

**UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE**

**UPRES-A-CNRS 8013 ELICO  
Ecosystèmes Littoraux et Côtiers**

**THESE PRESENTEE PAR**

**François Gévaert**

pour obtenir le titre de

**Docteur de l'Université de Lille**

**en**

**Environnement et écosystèmes marins et continentaux**

**IMPORTANCE DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT  
ET DU PHENOMENE DE PHOTOINHIBITION  
SUR LA PRODUCTION DES GRANDES ALGUES MARINES**

soutenu le 18 décembre 2001 devant le jury composé de :

Président :	Pr. Jean-Claude Dauvin	Université de Lille I
Rapporteurs :	Pr. Joël Cosson	Université de Caen
	Dr. Guy Levavasseur	CNRS Station Biologique de Roscoff
Directeur :	Pr. Yves Lemoine	Université de Lille I
Co-directeur :	Pr. Dominique Davoult	Université du Littoral - Côte d'Opale

---

## RESUME

Les facteurs de l'environnement ont une importance considérable sur la production de carbone par les laminaires dans la zone côtière de la Manche orientale. Après une étude de terrain en plongée, qui a permis de préciser la localisation des principaux sites d'implantation de *Laminaria saccharina* et *Laminaria digitata* et d'estimer leur surface de recouvrement, une analyse quantitative a montré une évolution saisonnière des biomasses, des densités, des teneurs en carbone et azote dans les sporophytes mais également du rythme de croissance des algues, essentiellement liée à l'énergie lumineuse reçue, mais aussi à la température et à la disponibilité de l'eau de mer en sels nutritifs. En particulier, une analyse physiologique a permis d'apprécier l'influence du rythme tidal qui gouverne la quantité (mais aussi la qualité) de radiations lumineuses parvenant aux laminaires. D'abord simulées au laboratoire en conditions contrôlées, ces expériences reproduites *in situ* en plongée et qui font appel à des mesures de la fluorescence de la chlorophylle en lumière modulée ont montré que les laminaires, pour faire face au phénomène de photoinhibition à marée basse, développaient des mécanismes photoprotecteurs en relation avec l'efficacité du cycle des xanthophylles. A marée haute, elles reçoivent au contraire très peu de radiations lumineuses compte tenu de la turbidité des eaux, et voient alors leur activité photosynthétique chuter. Les laminaires, fixées sur le substrat rocheux, sont en mesure de s'adapter rapidement à cet environnement variable. Couplées à des mesures quantitatives de l'activité photosynthétique (dégagement d'oxygène), les mesures de fluorescence permettront d'aboutir à des bilans de production sur des algues *in situ*.

---

## TITLE

Consequence of environmental factors and photoinhibition process on the production of seaweeds

---

## ABSTRACT

In the coastal zone of the eastern English Channel, environmental factors have a great influence on the primary production of the kelps. Following a study using dive, which had allowed to locate the settlements of *Laminaria digitata* and *Laminaria saccharina* and to assess their distribution area, a quantitative analysis show a clear seasonal pattern in biomass, density, carbon and nitrogen content as well as in growth. These trends are essentially linked to irradiance, temperature and also nutrients availability. In particular, a physiological analysis has allowed assessing tidal cycle influence, which drives light quantity (but also light quality) reaching seaweeds. These experiments were done in the laboratory under controlled conditions, and then *in situ* with a Diving-PAM. They showed that kelps develop photoprotective mechanisms via the xanthophylls cycle to prevent photoinhibition at low tide. At high tide, their photosynthetic activity is very low because of low irradiance due to seawater turbidity. They are able to adapt to this fluctuating environment. Coupling to quantitative photosynthetic activity, fluorescence measurements will allow assessing productive outcome of *in situ* seaweeds.

