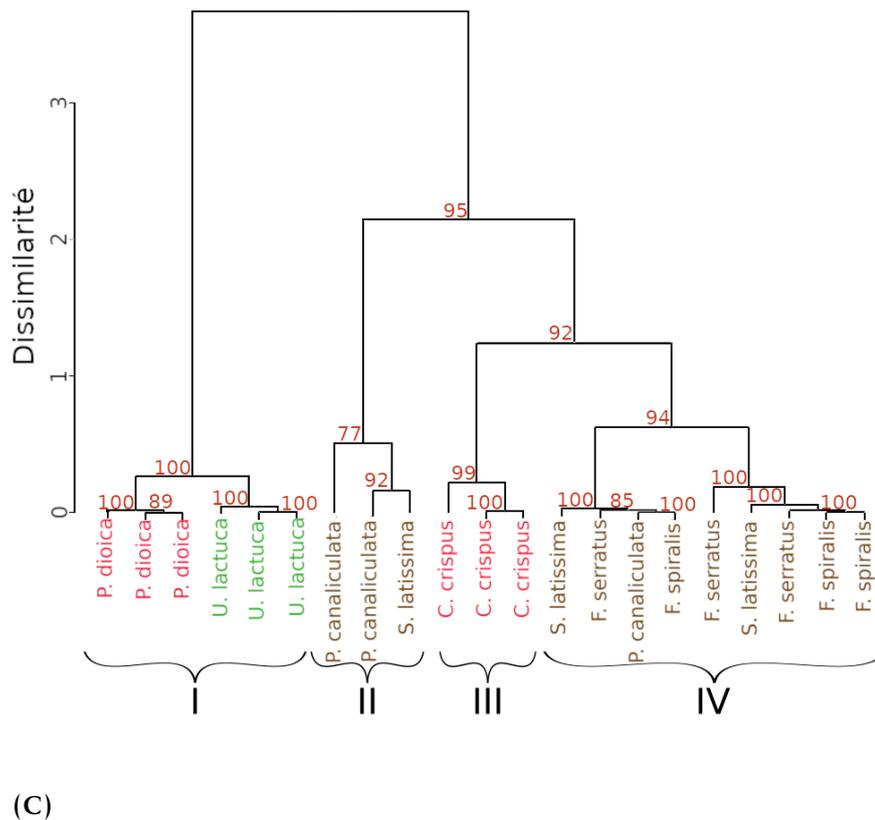
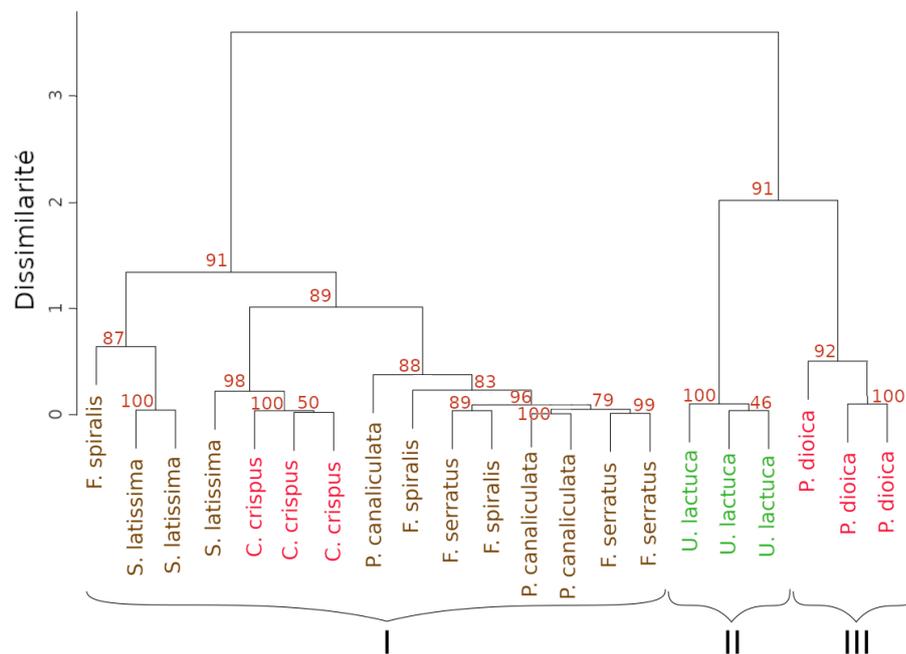


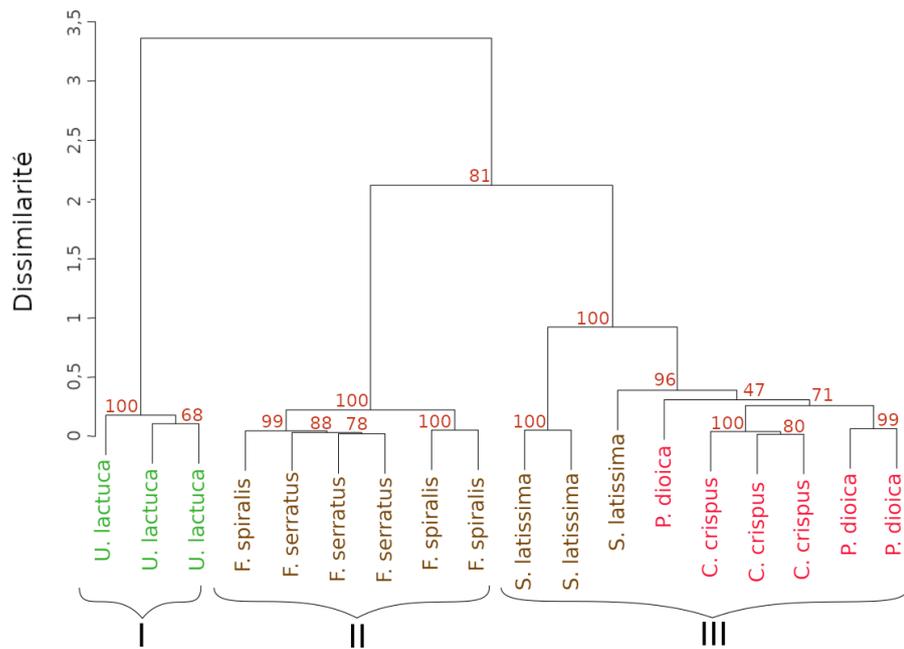
FIGURE 4.10 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de septembre. (A) Sur les spectres acquis au cours du décollage, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

Les spectres de réflectance acquis au cours du mois de septembre ont été analysés au travers de l’approche nouvellement mise en place et les résultats sont présentés sur la figure 4.10. Pour les spectres de réflectance mesurés au cours de la période de décollage (figure 4.10A), 4 clusters ont été identifiés au travers de l’analyse de l’inertie. Pour cette période de l’année, le dendrogramme obtenu a montré une grande disparité par rapport à celui du mois de janvier, avec le regroupement des individus appartenant à *F. serratus*, *S. latissima*, *C. crispus*

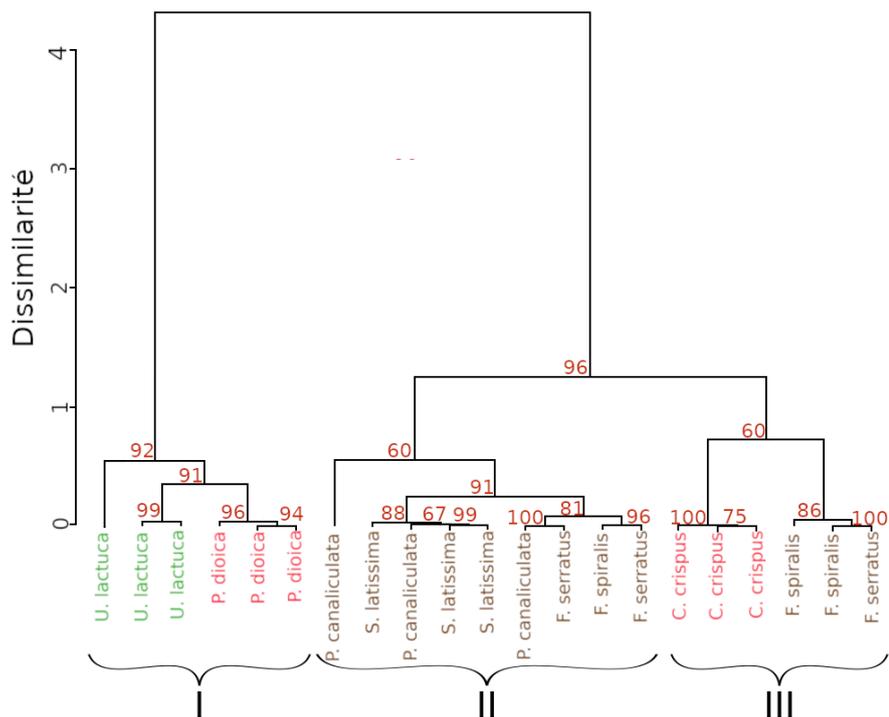
et *P. canaliculata* (cluster II ; p-value de 85 %) et la formation de deux clusters constitués respectivement de *P. dioica* (cluster III ; p-value de 100 %) et de *F. spiralis* (cluster IV ; p-value de 58 %). Dans le cas du dendrogramme basé sur les données de réflectance acquises au cours de la basse-mer (figure 4.10B), des résultats identiques à ceux du mois de janvier ont été obtenus. Pour la classification obtenue sur les données acquises au cours de la basse mer, le cluster II a montré un regroupement en sous classe des individus appartenant à *F. spiralis*, avec une p-value de 92 %. Le cluster III a également montré un phénomène identique, avec le regroupement des individus appartenant à *S. latissima* (p-value de 100 %), ainsi que le regroupement des individus appartenant à *C. crispus* (p-value de 93 %). Enfin, la classification des espèces réalisée à partir des données pigmentaires (figure 4.10C) a, contrairement aux données acquises au cours du mois de janvier, montré la formation d'un cluster constitué des individus appartenant à *C. crispus* (cluster III ; p-value de 99 %). La comparaison de ce dendrogramme avec celui acquis à partir des données de réflectance au découvrément a montré un coefficient Kappa de Cohen de 0,502



(A)



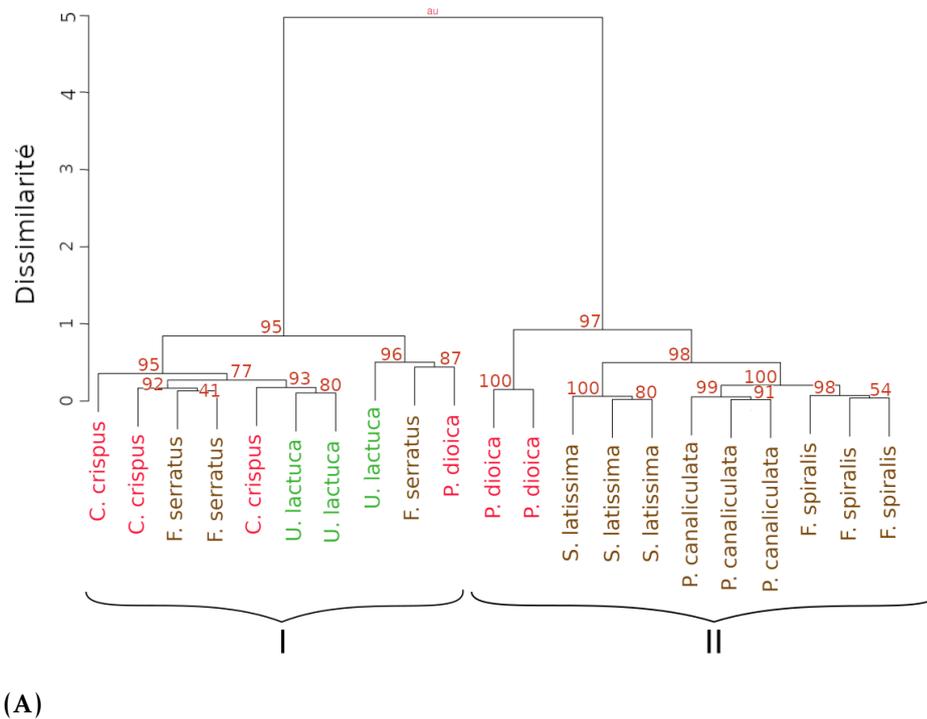
(B)

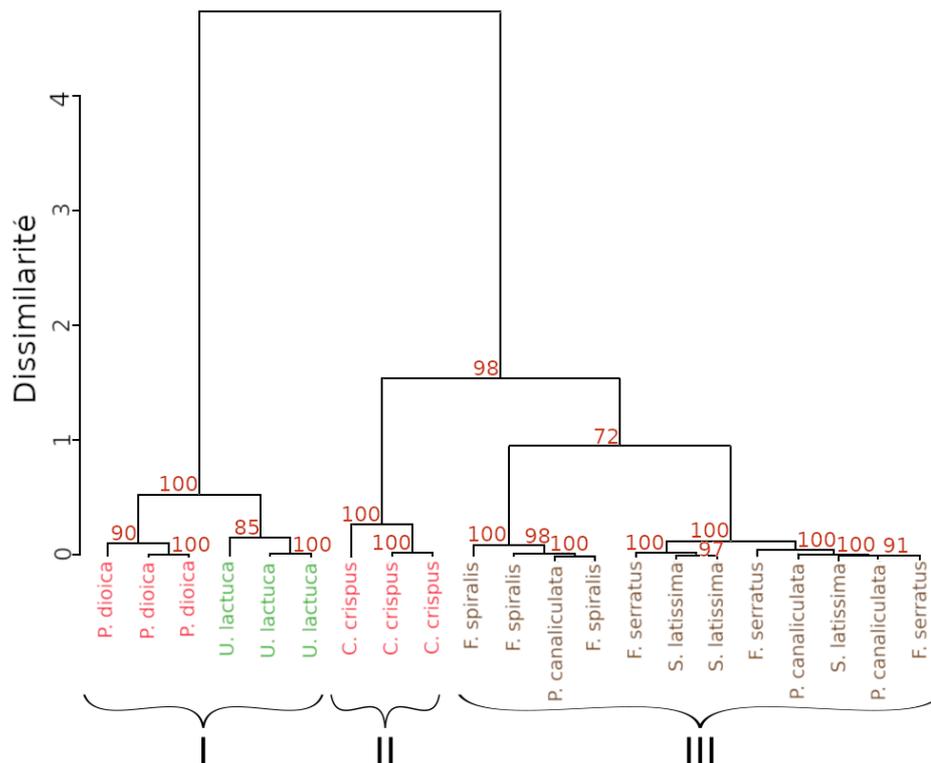


(C)

FIGURE 4.11 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de octobre. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

Les résultats de la classification des spectres de réflectance acquis au cours du mois d'octobre sont présentés dans la figure 4.11. L'analyse de l'inertie a permis l'identification de 3 clusters au sein de chaque dendrogramme. Pour le dendrogramme construit à partir des données de réflectance acquises au cours du découverte (figure 4.11A), les résultats obtenus ont montré la formation d'un cluster uniquement constitué de *P. dioica* (cluster III ; p-value de 92 %), tandis que les espèces de *Fucus* ont été classées avec les autres algues brunes et rouges. Pour les données acquises au cours de la basse-mer (figure 4.11B), un dendrogramme similaire à celui du mois de janvier a été obtenu, avec cependant le regroupement au sein d'un même cluster des individus de *Fucus*. Pour la classification des espèces à partir des données pigmentaires (figure 4.11C), des résultats identiques à ceux de janvier ont été mesurés, avec toutefois un regroupement, au sein d'un même cluster, des individus de *C. crispus*, ce qui n'était pas le cas au cours du mois de janvier. Enfin, au cours du mois d'octobre, la comparaison entre les deux dendrogrammes a été caractérisée par un coefficient Kappa de Cohen de 0,932.



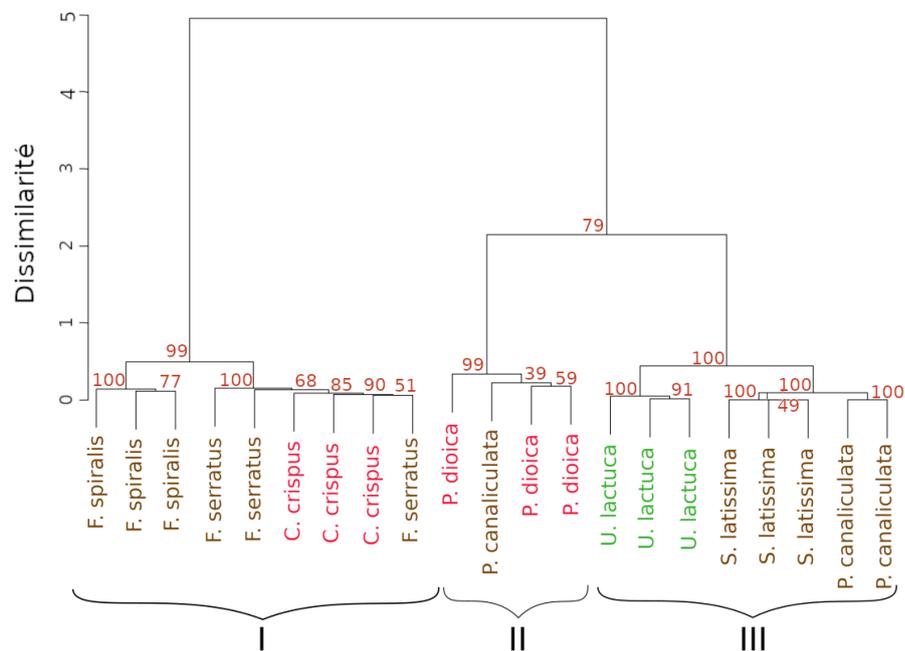


(B)

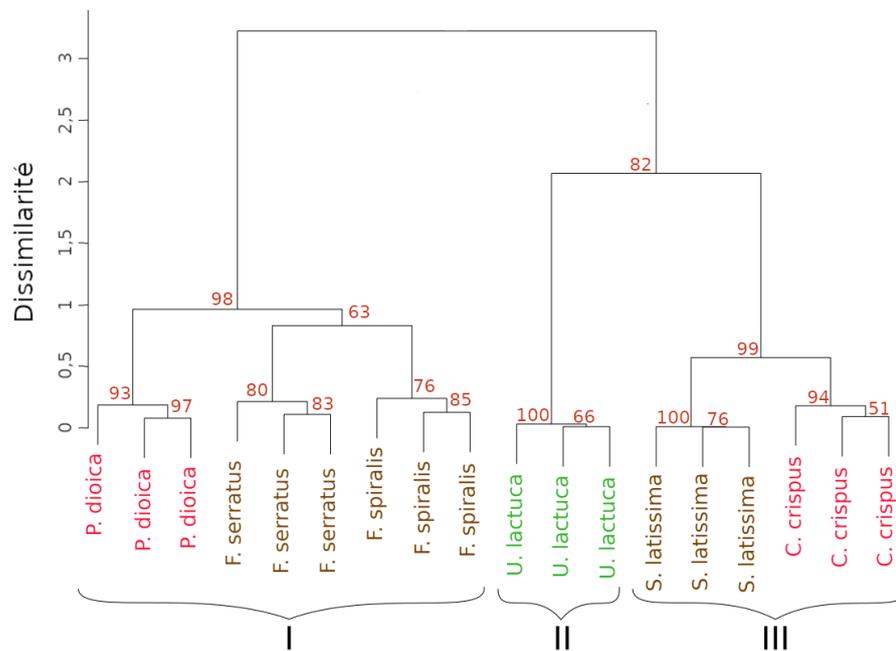
FIGURE 4.12 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de novembre. (A) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (B) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

Pour les données acquises au cours du mois de novembre, seule la période de découverte a été obtenue en raison des conditions environnementales, et plus particulièrement la présence de précipitations en continu. Les résultats de la classification associée sont présentés au sein de la figure 4.12. L’analyse de l’inertie a permis d’identifier 2 clusters, constitués d’un mélange d’individus appartenant à des différents phyla. Ainsi, le cluster II a regroupé les individus appartenant

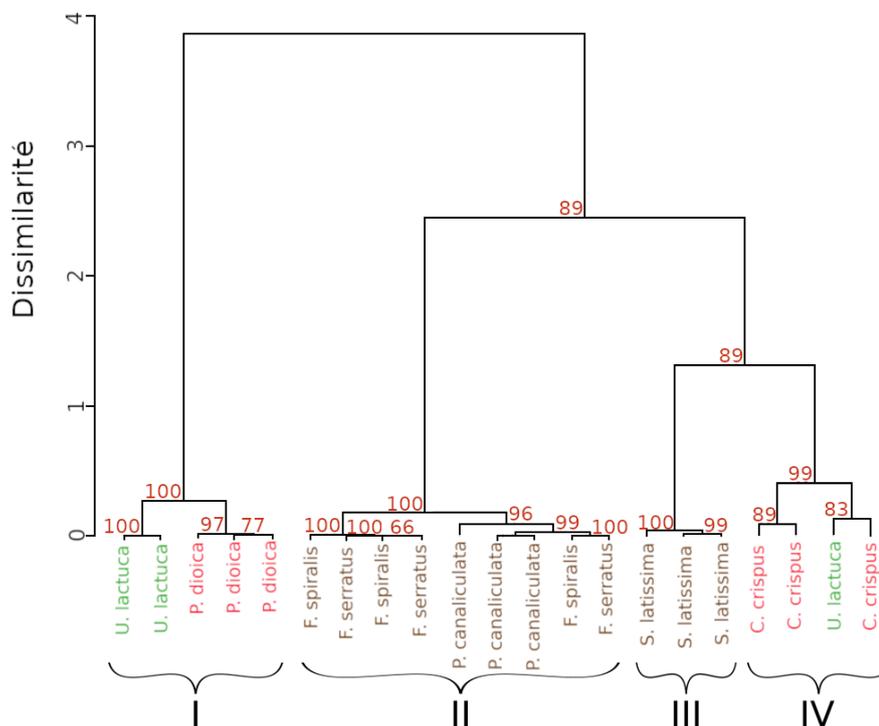
à *P. canaliculata*, *F. spiralis* et *S. latissima* avec deux individus appartenant à *P. dioica* (p-value de 97 %), tandis que le cluster I a été formé des autres individus appartenant aux Chlorophyta, Ochrophyta et Rhodophyta (p-value de 95 %). Le cluster II a montré le regroupement en sous-classes des individus appartenant à la même espèce, avec des p-value supérieures à 98 %. Le dendrogramme basé sur l'analyse des données pigmentaires (figure 4.12B) a montré le regroupement des individus appartenant aux algues brunes entre eux (cluster III ; p-value de 72 %), ainsi que la formation d'un cluster constitué des individus de *C. crispus* (cluster II ; p-value de 100 %). La comparaison entre ces deux dendrogrammes a permis l'obtention d'un coefficient Kappa de Cohen de 0,094.



(A)



(B)



(C)

FIGURE 4.13 – Dendrogrammes de classification des individus étudiés, obtenus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquée aux données acquises au mois de décembre. (A) Sur les spectres acquis au cours du découvrément, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer et (C) sur le contenu pigmentaire. La matrice de distance a été calculée à partir de l’algorithme du SAM sur les données de réflectance élevées à la dérivée première et à partir de l’algorithme de Bray-Curtis pour les pigments. Les valeurs situées au niveau des nœuds représentent les p-value (en %) associées au bootstrap.

La classification des spectres de réflectance acquis au cours du mois de décembre est présentée sur la figure 4.13. Pour les deux périodes d'acquisition, l'analyse de l'inertie a permis l'identification de 3 clusters. Dans le cas de la classification réalisée à partir des données obtenues durant la période de découverte (figure 4.13A), un regroupement entre les individus appartenant à *U. lactuca* et ceux appartenant à *S. latissima* et *P. canaliculata* (cluster III ; p-value de 100 %) a été observé. De même, contrairement aux résultats obtenus en janvier, les individus de *P. dioica* et *C. crispus* ont été classés au sein de deux clusters distincts. Dans le cas du dendrogramme construit à partir des données de réflectance acquises au cours de la basse-mer (figure 4.13B), des différences ont été observées par rapport aux résultats obtenus au mois de janvier. En effet, les individus appartenant à *P. dioica* ont été classés au sein du cluster formé par les *Fucus* (cluster I ; p-value de 98 %). Le dendrogramme obtenu à partir des données pigmentaires (figure 4.13C) a montré des similitudes avec celui basé sur les données de janvier. Cependant, pour le mois de décembre, les individus appartenant à *C. crispus* ont été regroupés au sein d'un cluster, de même que pour les individus de *S. latissima*. Enfin, la comparaison entre le dendrogramme des données de réflectance acquises au cours du découverte avec le dendrogramme basé sur les données pigmentaires a montré un coefficient Kappa de Cohen de 0,18.

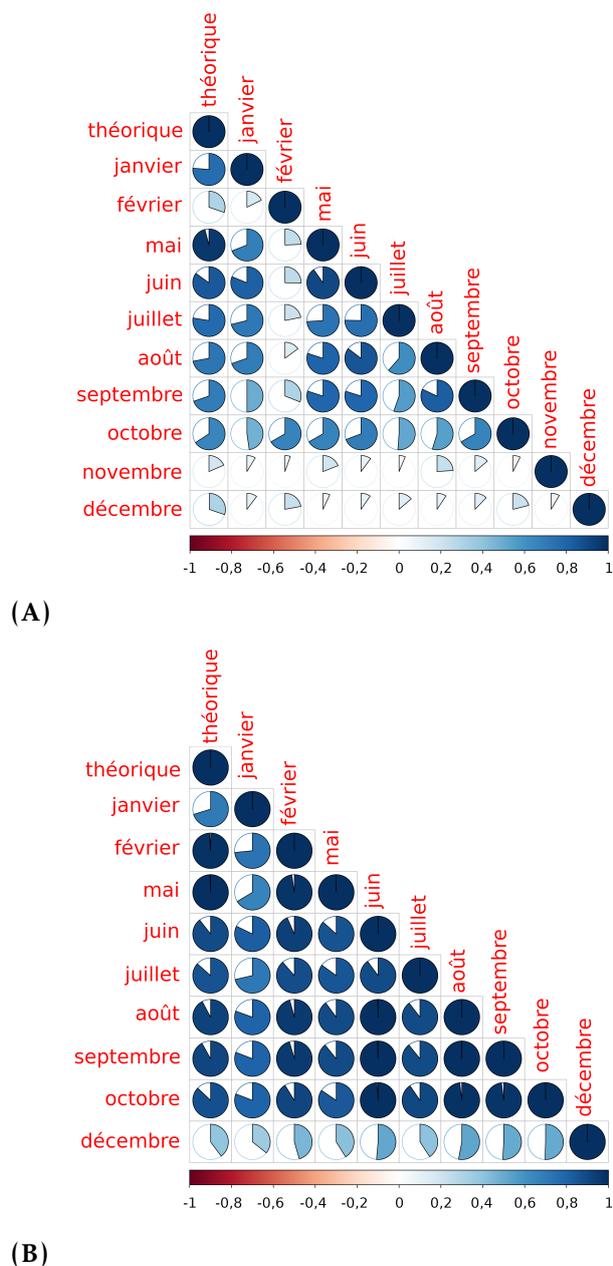


FIGURE 4.14 – Valeurs des coefficients de Kappa de Cohen mesurés sur la comparaison des dendrogrammes obtenus à partir des données de réflectance acquises *in situ* à un dendrogramme théorique. (A) Sur les spectres acquis au cours du découverte, (B) sur les spectres acquis au cours de la basse mer.

La figure 4.14 présente les résultats de la comparaison entre les classifica-

tions mensuelles obtenues à une classification théorique. Cette analyse permet de déterminer la période permettant d'acquérir la discrimination, au niveau spécifique, la plus précise possible. Pour les deux périodes de mesures, la classification obtenue la plus proche de la classification théorique a été acquise au cours du mois de mai, avec un coefficient de Kappa de Cohen de 0,96 au cours de la période de découverte et de 0,99 à la basse mer. Une diminution des coefficients a été observée sur les classifications obtenues à partir des données acquises au cours du découverte, jusqu'à un minimum de 0,08 au mois de décembre. Pour les classifications acquises au cours de la basse mer, les résultats de comparaison à la classification théorique ont montré des valeurs de coefficients relativement élevées (supérieure à 0,92), pour les mois de février à octobre. Les résultats de comparaison ont également montré une faible différence entre les classifications des différents mois pour les données acquises au cours de la basse mer, à l'exception des données acquises au cours du mois de décembre, qui présentent, au maximum, un coefficient Kappa de Cohen de 0,53. Dans le cas des données acquises au cours de la période de découverte, les résultats de comparaison ont montré une variation plus importante des coefficients de Kappa de Cohen entre les différents mois de l'année.

4.4 Discussion

Les mesures de réflectance réalisées au sein de ce chapitre ont permis de mettre en application l'approche de classification, développée au cours du chapitre précédent, sur des spectres acquis *in situ*. Les résultats obtenus ont permis de montrer l'efficacité de discrimination de cette nouvelle approche dans différentes conditions, à la fois à l'échelle saisonnière, mais également à l'échelle d'un cycle de marée, avec l'étude de l'effet de l'émersion sur les résultats de classification. Le suivi du contenu pigmentaire des individus utilisés a aussi permis d'acquérir une partie des explications quant aux résultats obtenus avec notamment la comparaison entre les dendrogrammes obtenus sur les données de réflectance mesurées au cours de la basse-mer et basés sur les données pigmentaires. Cette comparaison permet d'estimer la part d'implication du contenu pigmentaire dans la classification des spectres de réflectance hyperspectrale.

Ainsi, avec en général une similitude d'environ 50 % entre les dendrogrammes issus des données de réflectance hyperspectrale et ceux issus des données pigmentaires, le contenu pigmentaire pourrait en partie expliquer les résultats de classification obtenus (CASAL *et al.*, 2012). Cependant, et comme démontré par les différences obtenues entre les dendrogrammes, la relation entre le contenu pigmentaire et la réflectance chez les macroalgues reste limitée. En effet, il existe d'autres phénomènes pouvant influencer la réponse spectrale des individus, comme, par exemple la diffusion multiple, qui implique qu'un pigment peut diffuser plus d'une fois la lumière, ou encore les caractéristiques optiques de certaines protéines (ENRÍQUEZ *et al.*, 1994; RAMUS, 1978).

4.4.1 Impact de la période de mesure sur la classification

L'obtention de données de réflectance hyperspectrale à différentes périodes d'émersion, à savoir au moment du découvrément des espèces et à la basse-mer, au cours d'une même journée, a permis d'étudier l'effet de l'émersion sur les résultats de classification. Ces deux périodes ont permis d'étudier la classification des espèces à la fois en condition d'hydratation maximale (au cours du découvrément) mais également dans les conditions les plus propices à un survol cartographique en drone équipé d'une caméra hyperspectrale (c.-à-d. à l'heure de la basse-mer), dans l'optique de l'obtention de produits cartographiques, nécessitant le découvrément total de l'estran. Au cours de cette étude, il est apparu que les résultats de classification obtenus sur les spectres de réflectance acquis au cours de la basse-mer étaient meilleurs que ceux acquis au travers de l'utilisation des données de réflectance acquises au moment du découvrément, et ce, sur la totalité du suivi mensuel. Ces résultats traduisent donc une meilleure différenciation des spectres des différentes espèces au cours de la basse-mer et donc un potentiel effet de la période d'acquisition sur les résultats obtenus. L'une des explications aux résultats observés est liée aux phénomènes de dessiccation expérimentés par les macroalgues tout au long de la période d'émersion. En effet, durant cette période, d'importantes pertes en eau sont subies par les individus, pouvant atteindre jusqu'à 95 % du volume total en eau (CONTRERAS-PORCIA *et al.*, 2011), entraînant une augmentation de la quantité d'air au sein des thalles, et

plus particulièrement au niveau des espaces interstitiels (HOLZINGER & KARSTEN, 2013). Ce phénomène s'accompagne d'une diminution des capacités d'absorption pigmentaire des organismes, augmentant les valeurs de réflectance mesurées. De même, UHL *et al.* (2013) ont montré que la dessiccation avait un effet sur la variabilité entre les spectres des individus de macroalgues appartenant à une même espèce, et que plus le contenu en eau d'une algue était faible, plus la variabilité intraspécifique tendait à diminuer. Cette diminution de la variabilité peut donc expliquer les "meilleurs" résultats de classification des spectres obtenus lors de la basse-mer. Ce phénomène peut également expliquer la plus faible variabilité des résultats de classification au cours de l'année. En effet, plus la variabilité entre les individus d'une même espèce diminue, plus la discrimination entre les différentes espèces est meilleure. Ces résultats ont été observés sur l'ensemble des espèces, malgré un temps d'immersion différent entre les espèces de haut niveau (p. ex. *U. lactuca*) et les espèces de bas niveau (p. ex. *C. crispus*). En effet, tandis que les espèces de hauts niveaux ont subi un temps d'émersion de plus de 3 h, les espèces de bas niveaux ont subi environ 1 h d'émersion. Cependant, il a été montré que les espèces de bas niveaux étaient généralement moins bien adaptées aux périodes d'émersion que les espèces de hauts niveaux, ce qui pourrait se traduire par des pertes en eau plus rapides et plus importantes (JOHNSON *et al.*, 1974).

4.4.2 Évolution saisonnière des résultats de classification

Les résultats du suivi mensuel des résultats de classification de la nouvelle approche, basée sur l'utilisation de l'algorithme du SAM, ont montré l'existence de variations mensuelles, à la fois pour les spectres acquis au cours de l'émersion, et pour ceux acquis au cours de la basse-mer. Ainsi, pour les données acquises au moment du découverture, une différence de 92 % a été observée entre la meilleure classification, obtenue au cours du mois de mai, et la classification présentant le plus d'erreurs, acquise au cours du mois de décembre. Les résultats de classification les moins bons ont été obtenus au cours de la période hivernale (de novembre à janvier). En effet, au cours de cette période, les classifications obtenues ont montré moins de 31 % de similitude avec la classification théo-

rique. Les spectres obtenus au cours du découvrément sur des individus de macroalgues n'ayant pas subi de phénomène de dessiccation, il apparaît donc que la saisonnalité joue un rôle important dans la réponse spectrale des individus, ce qui a pour effet de modifier les classifications obtenues. Pour les données acquises au cours de la basse-mer, la variation saisonnière des résultats de classification sont moins importants (moins de 6 % de variabilité), avec seulement deux mois montrant des moins bons résultats de classification, à savoir le mois de décembre et de janvier. À l'échelle des phyla, la classification en différents clusters peut s'expliquer, en partie, par le contenu pigmentaire propre à chaque phylum (CASAL *et al.*, 2012). Ainsi, il est apparu que pour l'ensemble des résultats, les Chlorophyta ont toujours été parfaitement discriminés des autres phyla, avec la formation d'un cluster propre à ce phylum. L'une des explications à cette séparabilité peut être due au contenu pigmentaire caractérisant ce phylum. Plus particulièrement, les algues vertes sont caractérisées par la présence de chlorophylle *b* et de neoxanthine, pigments spécifiques à ce phylum et donnant la forme caractéristique du spectre des algues vertes. Dans le cas des Ochrophyta et des Rhodophyta, les fortes similitudes dans les spectres (cf. chapitre précédent) peuvent expliquer l'apparition des erreurs de classification observées entre ces deux phyla. Concernant la discrimination des espèces, deux tendances ont été observées au cours du suivi mensuel. Pour les Ochrophyta, une discrimination entre les individus des différentes espèces a été observée pour l'ensemble des mois. Cette séparabilité peut être expliquée par le contenu pigmentaire des espèces étudiées. En effet, l'analyse du contenu pigmentaire a montré une concentration plus importante en pigment dans le cas de *P. dioica* par rapport à *C. crispus* et ce quel que soit le mois considéré. Dans le cas des Ochrophyta, la discrimination des espèces apparaît nettement plus complexe, notamment du fait de fortes similitudes dans les contenus pigmentaires. Notamment, au cours de la période hivernale, les différences observées dans les contenus pigmentaires ont été distinctement moins élevées que celles mesurées au cours du printemps, ce qui peut expliquer en partie les "meilleurs" résultats de classification obtenus au cours du mois de mai. Cette variation du contenu pigmentaire peut être reliée aux variations environnementales observables au cours de l'année et traduisent d'une adaptation des espèces aux variations de

ces conditions (luminosité, température). De plus, les variations du contenu pigmentaire sont également fonctions de la position bathymétrique. Notamment, les pigments photoprotecteurs, tels que les pigments du cycle des xanthophylles, sont présents en plus grande quantité chez les espèces localisées en haut de l'estran par rapport aux espèces de bas niveau (HARKER *et al.*, 1999).

Les résultats obtenus permettent donc d'envisager la réalisation de cartographies précises des différentes communautés de macroalgues, et plus particulièrement au cours de la basse-mer, période d'acquisition ayant permis l'acquisition de classifications les plus précises. Or, cette période constitue la période la plus propice à des survols cartographiques en drone, car elle permettrait d'acquérir l'ensemble des espèces caractérisant la zone littorale. De même, les résultats obtenus indiquent que la période du printemps / été constitue la période de l'année la plus propice à la cartographie des macroalgues. De plus, dans l'optique d'estimer les stocks de macroalgues de notre zone d'étude, afin de réaliser des bilans de production, cette période de l'année est la plus intéressante, le recouvrement en macroalgues y étant maximal. Cependant, à l'exception des mois de décembre et de janvier, périodes pour lesquelles la similitude avec le dendrogramme théorique ont été respectivement inférieure à 50 % et 75 %, les survols cartographiques peuvent être envisagés sur l'ensemble de l'année, ce qui permettrait le suivi de l'évolution saisonnière des communautés et ainsi d'affiner les bilans de production mesurés. Enfin, il serait intéressant de comparer les résultats de classification d'une année à l'autre. En effet, les conditions environnementales expérimentées par les macroalgues s'avèrent susceptibles de varier au travers des variations interannuelles des conditions climatiques à grande échelle (Oscillation Nord-Atlantique), mais également en lien avec les événements climatiques extrêmes. En raison de ces variations interannuelles, une modification annuelle des réponses spectrales peut être attendue, ce qui pourrait modifier les résultats de classification obtenus. Afin de répondre à cette interrogation, une comparaison pourrait s'effectuer au travers de l'acquisition de nouvelles données de réflectance hyperspectrale et d'une comparaison des résultats de classification obtenus à ceux présentés dans ce chapitre.

4.5 Conclusion

Le suivi mensuel de la classification des spectres de réflectance hyperspectral a permis de montrer l'existence de variations dans les résultats de classification obtenus. Les résultats acquis ont notamment montré que les meilleures classifications étaient obtenues pour les données acquises à la basse mer et au cours du printemps et de l'été. Ces résultats sont en partie expliqués par les effets de la dessiccation sur les spectres de réflectance, phénomène qui tend à augmenter la réflectance tout en diminuant la variabilité intraspécifique, entraînant une amélioration de la classification. La variabilité mensuelle des résultats de classification est quant à elle en partie expliquée par les variations du contenu pigmentaire en lien avec les conditions environnementales, et singulièrement la variation des conditions d'éclairement. Ces résultats confortent l'intérêt de cette nouvelle approche pour la réalisation de produits cartographiques, particulièrement pour la réalisation de bilan des stocks de macroalgues. En effet, au vu des résultats obtenus, les survols pourront être effectués une grande partie de l'année, à l'exception des mois de décembre et janvier, mois pour lesquels la similitude entre les dendrogrammes de classification et le dendrogramme théorique a été inférieure à 75 %, permettant l'acquisition de cartographie sur de grande surface.