---

## MOTS-CLES

*Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata*, photoinhibition, cycle xanthophylle, biomasse, cartographie, fluorescence, production primaire, photosynthèse, photoprotection

---

## DISCIPLINE

Environnement et Ecosystèmes Marins et Continentaux

---

## LABORATOIRE

UPRES-A-CNRS 8013 ELICO (Ecosystèmes Littoraux et Côtiers)

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE

Equipe Cytophysiologie Végétale et Phycologie (59655 VILLENEUVE D'ASCQ Cedex)

Station Marine de WIMEREUX (B.P. 80, 62930 WIMEREUX)

# SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION</u> .....	3
<u>CHAPITRE I MATERIELS ET METHODES</u> .....	15
<u>I.1. MILIEU DE VIE DES MACROALGUES BENTHIQUES</u> .....	15
<u>I.1.1. Zone d'étude et géographie</u> .....	15
<u>I.1.2. Caractéristiques physiques et chimiques</u> .....	15
<u>I.1.2.1. Hydrodynamisme</u> .....	15
<u>I.1.2.2. Nature du substrat</u> .....	18
<u>I.1.2.3. Irradiance</u> .....	20
<u>I.1.2.4. Hydrologie</u> .....	20
<u>I.1.3. Etagement des espèces et répartition biogéographique</u> .....	22
<u>I.2. BIOLOGIE DES ESPÈCES ALGALES <i>LAMINARIA SACCHARINA</i> ET <i>LAMINARIA DIGITATA</i></u> .....	25
<u>I.2.1. Rappels systématiques</u> .....	25
<u>I.2.1.1. Taxonomie et écologie</u> .....	25
<u>I.2.1.2. Degré de différenciation : structure tissulaire et croissance</u> .....	26
<u>I.2.1.3. Reproduction et cycle de vie</u> .....	30
<u>I.2.2. Photosynthèse chez les laminaires</u> .....	32
<u>I.3. CARTOGRAPHIE ET SUIVI DES POPULATIONS</u> .....	33
<u>I.3.1. Cartographie</u> .....	33
<u>I.3.1.1. Relevés en plongée</u> .....	33
<u>I.3.1.2. Report des coordonnées sur carte</u> .....	36
<u>I.3.2. Mesures et suivis saisonniers quantitatifs</u> .....	36
<u>I.3.2.1. Densité, biomasse et longueur individuelle</u> .....	36
<u>I.3.2.2. Croissance individuelle</u> .....	37
<u>I.4. CARACTERISATION DES ESPECES</u> .....	39
<u>I.4.1. Biométrie</u> .....	39

I.4.1.1. Echantillonnage.....	39
I.4.1.2. Tailles et biomasses.....	39
I.4.1.3. Teneurs élémentaires : carbone et azote.....	40
I.4.2. Fluorescence .....	41
I.4.2.1. Paramètres de fluorescence chlorophyllienne.....	41
I.4.2.2. Récolte du matériel biologique et acclimatation pour les simulations.....	45
I.4.2.3. Simulation d'un cycle de marée : mesures expérimentales.....	46
I.4.2.4. Mesures <i>in situ</i> .....	49
I.4.3. Extraction pigmentaire et caractérisation .....	51
I.4.4. Mesure de l'activité photosynthétique.....	53
I.4.4.1. Mesure du dégagement d'oxygène.....	53
I.4.4.2. Courbes de saturation lumineuse : couplage oxygène – fluorescence.....	54
<b><u>CHAPITRE II SUPERFICIE, BIOMASSE ET DENSITÉ DES POPULATIONS DE LAMINAIRES DU LITTORAL NORD/PAS-DE-CALAIS.....</u></b>	<b>55</b>
<u>II.1. SURFACES DE RECOUVREMENT.....</u>	55
<u>II.2. ESTIMATION DES BIOMASSES.....</u>	56
I.2.1. Poids frais et poids sec (relations globales).....	56
I.2.2. Contenus en carbone et en azote (relations globales).....	59
<u>II.3. VARIATION SAISONNIERE.....</u>	67
I.3.1. Teneurs en carbone et en azote.....	67
I.3.2. Relations saisonnières d'allométrie.....	67
I.3.3. Croissance.....	79
I.3.4. Biomasses.....	89
<u>II.4. DISCUSSION.....</u>	93
I.4.1. Biométrie.....	93
I.4.2. Stockage du carbone et de l'azote.....	94
I.4.3. Variations des teneurs en carbone et en azote le long de la fronde.....	95
I.4.4. Variations saisonnières de la teneur en carbone.....	96
I.4.5. Variations saisonnières de la teneur en azote.....	96
I.4.6. Croissance.....	97