Discussion générale

Bilan de production

Acquisition des bilans de production

La présente étude a permis d'acquérir des bilans de production journaliers *in situ* sur quatre espèces d'Ochrophyta caractéristiques du littoral rocheux du Pas-de-Calais. Les mesures de production primaire nette ont été rendues possibles par l'utilisation de chambres benthiques à l'émergence et à l'immersion. Pour cette dernière, le déploiement *in situ* a été facilité par l'optimisation et la miniaturisation des chambres benthiques. L'utilisation *in situ* de tels systèmes permet de tenir compte des facteurs environnementaux expérimentés par les individus ainsi que leurs variations naturelles. Plus particulièrement à l'immersion, les mesures réalisées considèrent l'évolution de la hauteur de la colonne d'eau, mais également de la turbidité, qui influent sur la quantité et la qualité de la lumière, facteurs contrôlant les rendements photosynthétiques (DROMGOOLE, 1987; DUNTON & JODWALIS, 1988; FALKOWSKI & LAROCHE, 1991; FALKOWSKI & RAVEN, 2007; KÜBLER & RAVEN, 1996). L'enregistrement en simultané de la production primaire de plusieurs individus, rendu possible par la réalisation de trois systèmes de chambres benthiques, a permis la caractérisation de la variabilité intraspécifique. Enfin, l'utilisation de chambres benthiques présente l'avantage de reproduire les conditions expérimentées *in situ* par renouvellement fréquent du milieu interne. De plus, cette technique permet l'acquisition de la production primaire nette pour un individu complet, facilitant l'intégration de l'hétérogénéité de la réponse photosynthétique du thalle, ainsi que l'interprétation des mesures effectuées.

Cependant, l'utilisation de chambres benthiques présente certaines limitations mineures liées au principe même de la mesure en chambre benthique. Ainsi, l'absorption des ultraviolet (UV) par le dôme de la chambre benthique peut influencer la production des macroalgues (CRUCES *et al.*, 2013 ; FIGUEROA & GOMEZ, 2001 ; HAN *et al.*, 2003) et il n'existe à ce jour aucune alternative de matériaux permettant la transmission des UV. Toutefois, ce paramètre ne serait limitant que lors des mesures à l'émersion, les UV ne pénétrant que très peu dans la colonne d'eau en milieu côtier, caractérisée par une turbidité élevée (HÄDER, 1997). Pour la mesure en chambre benthique à l'immersion, la principale limitation résiderait dans la différence d'hydrodynamisme entre le milieu extérieur et intérieur. Or, il a été démontré que ce facteur pouvait influencer la production des macroalgues (HÄDER & FIGUEROA, 1997). L'utilisation d'une agitation interne continue favorise la diffusion de l'oxygène et des nutriments à la surface du thalle, ce qui permet de diminuer les risques d'une limitation de la production primaire (HURD, 2000). Une alternative à l'utilisation de chambres benthiques rigides a été développée par WHITE *et al.* (2021), qui utilisent des chambres benthiques souples qui reproduisent l'hydrodynamisme naturellement présent. Cependant, ces chambres ne sont pas adaptées à toutes les espèces, comme *P. canaliculata* (thalles trop petits), et l'agitation obtenue pourrait ne pas être assez importante au sein de la chambre benthique pour renouveler la couche limite. L'utilisation de chambres benthiques est par ailleurs limitant quant à la taille des individus, du fait de l'optimisation entre encombrement des systèmes et volume utilisable. De plus, dans la présente étude, le choix a été fait de ne considérer que les individus, et non pas la communauté, en raison de l'absence d'existence de systèmes de chambres benthiques à l'immersion adaptés à la communauté et aux conditions environnementales de notre site d'étude (fort hydrodynamisme, substrat irrégulier). Cependant, de tels systèmes existent à l'émersion (BORDEYNE, 2016 ; MIGNÉ *et al.*, 2015) et permettent de mesurer la production primaire à l'échelle de la communauté. De plus, les communautés à Ochrophyta de la zone d'étude sont caractérisées par une couverture verticale de macroalgues constituée uniquement d'un seul individu, contrairement par exemple à la Bretagne, où les canopées sont caractérisées par un ensemble multicouche (BORDEYNE, 2016). L'une des perspectives majeures dans l'acquisition

des mesures de production à partir de chambres benthiques est le développement d'un système commun de chambres benthiques autonomes permettant l'acquisition en continu de mesures à l'émergence et à l'immersion.

La détermination, à l'immersion et en conditions contrôlées, du quotient photosynthétique (QP) a permis la conversion des mesures d'oxygène, acquises *in situ* à l'immersion, en données de carbone. Ces données ont permis l'obtention de bilans de fixation du carbone à l'émergence et à l'immersion pour l'ensemble des espèces. Cependant, des analyses complémentaires de l'évolution du QP, en lien avec les conditions environnementales, nécessitent d'être conduites. Plus particulièrement, il serait intéressant de mettre en place des expérimentations quant aux effets des variations de nutriments sur le QP, mais également de comprendre l'effet du mécanisme d'accumulation du CO₂ au niveau du plasmalemme de *S. latissima* (MERCADO *et al.*, 2006) sur le QP.

À partir de l'obtention des courbes production-éclairage (P-E), il a été possible de réaliser des bilans de production primaire journaliers à partir de modèles d'estimation basés sur l'utilisation des paramètres photosynthétiques (I_k , I_m et P_m). L'utilisation de tels modèles est indispensable à l'obtention de bilans de production sur plusieurs jours en fonction du rythme mortes-eaux / vives-eaux, voire à l'année en fonction des saisons, le suivi *in situ* n'étant pour l'instant pas réalisable. Cependant, ces modèles de bilans ne tiennent pas compte des conditions météorologiques naturelles qui peuvent être très variables (nuages) (BORDEYNE *et al.*, 2020), ni même de la variation de la qualité de l'eau en lien avec la matière en suspension. Ainsi, BORDEYNE (2016) a montré que la couverture nuageuse pouvait entraîner une diminution d'environ 60 % de la production primaire nette chez deux espèces de Fucales (*Fucus vesiculosus* et *F. serratus*). Des résultats similaires ont également été observés par OUISSE (2010) sur les herbiers à zostères, avec une diminution de la production primaire d'approximativement 50 % en lien avec la couverture nuageuse. Ces résultats traduisent donc du caractère primordial de la couche nuageuse sur le métabolisme des communautés intertidales. Les modèles estimatifs auraient de ce fait tendance à surestimer les bilans de production primaire, en raison de l'utilisation de paramètres environnementaux optimaux. De plus, l'utilisation des paramètres photosynthétiques, déterminés à partir des courbes P-E, ne permettent pas de traduire des variations

d'intensité de la dessiccation liées aux conditions météorologiques (température et vents).

L'acquisition de mesures *in situ* est nécessaire afin de déterminer les différentes conditions environnementales qui ne permettraient pas aux macroalgues la réalisation de bilans de production autotrophes, avec par exemple les températures élevées (GERARD, 1997), ou une turbidité excessive (AUMACK *et al.*, 2007). L'obtention de données *in situ* reste néanmoins nécessaire pour la réalisation de modèles d'estimation, afin de compléter et d'affiner les résultats obtenus au travers de l'utilisation de ces modèles.

Production primaire des macroalgues des côtes du Pas-de-Calais

Les résultats de production obtenus pour les différentes espèces de macroalgues étudiées peuvent être comparés à ceux obtenus pour divers écosystèmes, et notamment aux écosystèmes caractéristiques des «puits de carbone bleu». Ainsi SERRANO *et al.* (2019) ont montré que les forêts de mangrove australienne étaient responsables du stockage de $1,26 \pm 0,90 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ soit environ $0,345 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Des résultats similaires, variables selon l'âge des mangroves, ont été obtenus par CARNELL *et al.* (2022). Ainsi les mangroves les plus âgées étaient capables de stocker entre $2,7$ et $2,4 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ soit entre $0,74$ et $0,658 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, tandis que les plus jeunes présentaient un stockage de carbone d'approximativement $1,5 \pm 0,2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, ce qui équivaut à environ $0,411 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Concernant les phanérogames marines, l'étude menée par STANKOVIC *et al.* (2021) sur les écosystèmes d'herbiers marins d'Asie du sud-est a montré un stockage de carbone situé entre 160 et $186 \text{ g C m}^{-1} \text{ an}^{-2}$, soit approximativement $0,438$ à $0,51 \text{ g C m}^{-1} \text{ j}^{-2}$ (DUARTE *et al.*, 2013b), ces écosystèmes étant parmi les écosystèmes à herbiers les plus productifs au monde. Concernant les habitats terrestres, la même comparaison peut être réalisée, avec des valeurs de production du même ordre de grandeur que celles obtenues pour les macroalgues. Ainsi, le stockage annuel de carbone au travers des diverses forêts de Chine varie de 200 à $1\,560 \text{ g C m}^{-1} \text{ an}^{-2}$ soit environ de $0,5479$ – $4,24 \text{ g C m}^{-1} \text{ j}^{-2}$ (CHEN *et al.*, 2012; LIU *et al.*, 2020; NI, 2001; TAO *et al.*, 2013; WENQUAN ZHU, 2004; ZHAO *et al.*, 2022). ZAMORA *et al.* (2020) ont montré que les

forêts des zones humides étaient responsables du stockage d'approximativement $318,2 \text{ g C m}^{-1} \text{ an}^{-2}$ soit approximativement $0,871 \text{ g C m}^{-1} \text{ j}^{-2}$.

Le rôle des communautés à macroalgues dans le stockage à long terme du carbone reste à étudier. En effet, il semblerait que seule une faible part de la production primaire globale réalisée par les macroalgues soit stockée de manière pérenne, c'est-à-dire sans dégradation *a posteriori*, au travers par exemple des phénomènes d'enfouissement (DUARTE & CEBRIÁN, 1996). En effet, ce phénomène a été bien étudié pour les écosystèmes marins considérés comme étant des puits de carbone, avec notamment des estimations sur les pré-salés qui seraient responsables du stockage à long terme de $218 \pm 24 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (CHMURA *et al.*, 2003; DUARTE *et al.*, 2005; MCLEOD *et al.*, 2011), les mangroves dont le stockage à long terme du carbone s'élèverait à $226 \pm 39 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (BIRD *et al.*, 2004; CHMURA *et al.*, 2003; LOVELOCK *et al.*, 2010; MCLEOD *et al.*, 2011; SANDERS *et al.*, 2010) et les herbiers à phanérogames marines avec un stockage à long terme de $138 \pm 38 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (DUARTE *et al.*, 2005; DUARTE *et al.*, 2010; KENNEDY *et al.*, 2010; MCLEOD *et al.*, 2011). En comparaison, les forêts tempérées, considérées comme les puits de carbone terrestre les plus actifs, présentent un stockage de carbone à long terme de $5,1 \pm 1,0 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (SCHLESINGER, 1991; ZEHETNER, 2010). À ce jour, il n'existe qu'une dizaine d'études portant sur le stockage à long terme du carbone par les communautés à macroalgues, notamment du fait qu'elles colonisent généralement des substrats durs empêchant toutes séquestrations *in situ* à long terme par enfouissement. Ainsi, seul 0,4 % de la production primaire des macroalgues serait stocké par enfouissement, pour les communautés vivant sur du substrat meuble (DUARTE & CEBRIÁN, 1996).

La comparaison des résultats de production primaire acquis sur les différentes espèces étudiées, a montré que les espèces situées dans les bas niveaux de l'éstran présentaient des bilans nets de production primaire plus élevés que ceux acquis pour les espèces de hauts niveaux. Cette différence dans les bilans de production se manifeste généralement sur la taille et la durée de vie des individus, avec, chez les macroalgues de bas niveaux, une vitesse de croissance et une durée de vie plus importantes (BIRKETT *et al.*, 1998; SCHONBECK & NORTON, 1980; WILLIAMS & DETHIER, 2005). Ces différences sont notamment liées aux stress associés à la période d'émersion qui varie en fonction de la position bathymétrique des

espèces considérées.

Effets des stress de la zone intertidale

Pour les macroalgues, la période d'émersion constitue une phase critique, et particulièrement au cours du printemps et de l'été, époque de l'année où la durée du jour est la plus longue (DAVISON & PEARSON, 1996; WILLIAMS & DETHIER, 2005). L'émersion s'accompagne fréquemment d'une augmentation des stress avec une limitation de l'apport en nutriment, d'importantes variations de la température et de la luminosité, mais également l'apparition de phénomènes de dessiccation pouvant entraîner l'apparition de choc osmotique. Ces stress environnementaux peuvent potentiellement affecter la production des macroalgues, spécialement lorsque ces stress dépassent les limites de tolérance des organismes (DETHIER & WILLIAMS, 2009). Au cours de cette étude, l'impact de la lumière sur la production des différentes espèces a été observée à l'émersion au cours du printemps et de l'été, périodes pour lesquelles les éclairagements sont les plus élevés, au travers de l'apparition de photoinhibition du photosystème II (PSII). Ce phénomène a été accompagné d'une réduction importante de la production qui, au cours de l'été, est restée faible même après une période d'immersion. Il semblerait donc que la phase d'immersion journalière ne soit pas suffisante à la récupération. Cependant, les mesures de l'état physiologique des individus avant les expériences ont montré que ces organismes pouvaient récupérer au cours de la période nocturne, ces mesures indiquant un bon état physiologique (valeur de fluorescence supérieure à 0,7). L'évolution saisonnière des éclairagements s'est également traduite par une augmentation de la concentration en pigments du cycle des xanthophylles, et ce, plus particulièrement chez les espèces de hauts niveaux, traduisant l'adaptation de ces espèces aux forts éclairagements. Ces pigments interviennent dans les mécanismes de défenses des organismes autotrophes face aux forts éclairagements (LARKUM *et al.*, 2003) en permettant la dissipation de l'excès d'énergie lumineuse sous forme de chaleur (DEMMIG-ADAMS & ADAMS, 1996). Les variations saisonnières de la concentration en pigments du cycle des xanthophylles, avec notamment des concentrations plus importantes au cours du printemps et de l'été, permet aux différentes espèces de maintenir une bonne

capacité de photoprotection. Ces mécanismes semblent protéger efficacement les organismes face aux forts éclaircissements, au travers de leur récupération totale d'une journée à l'autre, voire à l'issue d'une période d'immersion prolongée. Cependant, il serait intéressant de mesurer la mise en place de la dé-époxydation de la violaxanthine en anthéroxanthine et zéaxanthine traduisant la mise en place du cycle des xanthophylles, comme l'on fait DELEBECQ *et al.* (2016) sur des gamétophytes de *Laminaria digitata*.

Les résultats acquis au cours de cette étude paraissent indiquer que la température, et plus particulièrement les phénomènes de dessiccation associés à l'augmentation de ces températures, auraient un effet négatif sur l'activité photosynthétique. Par exemple, au cours du mois de juillet, les individus de *F. spiralis* expérimentent, pour une intensité lumineuse donnée, de la photoinhibition au cours de la période d'émersion, tandis qu'au cours de l'immersion, cette même intensité lumineuse ne se traduit pas par l'apparition de photoinhibition. Toutefois, au cours de ce travail, l'étude de l'effet de la température sur la production a été relativement limitée. Il serait néanmoins intéressant d'étudier plus précisément l'effet de la dessiccation et de la température sur l'activité photosynthétique de ces différentes espèces (FLORETO *et al.*, 1993; GAO *et al.*, 2015; GUO *et al.*, 2015; KIM *et al.*, 2007), notamment au travers des mécanismes de réponse faisant intervenir la protéine de choc thermique (HSP). Ainsi, il a été montré une diminution des performances chez *S. latissima* lors d'exposition successives à des vagues de chaleur (NEPPER-DAVIDSEN *et al.*, 2019). Or, dans un contexte de changement global, les événements dits extrêmes, dont les vagues de chaleurs font partie, tendent à augmenter en fréquence, ce qui pourrait potentiellement affecter les communautés de macroalgues. Ainsi, depuis une dizaine d'années, un déplacement global de l'aire de répartition géographique de 19 km an^{-1} (SORTE *et al.*, 2010) de certaines espèces marines s'observe, en lien avec les pressions dues au changement global, excédant les déplacements observés pour les espèces terrestres ($0,6 \text{ km an}^{-1}$ (PARMESAN & YOHE, 2003)). Ces déplacements s'accompagnent généralement de changements drastiques dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes, mais également d'une érosion importante de la biodiversité (DAVIS & SHAW, 2001; HUGHES, 2000; PARMESAN, 2006; PARMESAN & YOHE, 2003; ROOT *et al.*, 2003; ROSENZWEIG *et al.*, 2008). L'ensemble de ces

phénomènes rend crucial le suivi des différentes communautés biologiques, afin d'appréhender et d'améliorer la compréhension des effets liés aux changements globaux. Parmi les facteurs responsables de ces changements, l'augmentation des températures, majoritairement liée aux activités anthropiques, est considérée comme un facteur majeur (BERNSTEIN *et al.*, 2008). En effet, depuis les années 80, une augmentation de 0,2–0,3 °C de la température moyenne de l'eau des mers du sud de l'Europe a été observée, tandis que la mer de Norvège et la mer du Nord ont subi une augmentation moyenne de 0,3–0,7 °C (LIMA & WETHEY, 2012). Plusieurs études ont démontré que ces changements impactaient les communautés marines et notamment au travers du rôle qu'elles jouaient au sein des différents écosystèmes (CHEMINÉE *et al.*, 2013; LIQUETE *et al.*, 2016). Dans le cas des espèces marines, les réponses à ces changements globaux sont rapides et fortes, et ce, particulièrement chez les espèces intertidales qui vivent souvent en limite de leur fenêtre de tolérance thermique (SOMERO, 2010).

Mise en place d'outils de cartographie des communautés à macroalgues

Si la classification des macroalgues en tant qu'écosystème à «puits de carbone bleu» reste à étudier, il n'en reste pas moins nécessaire d'en connaître l'évolution des stocks pour établir des bilans de production, ainsi que des aires de répartition, pour en observer l'évolution en lien avec le changement global. Cette connaissance passe nécessairement par la cartographie et le suivi des différentes communautés existantes, au travers du développement de nouvelles techniques de cartographie, et plus particulièrement des techniques de télédétection hyperspectrale.

Au cours de ces travaux, la faisabilité de l'utilisation de la technologie hyperspectrale pour la cartographie à grande échelle des communautés de macroalgues a été testée en laboratoire et *in situ*. Les résultats obtenus ont montré la possibilité de discriminer les différentes espèces de macroalgues *a minima* jusqu'au niveau du phylum, niveau déjà atteint auparavant au travers de l'utilisation de la technologie multispectrale (KUTSER *et al.*, 2006b; ROSSITER *et al.*, 2020; TAIT *et al.*,

2019). Cependant, les résultats acquis ont également permis de discriminer les différentes espèces de macroalgues au travers de la constitution d'une librairie spectrale, ce qui, à ma connaissance, n'avait encore jamais été réalisé. En effet, de nombreuses études se sont intéressées à la discrimination des espèces de macroalgues au travers de la télédétection hyperspectrale, mais aucune n'a traité de la discrimination inter-spécifique. Ainsi, l'imagerie hyperspectrale a permis de différencier les macroalgues des autres types de végétaux (CASAL *et al.*, 2013; CASAL *et al.*, 2012; HOCHBERG & ATKINSON, 2000; HOCHBERG & ATKINSON, 2003; KARPOUZLI *et al.*, 2004; KUTSER *et al.*, 2006a) ou de cartographier de larges étendues d'algue monospécifique (NIJLAND, 2019; UHL *et al.*, 2016; YU *et al.*, 2017). Une première étude en laboratoire, menée par CHAO RODRÍGUEZ *et al.* (2017), a permis de montrer le potentiel de discrimination de la technologie hyperspectrale pour la séparation des espèces en fonction de leur phylum d'appartenance. Plus récemment, OLMEDO-MASAT *et al.* (2020) ont été capables de différencier les espèces de macroalgues au travers de l'utilisation d'une librairie de spectres hyperspectraux en s'affranchissant de la variabilité intraspécifique. Or, la spécificité du présent travail réside dans la prise en compte de cette variabilité lors de la discrimination des espèces.

Au cours de ce travail de thèse, la réalisation de survols cartographiques en drone équipé d'une caméra hyperspectral n'a pas été possible. Cependant, la mise en application de cette méthodologie sur des images acquises par vecteur drone doit permettre de valider les résultats obtenus jusqu'alors. Cependant, il existe également d'autres limites à la cartographie de grandes surfaces au travers de campagnes de survol, et notamment les phénomènes de mélanges, impliquant une superposition de spectres de réflectance appartenant à plusieurs entités distinctes. Ce phénomène a été en partie étudié par UHL *et al.* (2013), et ils ont conclu que l'utilisation d'algorithmes de démixage linéaire permettait de différencier les individus, mais uniquement dans le cas d'espèces éloignées phylogénétiquement. Il sera donc nécessaire d'utiliser des modèles de démixage permettant d'extraire les différentes composantes d'un spectre en mélange. Ce type de pré-traitement a déjà été utilisé sur les macroalgues, fournissant des résultats *a minima* pour la discrimination des grands groupes d'algues (MEHRUBEOGLU *et al.*, 2013a; MEHRUBEOGLU *et al.*, 2013b; PAN *et al.*, 2017; UHL

et al., 2013; VÉLEZ-REYES *et al.*, 2007). Toutefois, l'utilisation de drone permet l'acquisition d'images avec une taille de pixel de l'ordre du cm, ce qui aura pour conséquence de limiter les effets de mélange aux zones de transition entre les différentes communautés. De plus, l'utilisation en parallèle des informations bathymétriques devra permettre l'identification fine des espèces en lien avec leur caractéristique bathymétrique. Des relevés cartographiques, réalisés en 2017, ont permis de délimiter les principales ceintures d'algues présentes le long du littoral du Pas-de-Calais. Ces relevés permettront, à terme, de suivre l'évolution des communautés de macroalgues entre 2017 et 2022.

Conclusion générale et perspectives

L'ensemble des résultats acquis au cours de cette thèse a permis d'établir des bilans de production des principales espèces d'Ochrophyta caractérisant la zone intertidale et d'observer les effets de l'exposition à l'environnement aérien, qui constitue la période la plus stressante. Les expérimentations effectuées au cours de cette thèse ont permis de montrer que malgré le caractère stressant de la phase d'émersion, cette dernière participe à l'obtention de bilans de production autotrophe pour les espèces, notamment au cours de la période hivernale, durant laquelle les éclaircissements sont relativement faibles. Les bilans de production acquis au cours de cette thèse ont permis de confirmer que les macroalgues pouvaient être considérées comme faisant partie des producteurs primaires les plus productifs à l'échelle planétaire. Cependant, la caractérisation de ces écosystèmes en tant que « puits de carbone » reste encore dépendante de l'étude des capacités de stockage du carbone de façon pérenne, particulièrement au travers de l'export de la production vers l'océan profond. En effet, il semblerait que cette production primaire bénéficie plutôt aux organismes vivants au sein des communautés de macroalgues et à ceux présents dans les environnements proches (export). De plus, la complexité des interactions entre l'océan et l'atmosphère en matière d'échange de CO₂ et le renouvellement rapide de la biomasse des algues impliquent une quantification très difficile de la séquestration du carbone par ces organismes (HURD *et al.*, 2022). L'exploration en détail des capacités des macroalgues à stocker le C passe nécessairement par la collaboration d'équipes multidisciplinaires de biogéochimistes, de physiologistes et d'écologistes des algues, d'océanographes chimiques et physiques, de modélisateurs et d'experts en interactions atmosphère-océan et en dynamique océanique.

L'utilisation de chambres benthiques *in situ* a permis de mesurer la produc-

tion primaire des quatre espèces principales de la zone intertidale du Pas-de-Calais. Les résultats obtenus ont mis en évidence la diversité de réponses des espèces étudiées en fonction de leur position bathymétrique sur l'estran. Ces différences de réponses, tant au niveau de la production primaire que de la composition pigmentaire, traduisent les différences de conditions environnementales expérimentées par les organismes. Ainsi, les espèces peuplant les hauts niveaux de l'estran (*P. canaliculata* et *F. spiralis*) ont développé des adaptations aux forts éclaircissements et aux longues émerSIONS. Ces adaptations se traduisent par une concentration en pigments photoprotecteurs plus importante et par une production primaire plus faible, notamment au cours des phases d'immersion. *A contrario*, les espèces inféodées aux bas niveaux (*F. serratus* et *S. latissima*) ont quant à elles développées des mécanismes de capture de l'énergie plus efficace et une production plus importante. Cette production plus importante peut notamment être reliée à la faible exposition aux stress environnementaux expérimentés au cours de la phase d'émerSION. Cependant, il serait nécessaire d'étudier plus finement la mise en place des mécanismes de photoprotection, au travers notamment de l'étude de la mise en place du cycle des xanthophylles avec la réalisation de prélèvements au début et à la fin des expérimentations. De même, il serait intéressant d'étudier les autres mécanismes de réponse aux stress de la zone intertidale, avec, par exemple, l'étude des antioxydants.

La mesure de la réponse photosynthétique constitue un bon indicateur de l'impact des stress sur les organismes photosynthétiques. Toutefois, il serait intéressant de coupler ces mesures avec différentes mesures, telles que l'étude de la fluorescence, qui s'attache à comprendre les effets des stress sur l'efficacité du PSII et le taux de transfert d'électrons à travers le PSII sur une petite partie du thalle. De telles mesures ont été initiées au cours de ma thèse, avec l'utilisation d'un monitoring-PAM qui permet la mesure en continu et de manière autonome sur les organismes photosynthétiques, à la fois à l'immersion et à l'émerSION. Néanmoins, les mesures préliminaires n'ont pas permis d'acquérir des données exploitables sur les communautés de macroalgues. À terme, l'utilisation de tels systèmes permettrait une compréhension fine des mécanismes photosynthétiques mis en place dans les conditions stressantes et plus particulièrement lors du passage de l'environnement aquatique à l'environnement aérien.

Cette étude a également montré l'efficacité de la télédétection hyperspectrale pour la discrimination des macroalgues au travers de l'analyse de leur signature hyperspectrale. Néanmoins, malgré les résultats prometteurs obtenus en laboratoire et *in situ* sur des spectres purs, il est encore nécessaire de tester cette nouvelle approche sur des images acquises *in situ* et de confronter les résultats acquis aux vérités terrains. À terme, le couplage entre l'estimation et le suivi des stocks de macroalgues et la modélisation des bilans de production primaire doit permettre la réalisation de bilans de production sur une zone donnée. Ces cartes permettront de quantifier les «pertes» potentielles de production primaire et, par extension, sur les capacités de stockage du carbone des communautés de macroalgues sur de grandes échelles géographiques.

Bibliographie

- ABDULLAH, M. I., & FREDRIKSEN, S. (2004). Production, respiration and exudation of dissolved organic matter by the kelp *Laminaria hyperborea* along the west coast of Norway. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 84(5), 887-894. <https://doi.org/10.1017/S002531540401015Xh>
- ALPERT, P. (2000). The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants. *Plant Ecology*, 151, 5-17. <https://doi.org/10.1023/A:1026513800380>
- ANDERSON, J. M., & ANDERSSON, B. (1988). The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion. *TIBS*, 13(9), 351-355. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(88\)90106-5](https://doi.org/10.1016/0968-0004(88)90106-5)
- ANDERSON, K., & GASTON, K. J. (2013). Lightweight unmanned aerial vehicles will revolutionize spatial ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 11(3), 138-146. <https://doi.org/10.1890/120150>
- ANDERSON, R., RAND, A., SHARE, A., & BOLTON, J. (2007). Mapping and quantifying the South African kelp resource. *Afr. J. Mar. Sci.*, 29(3), 369-378. <https://doi.org/10.2989/AJMS.2007.29.3.5.335>
- ANTIA, N. J., McALLISTER, C. D., PARSONS, T. R., STEPHENS, K., & STRICKLAND, J. D. H. (1963). Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8(2), 166-183. <https://doi.org/10.4319/lo.1963.8.2.0166>
- ARSALANE, W., ROUSSEAU, B., & DUVAL, J.-C. (1994). Influence of the pool size of the xanthophyll cycle on the effects of the light stress in a diatom : competition between photoprotection and photoinhibition. *Photochem. Photobiol.*, 60(3), 237-243. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1994.tb05097.x>
- ATTARD, K. M., RODIL, I. F., BERG, P., NORKKO, J., NORKKO, A., & GLUD, R. N. (2019). Seasonal metabolism and carbon export potential of a key coastal habitat : The perennial canopy-forming macroalga *Fucus vesiculosus*. *Limnol. Oceanogr.*, 64(1), 149-164. <https://doi.org/10.1002/lno.11026>
- AUGIER, J., DAVY DE VIRVILLE, A., & RUBAT DU MÉRAC, M.-L. (1960). Observations écologiques sur la flore marine des îles de Ré et d'Oléron. *Bulletin de la SBF*, 107, 128-130. <https://doi.org/10.1080/00378941.1960.10837982>

- AUMACK, C. F., DUNTON, K. H., BURD, A. B., FUNK, D. W., & MAFFIONE, R. A. (2007). Linking light attenuation and suspended sediment loading to benthic productivity within an Arctic kelp-bed community. *J. Phycol.*, 43(5), 853-863. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00383.x>
- AXELSSON, L. (1988). Changes in pH as a measure of photosynthesis by marine macroalgae. *Mar. Biol.*, 97(2), 287-294. <https://doi.org/10.1007/BF00391314>
- BAJJOUK, T., GUILLAUMONT, B., & POPULUS, J. (1996). Application of airborne imaging spectrometry system data to intertidal seaweed classification and mapping. *Hydrobiologia*, 326, 463-471. <https://doi.org/10.1007/BF00047847>
- BARIOU, R. (1978). *Manuel de teledetection : photographies aeriennes, images radar, thermographies, satellites*. Sodipe
OCLC : 919740524.
- BARTSCH, I., WIENCKE, C., BISCHOF, K., BUCHHOLZ, C. M., BUCK, B. H., EGGERT, A., FEUERPFEIL, P., HANELT, D., JACOBSEN, S., KAREZ, R., KARSTEN, U., MOLIS, M., ROLEDA, M. Y., SCHUBERT, H., SCHUMANN, R., VALENTIN, K., WEINBERGER, F., & WIESE, J. (2008). The genus *Laminaria sensu lato* : recent insights and developments. *Eur. J. Phycol.*, 43(1), 1-86. <https://doi.org/10.1080/09670260701711376>
- BEHRENFELD, M. J., RANDERSON, J. T., McCLAIN, C. R., FELDMAN, G. C., LOS, S. O., TUCKER, C. J., FALKOWSKI, P. G., FIELD, C. B., FROUIN, R., ESAIAS, W. E., KOLBER, D. D., & POLLACK, N. H. (2001). Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 291(5513), 2594-2597. <https://doi.org/10.1126/science.1055071>
- BERNSTEIN, L., BOSCH, P., CANZIANI, O., CHEN, Z., CHRIST, R., & RIAHI, K. (2008). *IPCC, 2007 : climate change 2007 : synthesis report* (rapp. tech.).
- BERTNESS, M. D., LEONARD, G. H., LEVINE, J. M., SCHMIDT, P. R., & INGRAHAM, A. O. (1999). Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology*, 80(8), 2711-2726. <https://doi.org/10.2307/177252>
- BIEBL, R. (1962). Seaweeds. In *Physiology and Biochemistry of algae* (p. 799-815). Academic Press.
- BIRD, M. I., FIFIELD, L. K., CHUA, S., & GOH, B. (2004). Calculating sediment compaction for radiocarbon dating of intertidal sediments. *Radiocarbon*, 46(1), 421-435. <https://doi.org/10.1017/S0033822200039734>
- BIRKETT, D. A., MAGGS, C. A., DRING, M. J., & BOADEN, P. J. S. (1998). *Infralittoral reef biotopes with kelp species* (Marine SACs Project Scottish Association of Marine Science, T. 7).
- BORDEYNE, F., MIGNÉ, A., PLUS, M., & DAVOULT, D. (2020). Modelling the annual primary production of an intertidal brown algal community based on *in*

- situ* measurements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 656, 95-107. <https://doi.org/10.3354/meps13450>
- BORDEYNE, F. (2016). *Production primaire et fonctionnement de communautés intertidales à canopée de Fucus* (thèse de doct.). Université Pierre et Marie Curie. Paris.
- BORDEYNE, F., MIGNÉ, A., & DAVOULT, D. (2015). Metabolic activity of intertidal *Fucus* spp. communities : evidence for high aerial carbon fluxes displaying seasonal variability. *Mar. Biol.*, 162(10), 2119-2129. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2741-6>
- BORG, Å., PIHL, L., & WENNHAGE, H. (1997). Habitat choice by juvenile cod (*Gadus morhua* L.) on sandy soit bottoms with different vegetation types. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 51, 197-212. <https://doi.org/10.1007/BF02908708>
- BOUILLON, S., BORGES, A. V., CASTAÑEDA-MOYA, E., DIELE, K., DITTMAR, T., DUKE, N. C., KRISTENSEN, E., LEE, S. Y., MARCHAND, C., MIDDELBURG, J. J., RIVERA-MONROY, V. H., SMITH, T. J., & TWILLEY, R. R. (2008). Mangrove production and carbon sinks : A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem. Cycles*, 22(2), 1-12. <https://doi.org/10.1029/2007GB003052>
- BURRITT, D., LARKINDALE, J., & HURD, C. (2002). Antioxidant metabolism in the intertidal red seaweed *Stictosiphonia arbuscula* following desiccation. *Planta*, 215(5), 829-838. <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0805-6>
- BUSCHMANN, A. (1990). Intertidal macroalgae as refuge and food for amphipoda in central Chile. *Aquat. Bot.*, 36(3), 237-245. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90037-L](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90037-L)
- CANADELL, J. G., LE QUÉRÉ, C., RAUPACH, M. R., FIELD, C. R., BUITENHUIS, E. T., CIAIS, P., CONWAY, T. J., GILLETT, N. P., HOUGHTON, R. A., & MARLAND, G. (2007). Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104(47), 18866-18870. <https://doi.org/10.1073/pnas.0702737104>
- CARNELL, P. E., PALACIOS, M. M., WARYSZAK, P., TREVATHAN-TACKETT, S. M., MASQUÉ, P., & MACREADIE, P. I. (2022). Blue carbon drawdown by restored mangrove forests improves with age. *J. Environ. Manage.*, 306, 114301. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.114301>
- CARVALHO, M. C. (2014). Net seaweed photosynthesis measured from changes in natural stable carbon isotope ratios in incubation water. *Phycologia*, 53(5), 488-492. <https://doi.org/10.2216/14-052.1>
- CASAL, G., KUTSER, T., DOMÍNGUEZ-GÓMEZ, J., SÁNCHEZ-CARNERO, N., & FREIRE, J. (2013). Assessment of the hyperspectral sensor CASI-2 for macroalgal discrimination on the Ría de Vigo coast (NW Spain) using field spec-

- troscopy and modelled spectral libraries. *Cont. Shelf. Res.*, 55, 129-140. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.01.010>
- CASAL, G., SÁNCHEZ-CARNERO, N., DOMÍNGUEZ-GÓMEZ, J. A., KUTSER, T., & FREIRE, J. (2012). Assessment of AHS (Airborne Hyperspectral Scanner) sensor to map macroalgal communities on the Ría de vigo and Ría de Aldán coast (NW Spain). *Mar. Biol.*, 159(9), 1997-2013. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1987-5>
- CHAO RODRÍGUEZ, Y., DOMÍNGUEZ GÓMEZ, J., SÁNCHEZ-CARNERO, N., & RODRÍGUEZ-PÉREZ, D. (2017). A comparison of spectral macroalgae taxa separability methods using an extensive spectral library. *Algal Res.*, 26, 463-473. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.04.021>
- CHAPPUIS, E., TERRADAS, M., CEFALÌ, M. E., MARIANI, S., & BALLESTEROS, E. (2014). Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 147, 113-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.05.031>
- CHEMINÉE, A., SALA, E., PASTOR, J., BODILIS, P., THIRIET, P., MANGIALAJO, L., COTTALORDA, J.-M., & FRANCOUR, P. (2013). Nursery value of *Cystoseira* forests for Mediterranean rocky reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 442, 70-79. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.02.003>
- CHEN, Z., SHAO, Q., LIU, J., & WANG, J. (2012). Analysis of net primary productivity of terrestrial vegetation on the Qinghai-Tibet Plateau, based on MODIS remote sensing data. *Sci. China Earth Sci.*, 55(8), 1306-1312. <https://doi.org/10.1007/s11430-012-4389-0>
- CHESHIRE, A. C., WESTPHALEN, G., WENDEN, A., SCRIVEN, L. J., & ROWLAND, B. C. (1996). Photosynthesis and respiration of phaeophycean-dominated macroalgal communities in summer and winter. *Aquat. Bot.*, 55(3), 159-170. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(96\)01071-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(96)01071-6)
- CHMURA, G. L., ANISFELD, S. C., CAHOON, D. R., & LYNCH, J. C. (2003). Global carbon sequestration in tidal, saline wetland soils. *Global Biogeochem. Cycles*, 17(4), 1111-1123. <https://doi.org/10.1029/2002GB001917>
- CHRISTIE, H., ANDERSEN, G. S., BEKKBY, T., FAGERLI, C. W., GITMARK, J. K., GUNDERSEN, H., & RINDE, E. (2019). Shifts between sugar kelp and turf algae in Norway : Regime shifts or fluctuations between different opportunistic seaweed species? *Front. Mar. Sci.*, 6, 72. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00072>
- COLLEN, J., & DAVISON, I. R. (1999). Reactive oxygen production and damage in intertidal *Fucus* spp. (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, 35(1), 54-61. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3510054.x>
- COLLÉN, J., & DAVISON, I. R. (1999). Stress tolerance and reactive oxygen metabolism in the intertidal red seaweeds *Mastocarpus stellatus* and *Chondrus crispus*.

- pus. Plant Cell Environ.*, 22(9), 1143-1151. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00477.x>
- CONNELL, S., FOSTER, M., & AIROLDI, L. (2014). What are algal turfs? Towards a better description of turfs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 495, 299-307. <https://doi.org/10.3354/meps10513>
- CONTRERAS PORCIA, L., LOPEZ CRISTOFFANINI, C., LOVAZZANO, C., FLORES MOLINA, M. R., THOMAS, D., NUNEZ, A., FIERRO, C., GUAJARDO, E., CORREA, J. A., KUBE, M., & REINHARDT, R. (2013). Differential gene expression in *Pyropia columbina* (Bangiales, Rhodophyta) under natural hydration and desiccation conditions. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 41(5), 933-958. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue5-fulltext-13>
- CONTRERAS-PORCIA, L., THOMAS, D., FLORES, V., & CORREA, J. A. (2011). Tolerance to oxidative stress induced by desiccation in *Porphyra columbina* (Bangiales, Rhodophyta). *J. Exp. Bot.*, 62(6), 1815-1829. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq364>
- COPIN-MONTÉGUT, G. (1996). Chimie des carbonates. In *Chimie de l'eau de mer*. Institut océanographique.
- COTT, G. M., BECA-CARRETERO, P., & STENGEL, D. B. (2021). Blue carbon and marine carbon sequestration in Irish waters and coastal habitats. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.23292.05760>
- COUTINHO, R., & ZINGMARK, R. (1987). Diurnal photosynthetic responses to light by macroalgae. *J. Phycol.*, 23(supp. 2), 336-343. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1987.tb04142.x>
- COYER, J. A., HOARAU, G., OUDOT-LE SECQ, M.-P., STAM, W. T., & OLSEN, J. L. (2006). A mtDNA-based phylogeny of the brown algal genus *Fucus* (Heterokontophyta; Phaeophyta). *Mol. Phylogenetics Evol.*, 39(1), 209-222. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.01.019>
- CREED, J. C., KAIN (JONES), J. M., & NORTON, T. A. (1998). An experimental evaluation of density and plant size in two large brown seaweeds. *J. Phycol.*, 34(1), 39-52. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340039.x>
- CRUCES, E., HUOVINEN, P., & GÓMEZ, I. (2013). Interactive effects of UV radiation and enhanced temperature on photosynthesis, phlorotannin induction and antioxidant activities of two sub-Antarctic brown algae. *Mar. Biol.*, 160(1), 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2049-8>
- CRUCES, E., RAUTENBERGER, R., CUBILLOS, V. M., RAMÍREZ-KUSHEL, E., ROJAS-LILLO, Y., LARA, C., MONTORY, J. A., & GÓMEZ, I. (2019). Interaction of photoprotective and acclimation mechanisms in *Ulva rigida* (Chlorophyta) in response to diurnal changes in solar radiation in southern Chile. *J. Phycol.*, 55(5), 1011-1027. <https://doi.org/10.1111/jpy.12894>