<u>II.4.7. Biomasse</u> .....	99
<u>II.5. CONCLUSION</u> .....	101
<b><u>CHAPITRE III ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE DES LAMINAIRES SUR DIFFÉRENTES ECHELLES DE TEMPS</u></b> .....	<b>105</b>
<u>III.1. ECHELLE DE LA MARÉE</u> .....	105
<u>III.1.1. Cycle de marée simulé par variation de l'éclairement</u> .....	105
<u>III.1.1.1. Suivi des paramètres de fluorescence chlorophyllienne : tendances générales</u> .....	105
<u>III.1.1.2. Composition pigmentaire : tendance générale et fonctionnement du cycle des xanthophylles</u> .....	111
<u>III.1.2. Mesures <i>in situ</i></u> .....	114
<u>III.1.2.1. Mesures <i>in situ</i> en Manche occidentale</u> .....	114
<u>III.1.2.2. Mesures <i>in situ</i> en Manche orientale</u> .....	121
<u>III.1.3. Couplage fluorescence et activité photosynthétique</u> .....	127
<u>III.2. ECHELLE SAISONNIÈRE</u> .....	131
<u>III.2.1.1. Comparaison saisonnière (et bathymétrique) des paramètres de la fluorescence chlorophyllienne</u> .....	131
<u>III.2.1.2. Adaptation pigmentaire</u> .....	136
<u>III.3. DISCUSSION</u> .....	138
<u>III.3.1. Dynamiques de photoinhibition et photoprotection</u> .....	138
<u>III.3.2. Variations saisonnières des performances photosynthétiques</u> .....	141
<u>III.3.3. Comparaison des paramètres photosynthétiques de laminaires collectées sur des niveaux bathymétriques différents</u> .....	143
<u>III.3.4. Comparaison des suivis de fluorescence en Manche orientale et en Manche occidentale</u> .....	144
<b><u>CONCLUSION</u></b> .....	<b>147</b>
<b><u>BIBLIOGRAPHIE</u></b> .....	<b>155</b>



## INTRODUCTION

Les milieux marins côtiers, qui regroupent la zone intertidale et le plateau continental jusqu'à environ 200 m de profondeur sont, malgré la faible proportion de la surface globale des océans qu'ils occupent (environ 8 %) des sites privilégiés en raison des flux de matière et d'énergie qui s'y établissent. En particulier, les échanges eau-sédiment, eau-atmosphère et sédiment-atmosphère génèrent dans ces zones d'interfaces d'importants gradients physico-chimiques, sédimentaires et biologiques engendrant des conditions très contrastées du milieu. Les écosystèmes qui s'y présentent sont d'une grande variété et, par les interactions qu'ils manifestent avec le domaine océanique et continental, ils participent aux processus de production, de flux et de transformation de la matière minérale et organique. C'est sans aucun doute par cette position d'interface qu'ils sont le siège d'une forte production primaire, fournissant entre le quart (Mann, 1982) et le tiers (Wollast, 1991) du carbone organique du domaine marin. Ces milieux sont également des sites d'une grande importance économique par l'exploitation de ressources aussi bien minérales que biologiques qu'ils occasionnent. Cependant, ces espaces, qui concentrent une forte activité touristique et un grand nombre d'habitants, sont aussi soumis à une pression humaine croissante. L'action anthropique s'exerce principalement sur le littoral, altère les caractéristiques physiques et géomorphologiques, chimiques et biologiques de l'eau, de l'air et des sédiments et affecte le biotope (en particulier par les déchets domestiques, agricoles et industriels). C'est ainsi que la priorité d'un certain nombre de programmes de recherche régionaux, nationaux et internationaux a été donnée à l'étude de cette zone dont la préoccupation de maintien et de gestion est croissante.