- DARGAVILLE, R. J., HEIMANN, M., MCGUIRE, A. D., PRENTICE, I. C., KICKLIGHTER, D. W., JOOS, F., CLEIN, J. S., ESSER, G., FOLEY, J., KAPLAN, J., MEIER, R. A., MELILLO, J. M., MOORE, B., RAMANKUTTY, N., REICHENAU, T., SCHLOSS, A., SITCH, S., TIAN, H., WILLIAMS, L. J., & WITTENBERG, U. (2002). Evaluation of terrestrial carbon cycle models with atmospheric CO₂ measurements : Results from transient simulations considering increasing CO₂, climate, and land-use effects : Evaluating terrestrial carbon models with CO₂ measurements. *Global Biogeochem. Cycles*, 16(4), 31-39. <https://doi.org/10.1029/2001GB001426>
- DAVIS, M. B., & SHAW, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673-679. <https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673>
- DAVISON, I. R., GREENE, R. M., & PODOLAK, E. J. (1991). Temperature acclimation of respiration and photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.*, 110(3), 449-454. <https://doi.org/10.1007/BF01344363>
- DAVISON, I. R., & PEARSON, G. A. (1996). Stress tolerance in intertidal seaweeds. *J. Phycol.*, 32(2), 197-211. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00197.x>
- DE LA HOZ, C. F., RAMOS, E., PUENTE, A., & JUANES, J. A. (2019). Climate change induced range shifts in seaweeds distributions in Europe. *Mar. Environ. Res.*, 148, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.04.012>
- DEKKER, A. G., MALTHUS, T. J., WIJNEN, M. M., & SEYHAN, E. (1992). Remote sensing as a tool for assessing water quality in Loosdrecht lakes. *Hydrobiologia*, 233(1), 137-159. <https://doi.org/10.1007/BF00016102>
- DELEBECQ, G. (2011). *Impact des facteurs hydroclimatiques sur la production primaire des macroalgues* (thèse de doct.). Université de Lille. Lille.
- DELEBECQ, G., DAVOULT, D., JANQUIN, M.-A., OPPLIGER, L. V., MENU, D., DAUVIN, J.-C., & GEVAERT, F. (2016). Photosynthetic response to light and temperature in *Laminaria digitata* gametophytes from two French populations. *Eur. J. Phycol.*, 51(1), 71-82. <https://doi.org/10.1080/09670262.2015.1104556>
- DELEBECQ, G., DAVOULT, D., MENU, D., JANQUIN, M.-A., MIGNÉ, A., DAUVIN, J.-C., & GEVAERT, F. (2011). *In situ* photosynthetic performance of *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) during spring tides in Northern Brittany. *Cah. Biol. Mar.*, 52(4), 405-414.
- DEMMIG-ADAMS, B., & ADAMS, W. W., III. (1996). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.*, 1(1), 21-26. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)80019-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)80019-7)
- DEREGIBUS, D., QUARTINO, M. L., CAMPANA, G. L., MOMO, F. R., WIENCKE, C., & ZACHER, K. (2016). Photosynthetic light requirements and vertical distribution of macroalgae in newly ice-free areas in Potter Cove, South

- Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol.*, 39(1), 153-166. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1679-y>
- DETHIER, M. N., & WILLIAMS, S. L. (2009). Seasonal stresses shift optimal intertidal algal habitats. *Mar. Biol.*, 156(4), 555-567. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1107-8>
- DORGELO, J. (1976). Intertidal fucoid zonation and desiccation. *Hydrobiol. J.*, 10(2), 115-122. <https://doi.org/10.1007/BF02282219>
- DOUAY, F., VERPOORTER, C., DUONG, G., SPILMONT, N., & GEVAERT, F. (2022). New Hyperspectral Procedure to Discriminate Intertidal Macroalgae. *Remote Sens.*, 14(2), 346. <https://doi.org/10.3390/rs14020346>
- DRING, M., & LÜNING, K. (1994). Influence of spring-neap tidal cycles on the light available for photosynthesis by benthic marine plants. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 104, 131-137. <https://doi.org/10.3354/meps104131>
- DROMGOOLE, F. I. (1987). Photosynthesis of marine algae in fluctuating light. I. Adjustment of rate in constant and fluctuating light regimes. *Funct. Ecol.*, 1(4), 377-386. <https://doi.org/10.2307/2389794>
- DUARTE, C. M., LOSADA, I. J., HENDRIKS, I. E., MAZARRASA, I., & MARBÀ, N. (2013a). The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nat. Clim. Chang.*, 3(11), 961-968. <https://doi.org/10.1038/nclimate1970>
- DUARTE, C. M., MIDDELBURG, J. J., & CARACO, N. (2005). Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2(1), 1-8. <https://doi.org/10.5194/bg-2-1-2005>
- DUARTE, C. M., & CEBRIÁN, J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnol. Oceanogr.*, 41(8), 1758-1766. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.8.1758>
- DUARTE, C. M., KENNEDY, H., MARBÀ, N., & HENDRIKS, I. (2013b). Assessing the capacity of seagrass meadows for carbon burial : Current limitations and future strategies. *Ocean. Coast. Manag.*, 83, 32-38. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2011.09.001>
- DUARTE, C. M., MARBÀ, N., GACIA, E., FOURQUIREAN, J. W., BEGGINS, J., BARRÓN, C., & APOSTOLAKI, E. T. (2010). Seagrass community metabolism : Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochem. Cycles*, 24(4), 1-8. <https://doi.org/10.1029/2010GB003793>
- DUGGINS, D. O., SIMENSTAD, C. A., & ESTES, J. A. (1989). Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystems. *Science*, 245(4914), 170-173. <https://doi.org/10.1126/science.245.4914.170>
- DUNTON, K. H., & JODWALIS, C. M. (1988). Photosynthetic performance of *Laminaria solidungula* measured *in situ* in the Alaskan High Arctic. *Mar. Biol.*, 98(2), 277-285. <https://doi.org/10.1007/BF00391206>

- EILERS, P., & PEETERS, J. (1988). A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecol. Modell.*, 42(3-4), 199-215. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90057-9](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90057-9)
- ENRÍQUEZ, S., AGUSTÍ, S., & DUARTE, C. M. (1994). Light absorption by marine macrophytes. *Oecologia*, 98(2), 121-129. <https://doi.org/10.1007/BF00341462>
- ENRÍQUEZ, S., DUARTE, C. M., SAND-JENSEN, K., & NIELSEN, S. L. (1996). Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia*, 108(2), 197-206. <https://doi.org/10.1007/BF00334642>
- ENSMINGER, I., XYLÄNDER, M., HAGEN, C., & BRAUNE, W. (2001). Strategies providing success in a variable habitat : III. Dynamic control of photosynthesis in *Cladophora glomerata* : Regulation of photosynthesis in *Cladophora glomerata*. *Plant Cell Environ.*, 24(8), 769-779. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00725.x>
- FAIRHEAD, V. A., & CHESHIRE, A. C. (2004). Rates of primary productivity and growth in *Ecklonia radiata* measured at different depths, over an annual cycle, at West Island, South Australia. *Mar. Biol.*, 145(1), 41-50. <https://doi.org/10.1007/S00227-004-1308-8>
- FALK, S., SAMUELSSON, G., & OQUIST, G. (1990). Temperature-dependent photoinhibition and recovery of photosynthesis in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* acclimated to ^{12}CO and ^{27}CO . *Physiol. Plant.*, 78(2), 173-180. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1990.tb02077.x>
- FALKOWSKI, P. G., & LAROCHE, J. (1991). Acclimatation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.*, 27(1), 8-14. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x>
- FALKOWSKI, P. G., & RAVEN, J. A. (2007). *Aquatic photosynthesis* (2nd ed). Princeton University Press
OCLC : ocm65400338.
- FEDER, M. E., & HOFMANN, G. E. (1999). Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response : Evolutionary and ecological physiology. *Annu. Rev. Physiol.*, 61(1), 243-282. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.61.1.243>
- FERNÁNDEZ, C. (2011). The retreat of large brown seaweeds on the north coast of Spain : the case of *Saccorhiza polyschides*. *Eur. J. Phycol.*, 46(4), 352-360. <https://doi.org/10.1080/09670262.2011.617840>
- FIELD, C. B. (1998). Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237-240. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>
- FIGUEROA, F. L., & GOMEZ, I. (2001). Photosynthetic acclimation to solar UV radiation of marine red algae from the warm-temperate coast of southern

- Spain : A review. *J. Appl. Phycol.*, 13(3), 235-248. <https://doi.org/10.1023/A:1011126007656>
- FIGUEROA, F., ISRAEL, A., NEORI, A., MARTÍNEZ, B., MALTA, E., ANG, P., INKEN, S., MARQUARDT, R., & KORBEE, N. (2009). Effects of nutrient supply on photosynthesis and pigmentation in *Ulva lactuca* (Chlorophyta) : responses to short-term stress. *Aquat. Biol.*, 7, 173-183. <https://doi.org/10.3354/ab00187>
- FILBEE-DEXTER, K., & WERNBERG, T. (2018). Rise of turfs : A new battlefront for globally declining kelp forests. *BioScience*, 68(2), 64-76. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix147>
- FLORES-MOLINA, M. R., THOMAS, D., LOVAZZANO, C., NÚÑEZ, A., ZAPATA, J., KUMAR, M., CORREA, J. A., & CONTRERAS-PORCIA, L. (2014). Desiccation stress in intertidal seaweeds : Effects on morphology, antioxidant responses and photosynthetic performance. *Aquat. Bot.*, 113, 90-99. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.11.004>
- FLORETO, E. A. T., HIRATA, H., ANDO, S., & YAMASAKI, S. (1993). Effects of temperature, light intensity, salinity and source of nitrogen on the growth, total lipid and fatty acid composition of *Ulva pertusa* Kjellman (Chlorophyta). *Botanica Marina*, 36(2), 149-158. <https://doi.org/10.1515/botm.1993.36.2.149>
- FRANKLIN, L. (1994). The effects of temperature acclimation on the photoinhibitory responses of *Ulva rotundata* Blid. *Planta*, 192(3), 324-331. <https://doi.org/10.1007/BF00198567>
- GAGNÉ, J. A., & MANN, K. H. (1987). Evaluation of four models used to estimate kelp productivity from growth measurements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37(1), 35-44. <https://doi.org/10.3354/meps037035>
- GAO, X., ENDO, H., & AGATSUMA, Y. (2015). Effect of increased seawater temperature on biomass, growth, and maturation of *Saccharina japonica* near its southern limit in northern Japan. *J. Appl. Phycol.*, 27(3), 1263-1270. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0417-0>
- GERARD, V. A. (1984). The light environment in a giant kelp forest : influence of *Macrocystis pyrifera* on spatial and temporal variability. *Mar. Biol.*, 84, 189-195. <https://doi.org/10.1007/BF00393004>
- GERARD, V. A., & DU BOIS, K. R. (1988). Temperature ecotypes near the southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.*, 97(4), 575-580. <https://doi.org/10.1007/BF00391054>
- GERARD, V. A. (1997). The role of nitrogen nutrition in high-temperature tolerance of the kelp, *Laminaria saccharina* (Chromophyta). *J. Phycol.*, 33(5), 800-810. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00800.x>

- GERARD, V. A., & MANN, K. H. (1979). Growth and production of *Laminaria longicuris* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement. *J. Phycol.*, 15, 33-41. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1979.tb02958.x>
- GERASIMENKO, N. I., BUSAROVA, N. G., & MOISEENKO, O. P. (2010). Seasonal changes in the content of lipids, fatty acids, and pigments in brown alga *Costaria costata*. *Russ. J. Plant Physiol.*, 57(2), 205-211. <https://doi.org/10.1134/S102144371002007X>
- GEVAERT, F., CREACH, A., DAVOULT, D., MIGNÉ, A., LEVAVASSEUR, G., ARZEL, P., HOLL, A., & LEMOINE, Y. (2003). *Laminaria saccharina* photosynthesis measured *in situ* : photoinhibition and xanthophyll cycle during a tidal cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 247, 43-50. <https://doi.org/10.3354/meps247043>
- GEVAERT, F., JANQUIN, M.-A., & DAVOULT, D. (2008). Biometrics in *Laminaria digitata* : A useful tool to assess biomass, carbon and nitrogen contents. *J. Sea Res.*, 60(3), 215-219. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.06.006>
- GEVAERT, F., CREACH, A., DAVOULT, D., HOLL, A.-C., SEURONT, L., & LEMOINE, Y. (2002). Photo-inhibition and seasonal photosynthetic performance of the seaweed *Laminaria saccharina* during a simulated tidal cycle : chlorophyll fluorescence measurements and pigment analysis. *Plant Cell Environ.*, 25(7), 859-872. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00869.x>
- GEVAERT, F., DELEBECQ, G., MENU, D., & BRUTIER, L. (2011). A fully automated system for measurements of photosynthetic oxygen exchange under immersed conditions : an example of its use in *Laminaria digitata* (Heterokontophyta : Phaeophyceae) : Photorespirometer for *in situ* measurements. *Limnol. Oceanogr. Methods*, 9(9), 361-379. <https://doi.org/10.4319/lom.2011.9.361>
- GEVAERT, F., DUONG, G., MENU, D., DOUAY, F., & GRASSIEN, J. (2017). *Cartographie des habitats rocheux de l'intertidal du littoral du Pas-de-Calais* (rapp. tech.). UMR CNRS 8187 LOG.
- GILMORE, A. M., & YAMAMOTO, H. Y. (1993). Linear models relating xanthophylls and lumen acidity to non-photochemical fluorescence quenching. Evidence that antheraxanthin explains zeaxanthin-independent quenching. *Photosynth. Res.*, 35(1), 67-78. <https://doi.org/10.1007/BF02185412>
- GOLLÉTY, C., MIGNÉ, A., & DAVOULT, D. (2008). Benthic metabolism on a sheltered rocky shore : a role of the canopy in the carbon budget. *J. Phycol.*, 44(5), 1146-1153. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00569.x>
- GRIME, J. P. (1989). The stress debate : symptom of impending synthesis? *Biol. J. Linn. Soc.*, 37(1-2), 3-17. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02002.x>

- GUO, H., YAO, J., SUN, Z., & DUAN, D. (2015). Effect of temperature, irradiance on the growth of the green alga *Caulerpa lentillifera* (Bryopsidophyceae, Chlorophyta). *J. Appl. Phycol.*, 27(2), 879-885. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0358-7>
- GUPTA, S., COX, S., & ABU-GHANNAM, N. (2011). Effect of different drying temperatures on the moisture and phytochemical constituents of edible Irish brown seaweed. *LWT*, 44(5), 1266-1272. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2010.12.022>
- HÄDER, D.-P. (1997). Penetration and effects of solar UV-B on phytoplankton and macroalgae. *Plant Ecol.*, 128(1), 5-13. <https://doi.org/10.1023/A:1009718604610>
- HÄDER, D.-P., & FIGUEROA, F. L. (1997). Photoecophysiology of marine macroalgae. *Photochem. Photobiol.*, 66(1), 1-14. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1997.tb03132.x>
- HAMMOND, L. M., & HOFMANN, G. E. (2010). Thermal tolerance of *Strongylocentrotus purpuratus* early life history stages : mortality, stress-induced gene expression and biogeographic patterns. *Mar. Biol.*, 157(12), 2677-2687. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1528-z>
- HAN, T., HAN, Y.-S., KIM, K.-Y., KIM, J.-H., SHIN, H.-W., KAIN, J. M., CALLOW, J. A., & CALLOW, M. E. (2003). Influences of light and UV-B on growth and sporulation of the green alga *Ulva pertusa* Kjellman. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 290(1), 115-131. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00068-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00068-6)
- HANELT, D., WIENCKE, C., & BISCHOF, K. (2003). Photosynthesis in marine macroalgae. In GOVINDJEE, A. W. D. LARKUM, S. E. DOUGLAS & J. A. RAVEN (Éd.), *Photosynthesis in Algae* (p. 413-435). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1038-2_18
- HANELT, D. (1996). Photoinhibition of photosynthesis in marine macroalgae. *Sci. Mar.*, 60(1), 243-238.
- HANELT, D., WIENCKE, C., KARSTEN, U., & NULTSCH, W. (1997). Photoinhibition and recovery after high light stress in different developmental and life-history stages of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *J. Phycol.*, 33(3), 387-395. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00387.x>
- HARKER, M., BERKALOFF, C., LEMOINE, Y., BRITTON, G., YOUNG, A. J., DUVAL, J.-C., RMIKI, N.-E., & ROUSSEAU, B. (1999). Effects of high light and desiccation on the operation of the xanthophyll cycle in two marine brown algae. *Eur. J. Phycol.*, 34(1), 35-42. <https://doi.org/10.1080/09670269910001736062>
- HATCHER, B. G., CHAPMAN, A. R. O., & MANN, K. H. (1977). An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicuris*. *Mar. Biol.*, 44, 85-96. <https://doi.org/10.1007/BF00386909>

- HECK, K. L., CARRUTHERS, T. J. B., DUARTE, C. M., HUGHES, A. R., KENDRICK, G., ORTH, R. J., & WILLIAMS, S. W. (2008). Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems*, 11(7), 1198-1210. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9155-y>
- HELMUTH, B., MIESZKOWSKA, N., MOORE, P., & HAWKINS, S. J. (2006). Living on the edge of two changing worlds : Forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37(1), 373-404. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110149>
- HENLEY, W. J., LINDLEY, S. T., LEVAVASSEUR, G., OSMOND, C. B., & RAMUS, J. (1992). Photosynthetic response of *Ulva rotundata* to light and temperature during emersion on an intertidal sand flat. *Oecologia*, 89(4), 516-523. <https://doi.org/10.1007/BF00317158>
- HOCHBERG, E. J., & ATKINSON, M. J. (2000). Spectral discrimination of coral reef benthic communities. *Coral Reefs*, 19(2), 164-171. <https://doi.org/10.1007/s003380000087>
- HOCHBERG, E. J., & ATKINSON, M. J. (2003). Capabilities of remote sensors to classify coral, algae, and sand as pure and mixed spectra. *Remote Sens. Environ.*, 85(2), 174-189. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00202-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00202-X)
- HOFMANN, G. E., & TODGHAM, A. E. (2010). Living in the now : Physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annu. Rev. Physiol.*, 72(1), 127-145. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135900>
- HOLDT, S. L., CHRISTENSEN, L., & IVERSEN, J. J. L. (2014). A novel closed system bubble column photobioreactor for detailed characterisation of micro- and macroalgal growth. *J. Appl. Phycol.*, 26(2), 825-835. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0190-5>
- HOLZINGER, A., & KARSTEN, U. (2013). Desiccation stress and tolerance in green algae : consequences for ultrastructure, physiological and molecular mechanisms. *Front. Plant Sci.*, 4(327). <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00327>
- HUGHES, L. (2000). Biological consequences of global warming : Is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.*, 15(2), 56-61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- HUPPERTZ, K., HANELT, D., & NULTSCH, W. (1990). Photoinhibition of photosynthesis in the marine brown alga *Fucus serratus* as studied in field experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 66(1-2), 175-182. <https://doi.org/10.3354/meps066175>
- HURD, C. L. (2000). Water motion, marine macroalgal physiology, and production. *J. Phycol.*, 36(3), 453-472. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99139.x>

- HURD, C. L., LAW, C. S., BACH, L. T., BRITTON, D., HOVENDEN, M., PAINE, E., RAVEN, J. A., TAMSITT, V., & BOYD, P. W. (2022). Forensic carbon accounting : Assessing the role of seaweeds for carbon sequestration. *J. Phycol.* <https://doi.org/10.1111/jpy.13249>
- HYCZA, T., STEREŃCZAK, K., & BAŁAZY, R. (2018). Potential use of hyperspectral data to classify forest tree species. *N.Z. J. of For. Sci.*, 48(1), 18. <https://doi.org/10.1186/s40490-018-0123-9>
- JACKSON, R. D., & HUETE, A. R. (1991). Interpreting vegetation indices. *Prev. Vet. Med.*, 11(3-4), 185-200. [https://doi.org/10.1016/S0167-5877\(05\)80004-2](https://doi.org/10.1016/S0167-5877(05)80004-2)
- JACOBS, R. P. W. M. (1979). Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, 7, 151-172. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(79\)90019-6](https://doi.org/10.1016/0304-3770(79)90019-6)
- JOHNSON, W. S., GIGON, A., GULMON, S. L., & MOONEY, H. A. (1974). Comparative photosynthetic capacities of intertidal algae under exposed and submerged conditions. *Ecology*, 55(2), 450-453. <https://doi.org/10.2307/1935235>
- JUETERBOCK, A., TYBERGHEIN, L., VERBRUGGEN, H., COYER, J. A., OLSEN, J. L., & HOARAU, G. (2013). Climate change impact on seaweed meadow distribution in the North Atlantic rocky intertidal. *Ecol. Evol.*, 3(5), 1356-1373. <https://doi.org/10.1002/ece3.541>
- KACHOLIA, K., & RECK, R. A. (1997). Comparison of global climate change simulations for 2xCO₂-induced warming. *Clim. Change*, 35, 53-69. <https://doi.org/10.1023/A:1005372618899>
- KARPOUZLI, E., MALTHUS, T. J., & PLACE, C. J. (2004). Hyperspectral discrimination of coral reef benthic communities in the western Caribbean. *Coral Reefs*, 23(1), 141-151. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0363-9>
- KENNEDY, H., BEGGINS, J., DUARTE, C. M., FOURQUREAN, J. W., HOLMER, M., MARBÀ, N., & MIDDELBURG, J. J. (2010). Seagrass sediments as a global carbon sink : Isotopic constraints. *Global Biogeochem. Cycles*, 24(4), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2010GB003848>
- KIM, J. K., KRAEMER, G. P., NEEFUS, C. D., CHUNG, I. K., & YARISH, C. (2007). Effects of temperature and ammonium on growth, pigment production and nitrogen uptake by four species of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) native to the New England coast. *J. Appl. Phycol.*, 19(5), 431-440. <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9150-7>
- KIRK, J. T. O. (2011). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems* (3rd ed). Cambridge University Press
OCLC : ocn650821926.
- KISEVIC, M., SMILBEGOVIC, A., GRAY, K. T., ANDRICEVIC, R., CRAFT, J. D., PETROV, V., BRAJIC, D., & DRAGICEVIC, I. (2011). Spectral reflectance profile of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* and *Caulerpa taxifolia* in the Adriatic

- Sea. 2011 3rd Workshop on Hyperspectral Image and Signal Processing : Evolution in Remote Sensing (WHISPERS), 1-4. <https://doi.org/10.1109/WHISPERS.2011.6080960>
- KISHORE, B. S. P. C., KUMAR, A., SAIKIA, P., LELE, N., PANDEY, A. C., SRIVASTAVA, P., BHATTACHARYA, B. K., & KHAN, M. L. (2020). Major forests and plant species discrimination in Mudumalai forest region using airborne hyperspectral sensing. *J. Asia Pac. Biodivers.*, 13(4), 637-651. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2020.07.001>
- KISLIK, C., GENZOLI, L., LYONS, A., & KELLY, M. (2020). Application of UAV imagery to detect and quantify submerged filamentous algae and rooted macrophytes in a non-wadeable river. *Remote Sens.*, 12(20), 3332. <https://doi.org/10.3390/rs12203332>
- KORBEE, N., FIGUEROA, F. L., & AGUILERA, J. (2005). Effect of light quality on the accumulation of photosynthetic pigments, proteins and mycosporine-like amino acids in the red alga *Porphyra leucosticta* (Bangiales, Rhodophyta). *J. Photochem. Photobiol. B, Biol.*, 80(2), 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2005.03.002>
- KOTTA, J., REMM, K., VAHTMÄE, E., KUTSER, T., & ORAV-KOTTA, H. (2014). In-air spectral signatures of the Baltic Sea macrophytes and their statistical separability. *J. Appl. Remote Sens.*, 8(1), 083634. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.8.083634>
- KÜBLER, J. E., & RAVEN, J. A. (1996). Inorganic carbon acquisition by red seaweeds grown under dynamic light regimes. *Hydrobiologia*, 326, 401-406. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1659-3_58
- KUMAR, M., GUPTA, V., TRIVEDI, N., KUMARI, P., BIJO, A., REDDY, C., & JHA, B. (2011). Desiccation induced oxidative stress and its biochemical responses in intertidal red alga *Gracilaria corticata* (Gracilariales, Rhodophyta). *Environ. Exp. Bot.*, 72(2), 194-201. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.03.007>
- KUTSER, T., VAHTMÄE, E., & MARTIN, G. (2006a). Assessing suitability of multispectral satellites for mapping benthic macroalgal cover in turbid coastal waters by means of model simulations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 67(3), 521-529. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.12.004>
- KUTSER, T., VAHTMÄE, E., & METSAMAA, L. (2006b). Spectral library of macroalgae and benthic substrates in Estonian coastal waters. *Proc. Est. Acad. Sci. Biol. Ecol.*, 55(4), 329-340. <https://doi.org/10.3176/biol.ecol.2006.4.05>
- LAFFOLEY, D. d. A., & GRIMSDITCH, G. (2009). *The management of natural coastal carbon sinks*. (Internation Union for Conservation of Nature).

- LARKUM, A. W. D., DOUGLAS, S. E., & RAVEN, J. A. (2003). *Photosynthesis in Algae : Advances in Photosynthesis and Respiration* (T. 14)
OCLC : 1119013201.
- LAWSON, S. E., WIBERG, P. L., MCGLATHERY, K. J., & FUGATE, D. C. (2007). Wind-driven sediment suspension controls light availability in a shallow coastal lagoon. *Estuaries Coast.*, 30(1), 102-112. <https://doi.org/10.1007/BF02782971>
- LI, Y., AL-SARAYREH, M., IRIE, K., HACKELL, D., BOURDOT, G., REIS, M. M., & GHAMKHAR, K. (2021). Identification of weeds based on hyperspectral imaging and machine learning. *Front. Plant Sci.*, 11, 611622. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.611622>
- LIMA, F. P., & WETHEY, D. S. (2012). Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nat. Commun.*, 3(1), 704. <https://doi.org/10.1038/ncomms1713>
- LINDQUIST, S. (1986). The Heat-Shock Response. *Ann. Rev. Biochem.*, 55, 1151-1191. <https://doi.org/10.1146/annurev.bi.55.070186.005443>
- LIQUETE, C., CID, N., LANZANOVA, D., GRIZZETTI, B., & REYNAUD, A. (2016). Perspectives on the link between ecosystem services and biodiversity : The assessment of the nursery function. *Ecol. Indic.*, 63, 249-257. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.058>
- LITTLER, M. M., MURRAY, S. N., & ARNOLD, K. E. (1979). Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. *Aquat. Bot.*, 7, 35-46. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(79\)90005-6](https://doi.org/10.1016/0304-3770(79)90005-6)
- LIU, F.-h., XU, C.-Y., YANG, X.-x., & YE, X.-c. (2020). Controls of climate and land-use change on terrestrial net primary productivity variation in a subtropical humid basin. *Remote Sens.*, 12(21), 3525. <https://doi.org/10.3390/rs12213525>
- LONGSTAFF, B. J., KILDEA, T., RUNCIE, J. W., CHESHIRE, A., DENNISON, W. C., HURD, C., KANA, T., RAVEN, J. A., & LARKUM, A. W. D. (2002). An *in situ* study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynth. Res.*, 74, 281-293. <https://doi.org/10.1023/A:1021279627409>
- LÓPEZ-CRISTOFFANINI, C., TELLIER, F., OTAÍZA, R., CORREA, J. A., & CONTRERAS-PORCIA, L. (2013). Tolerance to air exposure : a feature driving the latitudinal distribution of two sibling kelp species. *Botanica Marina*, 56(5-6), 431-440. <https://doi.org/10.1515/bot-2013-0042>
- LORENTSEN, S.-H., GRÉMILLET, D., & NYMOEN, G. H. (2004). Annual variation in diet of breeding great cormorants : does it reflect varying recruitment of Gadoids? *Waterbirds*, 27(2), 161-169. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2004\)027\[0161:AVIDOB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2004)027[0161:AVIDOB]2.0.CO;2)

- LOVELOCK, C. E., SORRELL, B. K., HANCOCK, N., HUA, Q., & SWALES, A. (2010). Mangrove forest and soil development on a rapidly accreting shore in New Zealand. *Ecosystems*, 13(3), 437-451. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9329-2>
- LUBCHENCO, J., & MENGE, B. A. (1978). Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monogr.*, 48(1), 67-94. <https://doi.org/10.2307/2937360>
- LÜNING, K. (1990). *Seaweeds : their environment, biogeography, and ecophysiology* (John Wiley & Sons). Wiley.
- MAJOR, K. M., & DAVISON, I. (1998). Influence of temperature and light on growth and photosynthetic physiology of *Fucus evanescens* (Phaeophyta) embryos. *Eur. J. Phycol.*, 33(2), 129-138. <https://doi.org/10.1080/09670269810001736623>
- MANFREDA, S., MCCABE, M., MILLER, P., LUCAS, R., PAJUELO MADRIGAL, V., MALLINIS, G., BEN DOR, E., HELMAN, D., ESTES, L., CIRAOLO, G., MÜLLEROVÁ, J., TAURO, F., DE LIMA, M., DE LIMA, J., MALTESE, A., FRANCES, F., CAYLOR, K., KOHV, M., PERKS, M., ... TOTTH, B. (2018). On the use of unmanned aerial systems for environmental monitoring. *Remote Sens.*, 10(4), 641. <https://doi.org/10.3390/rs10040641>
- MANN, K. H. (1972). Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Mar. Biol.*, 14, 199-209. <https://doi.org/10.1007/BF00348280>
- MANN, K. H. (1973). Seaweeds : Their productivity and strategy for growth. *Science*, 182(4116), 975-981. <https://doi.org/10.1126/science.182.4116.975>
- MANN, K. H. (1982). *Ecology of coastal waters : a systems approach* (T. 8). University of California Press.
- MARTINEZ, E. A., CÁRDENAS, L., & PINTO, R. (2003). Recovery and genetic diversity of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae) 20 years after El Niño 1982/83. *J. Phycol.*, 39(3), 504-508. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02191.x>
- MASSON-DELMOTTE, V., ZHAI, P., PIRANI, A., CONNORS, S. L., PÉAN, C., BERGER, S., CAUD, N., CHEN, Y., GOLDFARB, L., GOMIS, M. I., HUANG, M., LEITZELL, K., LONNOY, E., MATTHEWS, J. B. R., MAYCOCK, T. K., WATERFIELD, T., YELEKÇI, O., & ZHOU, B. (2021). IPCC, 2021 : Summary for Policymakers. In *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- MATEO, M., ROMERO, J., PÉREZ, M., LITTLER, M., & LITTLER, D. (1997). Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the mediterranean

- near seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 44(1), 103-110. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0116>
- MCLEOD, E., CHMURA, G. L., BOUILLON, S., SALM, R., BJÖRK, M., DUARTE, C. M., LOVELOCK, C. E., SCHLESINGER, W. H., & SILLIMAN, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon : toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Front. Ecol. Environ.*, 9(10), 552-560. <https://doi.org/10.1890/110004>
- MEEHL, G. A., & TEBALDI, C. (2004). More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305(5686), 994-997. <https://doi.org/10.1126/science.1098704>
- MEERDINK, S. K., ROBERTS, D. A., ROTH, K. L., KING, J. Y., GADER, P. D., & KOLTUNOV, A. (2019). Classifying California plant species temporally using airborne hyperspectral imagery. *Remote Sens. Environ.*, 232, 111308. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111308>
- MEHRUBEOGLU, M., ZIMBA, P. V., McLAUHLAN, L. L., & TENG, M. Y. (2013a). Spectral unmixing of three-algae mixtures using hyperspectral images. *2013 IEEE Sensors Applications Symposium Proceedings*, 98-103. <https://doi.org/10.1109/SAS.2013.6493565>
- MEHRUBEOGLU, M., TENG, M., & ZIMBA, P. (2013b). Resolving mixed algal species in hyperspectral images. *Sensors*, 14(1), 1-21. <https://doi.org/10.3390/s140100001>
- MEICHSSNER, R., KROST, P., & SCHULZ, R. (2021). Experimental testing of density- and season-dependent growth in vegetative *Fucus* aquaculture and modelling of growth over one year for different cultivation scenarios. *J. Appl. Phycol.*, 33(6), 3939-3950. <https://doi.org/10.1007/s10811-021-02597-8>
- MEINESZ, A. (2007). Methods for identifying and tracking seaweed invasions. *Botanica Marina*, 50(5/6). <https://doi.org/10.1515/BOT.2007.042>
- MÉLÉDER, V., LAVIALE, M., JESUS, B., MOUGET, J. L., LAVAUD, J., KAZEMIPOUR, F., LAUNEAU, P., & BARILLÉ, L. (2013). *In vivo* estimation of pigment composition and optical absorption cross-section by spectroradiometry in four aquatic photosynthetic micro-organisms. *J. Photochem. Photobiol. B, Biol.*, 129, 115-124. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2013.10.005>
- MERCADO, J. M., AVILÉS, A., BENÍTEZ, E., CARRASCO, M., PALOMO, L., CLAVERO, V., & NIELL, F. X. (2003). Photosynthetic production of *Ulva rotundata* Bliding estimated by oxygen and inorganic carbon exchange measurements in the field. *Botanica Marina*, 46(4), 342-349. <https://doi.org/10.1515/BOT.2003.032>
- MERCADO, J. M., ANDRÍA, J. R., PÉREZ-LLORENS, J. L., VERGARA, J. J., & AXELSSON, L. (2006). Evidence for a plasmalemma-based CO₂ concentrating mechanism

- in *Laminaria saccharina*. *Photosynth. Res.*, 88(3), 259-268. <https://doi.org/10.1007/s11120-006-9039-y>
- MIGNÉ, A., DAVOULT, D., SPILMONT, N., MENU, D., BOUCHER, G., GATTUSO, J. P., & RYBARCZYK, H. (2002). A closed-chamber CO₂ flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions. *Mar. Biol.*, 140(4), 865-869. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0741-1>
- MIGNÉ, A., DELEBECQ, G., DAVOULT, D., SPILMONT, N., MENU, D., & GÉVAERT, F. (2015). Photosynthetic activity and productivity of intertidal macroalgae : *In situ* measurements, from thallus to community scale. *Aquat. Bot.*, 123, 6-12. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.01.005>
- MIGNÉ, A., DELEBECQ, G., DAVOULT, D., SPILMONT, N., MENU, D., JANQUIN, M.-A., & GEVAERT, F. (2019). Photosynthesis of *Laminaria digitata* during the immersion and emersion periods of spring tidal cycles during hot, sunny weather. *P.C.I. Ecol.*, 1-28. <https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100010>
- MILLER, S. M., WING, S. R., & HURD, C. L. (2006). Photoacclimation of *Ecklonia radiata* (Laminariales, Heterokontophyta) in Doubtful Sound, Fjordland, Southern New Zealand. *Phycol.*, 45(1), 44-52. <https://doi.org/10.2216/04-98.1>
- MILLER III, H. L., & DUNTON, K. H. (2021). Stable isotope (¹³C) and O₂ micro-optode alternatives for measuring photosynthesis in seaweeds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 329, 85-97.
- MOHSEN, A. F., NASR, A. H., & METWALLI, A. M. (1973). Effect of different light intensities on growth, reproduction, amino acid synthesis, fat and sugar contents in *Ulva fasciata* delile. *Hydrobiologia*, 43(1-2), 125-135. <https://doi.org/10.1007/BF00014261>
- MOY, F. E., & CHRISTIE, H. (2012). Large-scale shift from sugar kelp (*Saccharina latissima*) to ephemeral algae along the south and west coast of Norway. *Mar. Biol. Res.*, 8(4), 309-321. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.637561>
- MUTHUVELAN, B., NORO, T., & NAKAMURA, K. (2002). Effect of light quality on the cell integrity in marine alga *Ulva pertusa* (Chlorophyceae). *Indian J. Mar. Sci.*, 31(1), 21-25.
- NELLEMANN, C., CORCORAN, E., DUARTE, C. M., DE YOUNG, C., FONSECA, L. E., & GRIMSDITH, G. (2009). *Blue carbon : the role of healthy oceans in binding carbon : a rapid response assessment*. GRID-Arendal OCLC : ocn471788323.
- NELSON, S. A., CHERUVELIL, K. S., & SORANNO, P. A. (2006). Satellite remote sensing of freshwater macrophytes and the influence of water clarity. *Aquat. Bot.*, 85(4), 289-298. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.06.003>

- NEPPER-DAVIDSEN, J., ANDERSEN, D., & PEDERSEN, M. (2019). Exposure to simulated heatwave scenarios causes long-term reductions in performance in *Saccharina latissima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 630, 25-39. <https://doi.org/10.3354/meps13133>
- NI, J. (2001). Carbon storage in terrestrial ecosystems of China : Estimates at different spatial resolutions and their responses to climate change. *Clim. Change*, 49, 339-358. <https://doi.org/10.1023/A:1010728609701>
- NIJLAND, W. (2019). Satellite remote sensing of canopy-forming kelp on a complex coastline : A novel procedure using the Landsat image archive. *Remote Sens. Environ.*, 220, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.10.032>
- NIYOGI, K. K. (1999). Photoprotection revisited : Genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50(1), 333-359. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.333>
- OLIVER, E. C. J., DONAT, M. G., BURROWS, M. T., MOORE, P. J., SMALE, D. A., ALEXANDER, L. V., BENTHUYSEN, J. A., FENG, M., SEN GUPTA, A., HOBDA, A. J., HOLBROOK, N. J., PERKINS-KIRKPATRICK, S. E., SCANNELL, H. A., STRAUB, S. C., & WERNBERG, T. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nat. Commun.*, 9(1324), 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>
- OLMEDO-MASAT, O. M., RAFFO, M. P., RODRÍGUEZ-PÉREZ, D., ARIJÓN, M., & SÁNCHEZ-CARNERO, N. (2020). How far can we classify macroalgae remotely? An example using a new spectral library of species from the South West Atlantic (Argentine Patagonia). *Remote Sens.*, 12(23), 3870. <https://doi.org/10.3390/rs12233870>
- O'NEILL, J. D., COSTA, M., & SHARMA, T. (2011). Remote Sensing of Shallow Coastal Benthic Substrates : In situ Spectra and Mapping of Eelgrass (*Zostera marina*) in the Gulf Islands National Park Reserve of Canada. *Remote Sensing*, 3(5), 975-1005. <https://doi.org/10.3390/rs3050975>
- OPPELT, N., SCHULZE, F., & BARTSCH, I. (2012). Hyperspectral derivatives analysis for intertidal habitat mapping. In C. R. BOSTATER, S. P. MERTIKAS, X. NEYT, C. NICHOL, D. COWLEY & J.-P. BRUYANT (Éd.), *SPIE Remote Sensing* (p. 85320D). <https://doi.org/10.1117/12.965299>
- ORT, D. R., & KRAMER, D. (2009). Photosynthesis. In JOHN WILEY & SONS, LTD (Éd.), *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001309.pub2>
- OUISSÉ, V. (2010). *Production primaire et respiration des communautés d'herbiers à zostères : rôle dans le cycle carbone en milieu côtier* (thèse de doct.). Université Pierre et Marie Curie. Paris.
- PAN, B., SHI, Z., AN, Z., JIANG, Z., & MA, Y. (2017). A novel spectral-unmixing-based green algae area estimation method for GOCI data. *IEEE J. Sel. Top.*

- Appl. Earth Obs. Remote Sens.*, 10(2), 437-449. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2016.2585161>
- PANEQUE-GÁLVEZ, J., MCCALL, M., NAPOLETANO, B., WICH, S., & KOH, L. (2014). Small drones for community-based forest monitoring : An assessment of their feasibility and potential in tropical areas. *Forests*, 5(6), 1481-1507. <https://doi.org/10.3390/f5061481>
- PARMESAN, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37(1), 637-669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- PARMESAN, C., & YOHE, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- PAUL, S., & FRANKREICH (Éd.). (1991). *Introduction à l'étude de la télédétection aérospatiale et de son vocabulaire*. La documentation Française
OCLC : 257142477.
- PERCIVAL, E., & SMESTAD, B. (1972). Photosynthetic studies on *Ulva lactuca*. *Phytochemistry*, 11(6), 1967-1972. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)90160-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)90160-2)
- PEREIRA, T. R., ENGELEN, A. H., PEARSON, G. A., VALERO, M., & SERRÃO, E. A. (2015). Response of kelps from different latitudes to consecutive heat shock. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 463, 57-62. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.10.022>
- PERKINS, S. E., ALEXANDER, L. V., & NAIRN, J. R. (2012). Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophys. Res. Lett.*, 39(20), 1-5. <https://doi.org/10.1029/2012GL053361>
- PESARRODONA, A., MOORE, P. J., SAYER, M. D. J., & SMALE, D. A. (2018). Carbon assimilation and transfer through kelp forests in the NE Atlantic is diminished under a warmer ocean climate. *Glob. Chang. Biol.*, 24(9), 4386-4398. <https://doi.org/10.1111/gcb.14303>
- POKORNY, J., ORR, P. T., ONDOK, J. P., & DENNY, P. (1989). Photosynthetic quotients of some aquatic macrophyte species. *Photosynthetica*, 23(4), 494-506.
- POPULUS, J., ROUIZ, O., & TALLEC, P. (1994). Biomass assessment of green algae proliferations with high resolution airborne images. *Proceeding of the first international airborne remote sensing conference an exhibition*.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2010). *A language and environment for statistical computing : reference index*. R Foundation for Statistical Computing
OCLC : 1120300286.
- RAFFAELLI, D., & HAWKINS, S. (1999). *Intertidal Ecology*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-1489-6>