En particulier, l'activité anthropique augmente les rejets de gaz carbonique et l'effet de serre associé. Pour en prévoir les conséquences, l'estimation de l'aptitude des océans à stocker le carbone est donc d'une importance capitale. Les cycles biogéochimiques revêtent depuis quelques années un intérêt scientifique (programmes PNEC<sup>1</sup> et JGOFS<sup>2</sup>) et visent à caractériser la contribution des écosystèmes côtiers dans les bilans globaux de matière et plus particulièrement dans le cycle du carbone. En particulier, un programme de recherche inscrit dans le contrat de plan Etat-Région Nord-Pas de Calais<sup>3</sup> a été initié dans cette thématique de

---

<sup>1</sup> Programme National d'Environnement Côtier

<sup>2</sup> Joint Global Ocean Flux Study

<sup>3</sup> Dynamique des Systèmes Côtiers du Pas de Calais (DYSCOP)

recherche. Ce travail a débuté en s'insérant dans un des objectifs principaux de ce programme : l'étude du cycle bio-géochimique du carbone.

Dans le cadre de l'étude du flux de carbone dans l'écosystème côtier Manche orientale, la connaissance du rôle joué par les micro- et macroalgues, et particulièrement par les laminaires, dans la fixation du carbone, revêt une importance primordiale. Les algues sont des organismes autotrophes et donc capables de croître sans apport de substances organiques externes. Par le processus de la photosynthèse, elles ont la capacité d'intégrer le carbone dans des molécules organiques et participent ainsi au cycle biogéochimique du carbone. Il est reconnu que la productivité des macroalgues benthiques peut être tout à fait comparable à celle des plantes cultivées terrestres. Ryther (1963) en a estimé la production mondiale au dixième de celle du phytoplancton alors que ce dernier utilise une surface correspondante 1000 fois supérieure. Les espèces de la classe des *Phaeophyceae*, qui se rencontrent depuis les régions équatoriales et tropicales jusqu'aux régions subpolaires mais dont la plus grande diversité s'observe malgré tout dans les régions froides, en nombre d'espèces comme en variété de types morphologiques, contribuent pour une grande part à la production primaire des systèmes côtiers. Afin d'aboutir à des bilans annuels en terme de fixation de carbone réalisée par ces algues, différentes approches sont nécessaires pour caractériser au mieux les flux de matière impliqués. Généralement, ces études font appel à des relevés de terrain afin d'estimer les surfaces de recouvrement des populations algales. Couplées à cette cartographie, des mesures de la biomasse en place permettent d'apprécier les stocks, dont l'évolution saisonnière peut montrer l'existence de fluctuations temporelles. Des mesures de croissance individuelle des algues fournissent une première estimation des flux de matière. D'un point de vue plus physiologique, des mesures directes de l'activité photosynthétique procurent des informations à plus petite échelle qui, une fois intégrées sur un laps de temps plus important en tenant compte de divers facteurs forçants qui modifient le taux de fixation du carbone, peuvent fournir une estimation de la production annuelle de manière plus précise.

En France, ces diverses approches ont été entreprises, en particulier en Bretagne. En Manche occidentale, des estimations de production ont été initiées par des mesures de la croissance des algues (Cosson, 1967 ; Perez, 1969 ; Chassé & Le Gendre, 1976). Perez & Audouin (1973) ont évalué en milieu immergé la biomasse totale de *Laminaria digitata* dans un secteur précis, par recensement du nombre d'individus (densité) et mesure de la biomasse de matière fraîche par mètre carré puis extrapolation à l'ensemble du secteur. En 1983, Thouin procède à des estimations de la biomasse en Basse-Normandie par échantillonnage et prospection le long de transects ; Cosson (1999) compare par la suite ces données à de nouveaux prélèvements effectués en 1997 et constate une nette diminution de la biomasse et de la densité des populations de *Laminaria digitata* sur les côtes du Calvados. L'étude menée