- RAMUS, J. (1978). Seaweed anatomy and photosynthetic performance : the ecological significance of light guides, heterogeneous absorption and multiple scatter. *J. Phycol.*, 14, 352-362. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1978.tb00312.x>
- RAMUS, J., BEALE, S. I., MAUZERALL, D., & HOWARD, K. L. (1976). Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Mar. Biol.*, 37(3), 223-229. <https://doi.org/10.1007/BF00387607>
- RAVEN, J. A. (1984). A cost-benefit analysis of photon absorption by photosynthetic unicells. *New Phytol.*, 98, 593-625. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1984.tb04152.x>
- RAVEN, J. A., & HURD, C. L. (2012). Ecophysiology of photosynthesis in macroalgae. *Photosynth Res.*, 113, 105-125. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9768-z>.
- RAYBAUD, V., BEAUGRAND, G., GOBERVILLE, E., DELEBECQ, G., DESTOMBE, C., VALERO, M., DAVOULT, D., MORIN, P., GEVAERT, F., & THRUSH, S. (2013). Decline in kelp in West Europe and climate. *PLoS ONE*, 8(6), e66044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066044>
- RHEUBAN, J., BERG, P., & MCGLATHERY, K. (2014). Multiple timescale processes drive ecosystem metabolism in eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 507, 1-13. <https://doi.org/10.3354/meps10843>
- ROBIN, M. (1995). *La télédétection : des satellites aux systèmes d'information géographiques*. Nathan
OCLC : 247444964.
- RODRIGUES, M. A., DOS SANTOS, C. P., YONESHIGUE-VALENTIN, Y., STRBAC, D., & HALL, D. O. (2000). Photosynthetic light-response curves and photoinhibition of the deep-water *laminaria abyssalis* and the intertidal *laminaria digitata* (phaeophyceae). *J. Phycol.*, 36(1), 97-106. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.98213.x>
- ROOT, T. L., PRICE, J. T., HALL, K. R., SCHNEIDER, S. H., ROSENZWEIG, C., & POUNDS, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918), 57-60. <https://doi.org/10.1038/nature01333>
- ROSENBERG, G., LITTLER, D. S., LITTLER, M. M., & OLIVEIRA, E. C. (1995). Primary production and photosynthetic quotients of seaweeds from São Paulo State, Brazil. *Botanica Marina*, 38, 369-377. <https://doi.org/10.1515/botm.1995.38.1-6.369>
- ROSENZWEIG, C., KAROLY, D., VICARELLI, M., NEOFOTIS, P., WU, Q., CASASSA, G., MENZEL, A., ROOT, T. L., ESTRELLA, N., SEGUIN, B., TRYJANOWSKI, P., LIU, C., RAWLINS, S., & IMESON, A. (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 453(7193), 353-357. <https://doi.org/10.1038/nature06937>

- ROSS, C., & ALSTYNE, K. L. V. (2007). Intraspecific variation in stress-induced hydrogen peroxide scavenging by the ulvoid macroalga *Ulva lactuca*. *J. Phycol.*, 43(3), 466-474. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00346.x>
- ROSSITER, T., FUREY, T., MCCARTHY, T., & STENGEL, D. B. (2020). UAV-mounted hyperspectral mapping of intertidal macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 242, 106789. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106789>
- ROTH, F., WILD, C., CARVALHO, S., RÄDECKER, N., VOOLSTRA, C. R., KÜRTEEN, B., ANLAUF, H., EL-KHALED, Y. C., CAROLAN, R., & JONES, B. H. (2019). An *in situ* approach for measuring biogeochemical fluxes in structurally complex benthic communities (C. TRUEMAN, Éd.). *Methods Ecol. Evol.*, 10(5), 712-725. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13151>
- RYTHER, J. H. (1963). Geographic variations in productivity. In *The Sea : Ideas and observations on progress in the study of the seas* (Interscience, p. 347-380).
- SAITO, G., SEKI, H., KUNIAKI, U. T. O., KOSUGI, Y., SENGU, Y., HOZUMI, K., & KOMATSU, T. (2017). Development of hyperspectral imaging system for coastal zone studies. *Space Applications : Touching Human Lives, ACRS 2017*.
- SANDERS, C. J., SMOAK, J. M., NAIDU, A. S., SANDERS, L. M., & PATCHINEELAM, S. R. (2010). Organic carbon burial in a mangrove forest, margin and intertidal mud flat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 90(3), 168-172. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.08.013>
- SAND-JENSEN, K. (1988). Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 50, 195-201. <https://doi.org/10.3354/meps050195>
- SCHIEL, D. R. (2006). Rivets or bolts? When single species count in the function of temperate rocky reef communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 338(2), 233-252. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.06.023>
- SCHINDELIN, J., ARGANDA-CARRERAS, I., FRISE, E., KAYNIG, V., LONGAIR, M., PIETZSCH, T., PREIBISCH, S., RUEDEN, C., SAALFELD, S., SCHMID, B., TINEVEZ, J.-Y., WHITE, D. J., HARTENSTEIN, V., ELICEIRI, K., TOMANCAK, P., & CARDONA, A. (2012). Fiji : an open-source platform for biological-image analysis. *Nat. Methods*, 9(7), 676-682. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>
- SCHLESINGER, W. H. (1991). *Biogeochemistry : an analysis of global change*. Academic Press.
- SCHONBECK, M., & NORTON, T. A. (1978). Factors controlling the upper limits of furoid algae on the shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31(3), 303-313. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(78\)90065-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(78)90065-5)
- SCHONBECK, M. W., & NORTON, T. A. (1980). Factors controlling the lower limits of furoid algae on the shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 43(2), 131-150. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90021-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90021-0)

- SCHROEDER, S. B., BOYER, L., JUANES, F., & COSTA, M. (2020). Spatial and temporal persistence of nearshore kelp beds on the west coast of British Columbia, Canada using satellite remote sensing (K. HE & V. LECOURS, Éd.). *Remote Sens. Ecol. Conserv.*, 6(3), 327-343. <https://doi.org/10.1002/rse2.142>
- SELVARAJ, S., CASE, B. S., & WHITE, W. L. (2021). Effects of location and season on seaweed spectral signatures. *Front. Ecol. Evol.*, 9(581852), 1-7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.581852>
- SERRANO, O., LOVELOCK, C. E., B. ATWOOD, T., MACREADIE, P. I., CANTO, R., PHINN, S., ARIAS-ORTIZ, A., BAI, L., BALDOCK, J., BEDULLI, C., CARNELL, P., CONNOLLY, R. M., DONALDSON, P., ESTEBAN, A., EWERS LEWIS, C. J., EYRE, B. D., HAYES, M. A., HORWITZ, P., HUTLEY, L. B., ... DUARTE, C. M. (2019). Australian vegetated coastal ecosystems as global hotspots for climate change mitigation. *Nat. Commun.*, 10(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12176-8>
- SHAFFER, A. (2004). Preferential use of nearshore kelp habitats by juvenile salmon and forage fish. *Proceedings of the Georgia Basin/Puget Sound Research Conference*, 1-11.
- SHI, Y., SKIDMORE, A. K., WANG, T., HOLZWARTH, S., HEIDEN, U., PINNEL, N., ZHU, X., & HEURICH, M. (2018). Tree species classification using plant functional traits from LiDAR and hyperspectral data. *Int. J. Appl. Earth. Obs. Geoinf.*, 73, 207-219. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2018.06.018>
- SMALE, D. A., PESSARRODONA, A., KING, N., BURROWS, M. T., YUNNIE, A., VANCE, T., & MOORE, P. (2020). Environmental factors influencing primary productivity of the forest-forming kelp *Laminaria hyperborea* in the northeast Atlantic. *Sci Rep*, 10(1), 12161. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69238-x>
- SMALE, D. A., WERNBERG, T., OLIVER, E. C. J., THOMSEN, M., HARVEY, B. P., STRAUB, S. C., BURROWS, M. T., ALEXANDER, L. V., BENTHUYSEN, J. A., DONAT, M. G., FENG, M., HOBDAV, A. J., HOLBROOK, N. J., PERKINS-KIRKPATRICK, S. E., SCANNELL, H. A., SEN GUPTA, A., PAYNE, B. L., & MOORE, P. J. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nat. Clim. Chang.*, 9(4), 306-312. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>
- SMITH, S. V. (1981). Marine macrophytes as a global carbon sink. *Science*, 211(4484), 838-840. <https://doi.org/10.1126/science.211.4484.838>
- SOMERO, G. N. (2002). Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals : optima, limits, and costs of living. *Integr. Comp. Biol.*, 42(4), 780-789. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.780>

- SOMERO, G. N. (2010). The physiology of climate change : how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *J. Exp. Biol.*, 213(6), 912-920. <https://doi.org/10.1242/jeb.037473>
- SØRENSEN, J. G., KRISTENSEN, T. N., & LOESCHCKE, V. (2003). The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecol. Lett.*, 6(11), 1025-1037. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00528.x>
- SOROKIN, C., & KRAUSS, R. W. (1958). The effects of light intensity on the growth rates of green algae. *Plant Physiol.*, 33(2), 109-113. <https://doi.org/10.1104/pp.33.2.109>
- SORTE, C. J. B., WILLIAMS, S. L., & CARLTON, J. T. (2010). Marine range shifts and species introductions : comparative spread rates and community impacts. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 19(3), 303-316. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00519.x>
- STAEHR, P. A., & WERNBERG, T. (2009). Physiological responses of *Ecklonia radiata* (Laminariales) to a latitudinal gradient in ocean temperature. *J. Phycol.*, 45(1), 91-99. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00635.x>
- STANKOVIC, M., AMBO-RAPPE, R., CARLY, F., DANGAN-GALON, F., FORTES, M. D., HOSSAIN, M. S., KISWARA, W., VAN LUONG, C., MINH-THU, P., MISHRA, A. K., NOIRAKSAR, T., NURDIN, N., PANYAWAI, J., RATTANACHOT, E., ROZAIMI, M., SOE HTUN, U., & PRATHEP, A. (2021). Quantification of blue carbon in seagrass ecosystems of Southeast Asia and their potential for climate change mitigation. *Sci. Total Environ.*, 783(146858), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146858>
- STEKOLL, M. S., DEYSHER, L. E., & HESS, M. (2006). A remote sensing approach to estimating harvestable kelp biomass. *J. Appl. Phycol.*, 18(3-5), 323-334. <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9029-7>
- STENECK, R. S., GRAHAM, M. H., BOURQUE, B. J., CORBETT, D., ERLANDSON, J. M., ESTES, J. A., & TEGNER, M. J. (2002). Kelp forest ecosystems : biodiversity, stability, resilience and future. *Envir. Conserv.*, 29(4), 436-459. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000322>
- SU, X., WU, S., YANG, L., XUE, R., LI, H., WANG, Y., & ZHAO, H. (2014). Exogenous progesterone alleviates heat and high light stress-induced inactivation of photosystem II in wheat by enhancing antioxidant defense and D1 protein stability. *Plant Growth Regul.*, 74(3), 311-318. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9920-1>
- SVEN, B., & ESHEL, A. (1983). Photosynthesis of *Ulva* sp. II. utilization of CO₂ and HCO₃⁻ when submerged. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 70(1), 99-106. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90152-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90152-1)
- TAIT, L., BIND, J., CHARAN-DIXON, H., HAWES, I., PIRKER, J., & SCHIEL, D. (2019). Unmanned aerial vehicles (UAVs) for monitoring macroalgal biodiversity :

- Comparison of RGB and multispectral imaging sensors for biodiversity assessments. *Remote Sens.*, 11(19), 2332. <https://doi.org/10.3390/rs11192332>
- TAIT, L., & SCHIEL, D. (2010). Primary productivity of intertidal macroalgal assemblages : comparison of laboratory and *in situ* photorespirometry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 416, 115-125. <https://doi.org/10.3354/meps08781>
- TAO, B., PAN, D., MAO, Z., SHEN, Y., ZHU, Q., & CHEN, J. (2013). Optical detection of *Prorocentrum donghaiense* blooms based on multispectral reflectance. *Acta Oceanol. Sin.*, 32(10), 48-56. <https://doi.org/10.1007/s13131-013-0365-6>
- THIBAUT, T., HEREU, B., SUSINI, M.-L., COTTALORDA, J.-M., & JAVEL, F. (2005). *Inventaire et cartographie des peuplements de Fucales du Parc National de Port-Cros* (Inventaire).
- TOMANEK, L. (2010). Variation in the heat shock response and its implication for predicting the effect of global climate change on species biogeographical distribution ranges and metabolic costs. *J. Exp. Biol.*, 213(6), 971-979. <https://doi.org/10.1242/jeb.038034>
- TOMANEK, L., & HELMUTH, B. (2002). Physiological ecology of rocky intertidal organisms : A synergy of concepts. *Integr. Comp. Biol.*, 42(4), 771-775. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.771>
- TREVATHAN-TACKETT, S. M., KELLEWAY, J., MACREADIE, P. I., BEARDALL, J., RALPH, P., & BELLGROVE, A. (2015). Comparison of marine macrophytes for their contributions to blue carbon sequestration. *Ecology*, 96(11), 3043-3057. <https://doi.org/10.1890/15-0149.1>
- UHL, F., BARTSCH, I., & OPPELT, N. (2016). Submerged kelp detection with hyperspectral data. *Remote Sens.*, 8(6), 487. <https://doi.org/10.3390/rs8060487>
- UHL, F., OPPELT, N., & BARTSCH, I. (2013). Spectral mixture of intertidal marine macroalgae around the island of Helgoland (Germany, North Sea). *Aquat. Bot.*, 111, 112-124. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.06.001>
- UHRMACHER, S., HANELT, D., & NULTSCH, W. (1995). Zeaxanthin content and the degree of photoinhibition are linearly correlated in the brown alga *Dictyota dichotoma*. *Mar. Biol.*, 123(1), 159-165. <https://doi.org/10.1007/BF00350335>
- VADAS SR, R. L., WRIGHT, W. A., & BEAL, B. F. (2004). Biomass and Productivity of Intertidal Rockweeds (*Ascophyllum nodosum* LeJolis) in Cobscook Bay. *Northeastern Naturalist*, 11, 123-142. [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2004\)11\[123:BAPOIR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2004)11[123:BAPOIR]2.0.CO;2)
- VANGI, E., D'AMICO, G., FRANCINI, S., GIANNETTI, F., LASSERRE, B., MARCHETTI, M., & CHIRICI, G. (2021). The new hyperspectral satellite PRISMA : Imagery

- for forest types discrimination. *Sensors*, 21(4), 1182. <https://doi.org/10.3390/s21041182>
- VÉLEZ-REYES, M., ROSARIO-TORRES, S., GOODMAN, J. A., ALVIRA, E. M., & CASTRODAD, A. (2007). Hyperspectral image unmixing over benthic habitats. *Defense and Security Symposium*, 65650U. <https://doi.org/10.1117/12.721049>
- VENTURA, D., BONIFAZI, A., GRAVINA, M. F., & ARDIZZONE, G. D. (2017). Unmanned Aerial Systems (UASs) for Environmental Monitoring : A Review with Applications in Coastal Habitats. In *Aerial Robots - Aerodynamics, Control and Applications*. InTech. <https://doi.org/10.5772/intechopen.69598>
- VERSHININ, A. O., & KAMNEV, A. N. (1996). Xanthophyll cycle in marine macroalgae. *Botanica Marina*, 39(1-6), 421-425. <https://doi.org/10.1515/botm.1996.39.1-6.421>
- VIOLLIER, M., BELSCHER, T., & LOUBERSAC, L. (1985). Signatures spectrales des objets du littoral. *Proceedings of the 3rd International Colloquium on Spectral Signatures of Objects in Remote Sensing*.
- VOGT, H., & SCHRAMM, W. (1991). Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic) : what are the causes? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 69, 189-194. <https://doi.org/10.3354/meps069189>
- WALKER, A. P., DE KAUWE, M. G., BASTOS, A., BELMECHERI, S., GEORGIU, K., KEELING, R. F., MCMAHON, S. M., MEDLYN, B. E., MOORE, D. J. P., NORBY, R. J., ZAEHLE, S., ANDERSON-TEIXEIRA, K. J., BATTIPAGLIA, G., BRIENEN, R. J. W., CABUGAO, K. G., CAILLERET, M., CAMPBELL, E., CANADELL, J. G., CIAIS, P., ... ZUIDEMA, P. A. (2021). Integrating the evidence for a terrestrial carbon sink caused by increasing atmospheric CO₂. *New Phytologist*, 229(5), 2413-2445. <https://doi.org/10.1111/nph.16866>
- WEBB, W. L., NEWTON, M., & STARR, D. (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. A Mathematical model. *Oceanologia*, 17(4), 281-291. <https://doi.org/10.1007/BF00345747>
- WENQUAN ZHU, Y. P. (2004). Estimating net primary productivity of terrestrial vegetation based on remote sensing : a case study in Inner Mongolia, China. *IEEE International IEEE International IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium, 2004. IGARSS '04. Proceedings. 2004, 1*, 528-531. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2004.1369080>
- WERNBERG, T., & STRAUB, S. C. (2016). Impacts and effects of ocean warming on seaweeds. In *Explaining Ocean Warming : Causes, Scale, Effects and Consequences* (p. 87-103).
- WERNBERG, T., RUSSELL, B. D., THOMSEN, M. S., GURGEL, C. F. D., BRADSHAW, C. J., POLOCZANSKA, E. S., & CONNELL, S. D. (2011). Seaweed communities in retreat from ocean warming. *Curr. Biol.*, 21(21), 1828-1832. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.028>

- WERNBERG, T., THOMSEN, M. S., TUYA, F., KENDRICK, G. A., STAHR, P. A., & TOOHEY, B. D. (2010). Decreasing resilience of kelp beds along a latitudinal temperature gradient : potential implications for a warmer future : Climate and resilience of kelp beds. *Ecol. Lett.*, 13(6), 685-694. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01466.x>
- WHITE, L., LOISEL, S., SEVIN, L., & DAVOULT, D. (2021). *In situ* estimates of kelp forest productivity in macro-tidal environments. *Limnol. Oceanogr.*, 66(12), 1-13. <https://doi.org/10.1002/lno.11955>
- WHITE, M., GAFFNEY, S., BOWERS, D. G., & BOWYER, P. (2003). Interannual variability in Irish Sea turbidity and relation to wind strength. *Biol. Environ.*, 103(2), 83-90. <https://doi.org/10.3318/BIOE.2003.103.2.83>
- WILLIAMS, P. J. B., RAINE, R. C. T., & BRYAN, J. R. (1979). Agreement between the ¹⁴C and oxygen methods of measuring phytoplankton production : reassessment of the photosynthetic quotient. *Oceanol. acta*, 2(14), 411-416.
- WILLIAMS, P. J. B., & ROBERTSON, J. E. (1991). Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms/ the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.*, 13, S153-S159. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.plankt.a042366>
- WILLIAMS, S. L., & DETHIER, M. N. (2005). High and dry : variation in net photosynthesis of the intertidal seaweed *Fucus gardneri*. *Ecology*, 86(9), 2373-2379. <https://doi.org/10.1890/04-1569>
- YU, D., GAI, Z., KONG, X., LIU, H., & LIU, E. (2017). Monitoring *Ulva prolifera* in the Yellow Sea and East China Sea derived from multi-source remote sensing images. In Y. LV, J. SU, W. GONG, J. YANG, W. BAO, W. CHEN, Z. SHI, J. FEI, S. HAN & W. JIN (Éd.), *LIDAR Imaging Detection and Target Recognition 2017* (p. 170). SPIE. <https://doi.org/10.1117/12.2295278>
- ZAMORA, S., SANDOVAL-HERAZO, L. C., BALLUT-DAJUD, G., DEL ÁNGEL-CORONEL, O. A., BETANZO-TORRES, E. A., & MARÍN-MUÑIZ, J. L. (2020). Carbon fluxes and stocks by mexican tropical forested Wetland soils : A critical review of its role for climate change mitigation. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 17(20), 7372. <https://doi.org/10.3390/ijerph17207372>
- ZEHETNER, F. (2010). Does organic carbon sequestration in volcanic soils offset volcanic CO₂ emissions? *Quat. Sci. Rev.*, 29(11-12), 1313-1316. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.03.003>
- ZHAO, J., LIU, D., CAO, Y., ZHANG, L., PENG, H., WANG, K., XIE, H., & WANG, C. (2022). An integrated remote sensing and model approach for assessing forest carbon fluxes in China. *Sci. Total Environ.*, 811, 152480. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152480>