par Bajjouk (1996) fait appel aux différentes approches d'estimation présentées antérieurement en insérant un outil d'évaluation qualitatif et quantitatif basé sur l'imagerie multispectrale. Des mesures de l'activité photosynthétique, consistant essentiellement à faire photosynthétiser des échantillons d'algues pendant un temps donné dans des conditions ambiantes pré-définies, ont aussi été effectuées, principalement par Levavasseur (1987).

Cependant, peu d'informations concernent les populations de laminaires du nord de la France qui, même si elles n'occupent que des surfaces de recouvrement limitées, ont néanmoins un intérêt écologique en terme d'habitat remarquable au niveau local et, comparativement aux autres espèces algales, sont reconnues pour être très productives. Dans le cadre d'une politique de préservation et de valorisation du patrimoine naturel, leur étude, qui intéresse principalement la région Nord-Pas de Calais, pourra également apporter des éléments plus généraux sur la biologie et la physiologie de l'espèce. Effectivement, pratiquement aucune donnée ne concerne les macroalgues de la région Nord-Pas de Calais (Richard, 1984) et en particulier les populations de laminaires si ce n'est quelques résultats relatifs aux biomasses (Kling *et al.*, 1998). L'étude de la production primaire des laminaires apparaît dès lors justifiée, destinée à évaluer les flux de matière et leur bilan afin d'en estimer l'importance à l'échelle de la région.

La lumière semble être avec la température l'un des principaux facteurs environnementaux qui régule l'abondance des macroalgues benthiques mais aussi leur distribution dans l'habitat marin, ainsi que leur profondeur limite d'extension (Gerard, 1988 ; Hanelt *et al.*, 1993 ; Hanelt *et al.*, 1997b). Ce facteur abiotique aurait surtout une influence directe sur la photosynthèse de l'algue et par conséquent sur sa production. Par leur position en zone infralittorale voire médiolittorale inférieure, les laminaires doivent effectivement faire face à des variations importantes, aussi bien qualitatives que quantitatives de l'énergie lumineuse qu'elles reçoivent. Ces fluctuations sont gouvernées non seulement par le rythme solaire journalier mais surtout par le rythme de la marée. Elles sont ainsi progressivement recouvertes durant la marée montante par une colonne d'eau dont la hauteur s'accroît. Or, les radiations lumineuses, qui ne sont pas réfléchies à la surface de l'eau et qui sont absorbées dans son épaisseur, sont soumises à une extinction progressive au fur et à mesure de leur progression au sein de la colonne d'eau. Les laminaires reçoivent alors un éclairage dont l'intensité s'affaiblit graduellement et doivent donc parvenir à collecter un maximum de lumière. Dans la région Nord-Pas de Calais, ce phénomène est accentué par la turbidité importante des eaux côtières, liée à la nature sablo-vaseuse des sédiments ainsi qu'aux apports continentaux. Les courants de marée, par leur action érosive sur les falaises et la remise en suspension des sédiments fins, contribuent également à la turbidité des eaux qui affecte la