ZIMMERMAN, R. C., & KREMER, J. N. (1984). Episodic nutrient supply to a kelp forest ecosystem in Southern California. *J. Mar. Res.*, 42(3), 591-604. <https://doi.org/10.1357/002224084788506031>

Résultats de l'analyse pigmentaire

A.1 Phycobiliprotéines

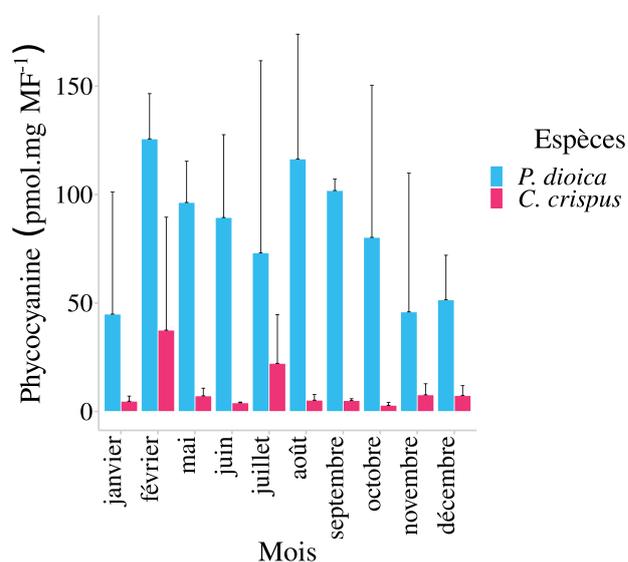


FIGURE A.1 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en phycocyanine (en pmol mg MF⁻¹) chez deux espèces de Rhodophyta (*C. crispus* et *P. dioica*). Les données sont présentées sous la forme moyenne ± écart-type ($n = 3$).

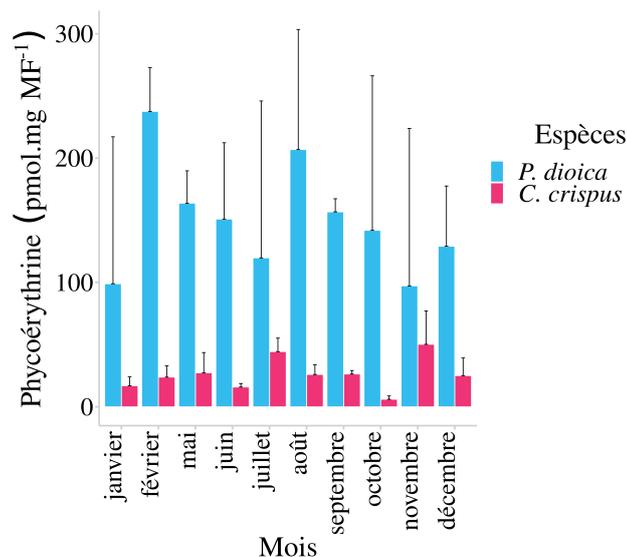


FIGURE A.2 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en phycoérythrine (en pmol mg MF⁻¹) chez deux espèces de Rhodophyta (*C. crispus* et *P. dioica*). Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

A.2 Chlorophylles

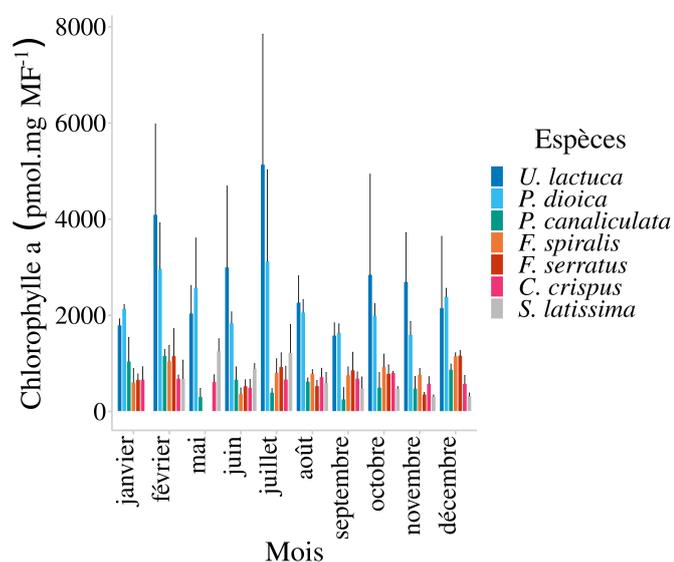


FIGURE A.3 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en chlorophylle *a* (en pmol mg MF⁻¹) chez sept espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

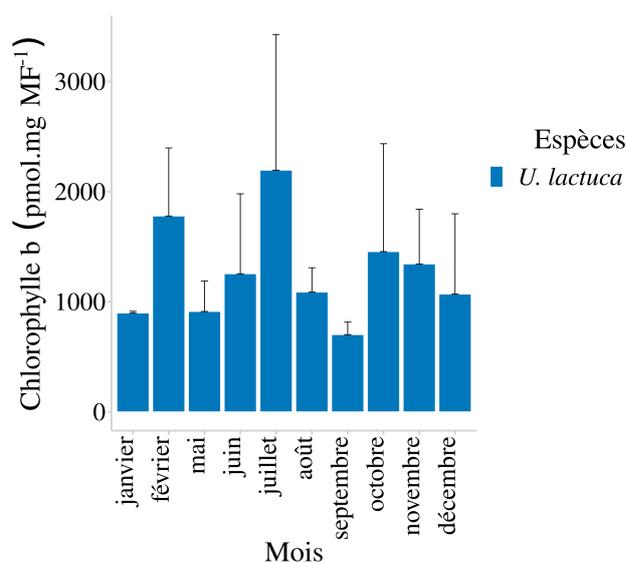


FIGURE A.4 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en chlorophylle *b* (en pmol mg MF⁻¹) chez une espèce de Chlorophyta, *U. lactuca*. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

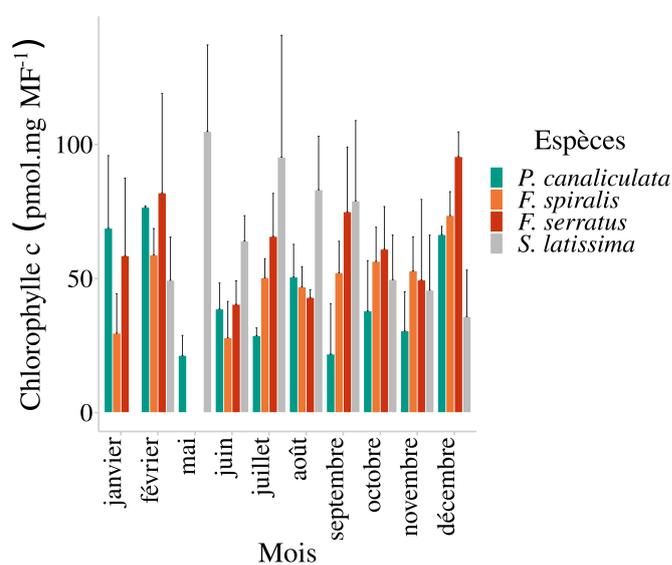


FIGURE A.5 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en chlorophylle *c* (en pmol mg MF⁻¹) chez quatre espèces d'Ochrophyta. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

A.3 Caroténoïdes

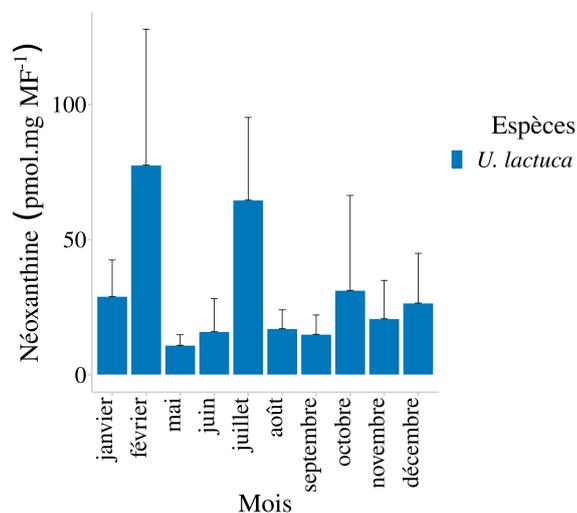


FIGURE A.6 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en néoxanthine (en pmol mg MF⁻¹) chez une espèce de Chlorophyta, *U. lactuca*. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

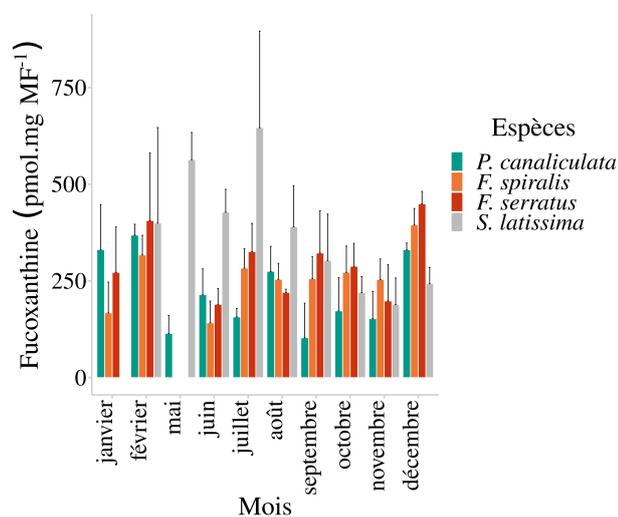


FIGURE A.7 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en fucoxanthine (en pmol mg MF⁻¹) chez quatre espèces d'Ochrophyta. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

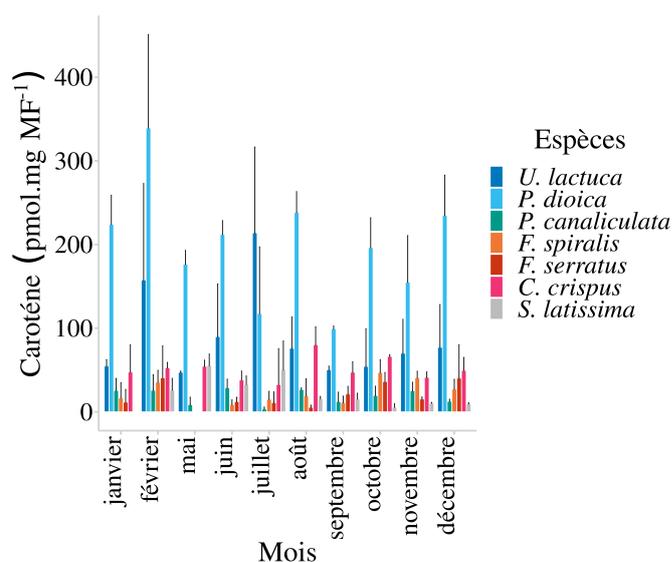


FIGURE A.8 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en carotène (en pmol mg MF⁻¹) chez sept espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

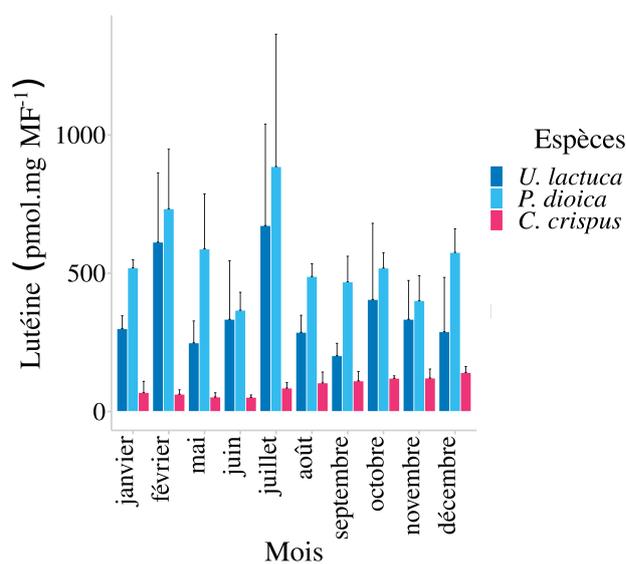


FIGURE A.9 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en lutéine (en pmol mg MF⁻¹) chez trois espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

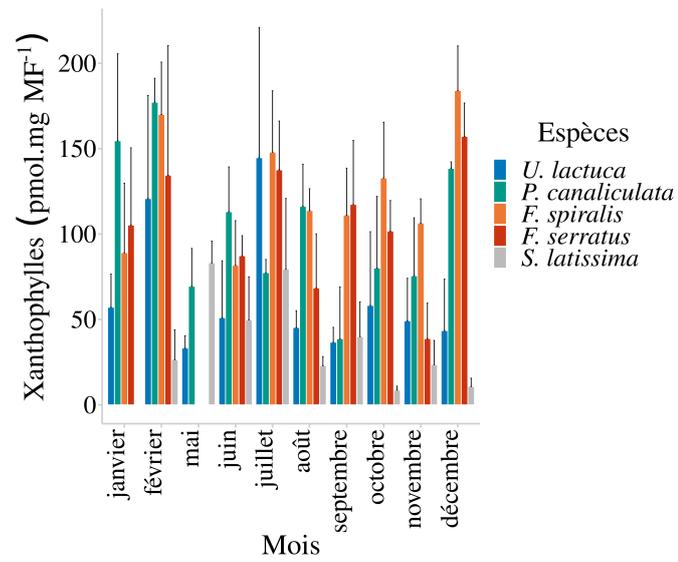


FIGURE A.10 – Variation saisonnière de la concentration pigmentaire en pigments du cycle des xanthophylles (en pmol mg MF⁻¹) chez cinq espèces de macroalgues. Les données sont présentées sous la forme moyenne \pm écart-type ($n = 3$).

**CHARACTERIZATION OF THE RESPONSE OF MACROALGAE TO STRESS IN THE INTERTIDAL ZONE:
IMPACT ON SPECIES DISTRIBUTION AND PRODUCTION YIELDS**

Abstract

Macroalgae, as photosynthetic organisms, play a major role in carbon storage in coastal environments. A large proportion of them develop in the intertidal zone, which potentially constitutes a stressful environment, due to the alternation of immersion and emersion periods during the tidal cycles. However, the understanding of the responses of these organisms to the stresses of this particular environment is still incomplete. The objective of this thesis was to study the potential effects of intertidal stresses on primary production as well as on the evolution of the geographic range of different macroalgal species. The use of benthic chambers both under emersed conditions and underwater allowed to follow the seasonal evolution of primary production, while a new approach to discriminate macroalgal species, based on the use of hyperspectral reflectance spectra of individuals, was developed to meet the needs of stock monitoring. The present study focused on four species of Ochrophyta, characteristic of the Pas-de-Calais coast. Along this coasts, *P. canaliculata*, *F. spiralis*, *F. serratus* and *S. latissima* are characteristic of different tidal levels and thus experience different emersion durations. The daily production budgets obtained confirmed that macroalgae constitute one of the most productive ecosystems on the planet, comparable to productive terrestrial systems. These measurements also showed that the emersion phase is a critical period for production in summer, with the appearance of important photoinhibition phenomena linked to high light levels and high temperatures. However, the present study also showed that this emersion phase had a primordial role in the production budgets, mainly in winter. Indeed, during this period, it was shown that almost all the macroalgal production was realized during emersion. The implementation of a new procedure of discrimination of macroalgae by their hyperspectral signature allowed to differentiate, for the very first time, the main characteristic species of the rocky shore of the study area under controlled conditions. This new procedure was then applied to spectra acquired *in situ* both just after individuals were emersed and at low tide in order to study the effect of desiccation on reflectance spectra. Finally, desiccation favors a more efficient discrimination of hyperspectral reflectance signals, through the decrease of the intra-specific variability of spectral responses. Monthly monitoring of hyperspectral reflectance spectra of macroalgae was also carried out and the spectral discrimination results obtained showed that the most favorable period for mapping overflights was summer.

Keywords: abiotic stress, macroalgae, primary production, spectral imagery

**CARACTÉRISATION DE LA RÉPONSE DES MACROALGUES AUX STRESS DE LA ZONE INTERTIDALE :
IMPACT SUR LA DISTRIBUTION DES ESPÈCES ET SUR LES RENDEMENTS DE PRODUCTION**

Résumé

Les macroalgues, en tant qu'organismes photosynthétiques, jouent un rôle prépondérant dans le stockage du carbone en milieu côtier. Une grande partie d'entre elles se développent dans la zone intertidale, qui potentiellement constitue un environnement stressant, dû à l'alternance des phases d'immersion et d'émersion au cours des cycles de marée. Cependant, la compréhension des réponses de ces organismes aux stress de cet environnement particulier reste encore incomplète. Ce travail de thèse a pour objectif d'étudier les effets potentiels des stress de la zone intertidale sur la production primaire ainsi que sur l'évolution de l'aire géographique de répartition de différentes espèces de macroalgues. L'utilisation de chambres benthiques à l'émersion et à l'immersion a permis de suivre l'évolution saisonnière de la production primaire, tandis qu'une nouvelle approche de discrimination des espèces de macroalgues, basée sur l'utilisation des spectres de réflectance hyperspectral des individus, a été développée pour répondre aux besoins de suivis des stocks. La présente étude s'est focalisée sur quatre espèces d'Ochrophyta, caractéristiques du littoral du Pas-de-Calais. Le long de ces côtes, *Pelvetia canaliculata*, *Fucus spiralis*, *Fucus serratus* et *Saccharina latissima* sont caractéristiques de différents étages de la zone littorale et expérimentent donc des périodes d'émersion variées. Les bilans de production journaliers obtenus confirment que les macroalgues constituent l'un des écosystèmes les plus productifs sur la planète, comparable aux systèmes terrestres les plus productifs. Ces mesures ont également montré que la phase d'émersion constituait une période critique pour la production en été, avec l'apparition de phénomènes de photoinhibition important lié aux forts éclaircissements et aux fortes températures. Cependant, la présente étude a également montré que cette phase d'émersion avait un rôle primordial dans les bilans de production, principalement en hiver. En effet, au cours de cette période, la quasi-totalité de la production des macroalgues est réalisée au cours de l'émersion. La mise en place d'une nouvelle procédure de discrimination des macroalgues par leur signature hyperspectrale a permis de différencier, pour la première fois, les principales espèces caractéristiques de l'estran rocheux de la zone d'étude en conditions contrôlées. Cette nouvelle procédure a ensuite été appliquée sur des spectres acquis *in situ* à la fois au cours du découvrément des organismes et lors de la basse mer afin d'étudier l'effet de la dessiccation sur les spectres de réflectance. La dessiccation favorise une discrimination plus efficace des signaux de réflectance hyperspectrale, au travers de la diminution de la variabilité intra-spécifique des réponses spectrales. Un suivi mensuel des spectres de réflectance hyperspectrale des macroalgues a également été réalisé et les résultats de discrimination spectrale obtenus ont montré que la période la plus propice à la réalisation de survols cartographiques était l'été.

Mots clés : imagerie spectrale, macroalgues, production primaire, stress abiotique