pénétration de la lumière. La profondeur de compensation, c'est à dire la profondeur où la respiration compense la photosynthèse, correspond approximativement au niveau auquel l'intensité lumineuse n'est plus que de 1 % (voire moins<sup>1</sup>) de ce qu'elle est en surface (Frontier & Pichod-Viale, 1995 ; Falkowski & Raven, 1997), et par conséquent au-delà de laquelle la vie autotrophe, faisant intervenir comme source d'énergie les radiations lumineuses<sup>2</sup>, deviendrait presque impossible. La zone s'étendant de la surface jusqu'à cette profondeur constitue la zone euphotique, pour laquelle la production primaire nette est donc positive. Elle est inférieure à 10 m dans le Nord-Pas de Calais. De plus, la qualité spectrale de la lumière est modifiée en profondeur sous l'effet de la diffusion et de l'absorption par les molécules d'eau et la matière particulaire en suspension<sup>1</sup>. En revanche, les algues peuvent être recouvertes par une colonne d'eau de faible hauteur, voire même être complètement exondées, en particulier lors des marées basses de vives-eaux et de grandes vives-eaux. Elles sont par conséquent exposées directement à la lumière solaire et doivent faire face à un excès de lumière pouvant inhiber leur photosynthèse et dégrader leur appareil photosynthétique. Une dépression de l'activité photosynthétique des algues et donc de la fixation de carbone, causée par la photoinhibition peut être observée lors de périodes de fort ensoleillement aux environs de midi (Ramus & Rosenberg, 1980 ; Coutinho & Zingmark, 1987 ; Huppertz *et al.*, 1990 ; Henley *et al.*, 1991a ; Hanelt, 1992 ; Henley *et al.*, 1992 ; Hanelt *et al.*, 1993), à la suite desquelles la photosynthèse restaure lentement. Le flux de photons parvenant aux algues fluctue également avec les saisons.

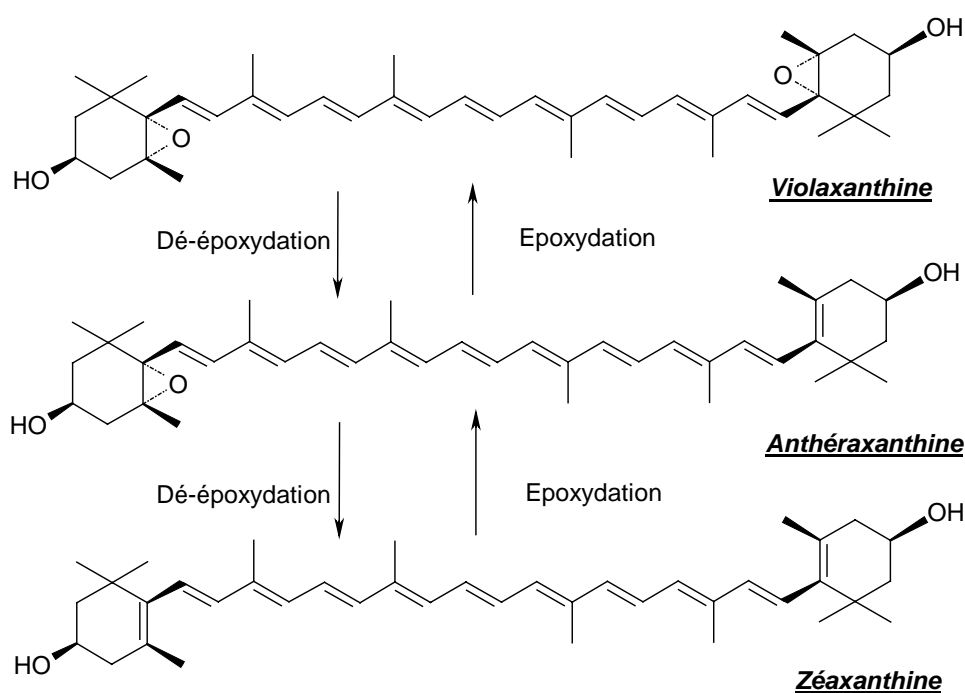
Face au stress lumineux qu'elles subissent à basse mer, les algues peuvent développer des mécanismes photoprotecteurs permettant une dissipation non-photochimique de l'excès d'énergie (non utilisable pour la photochimie) en radiations thermiques (Krause & Weis, 1991). Selon Critchley (1988), Henley *et al.* (1991a) ou encore Hanelt *et al.* (1997b), l'installation de ces mécanismes correspond au stade précoce de la photoinhibition. Des études portant sur la photosynthèse et la photoinhibition, déterminées à partir de dégagements d'oxygène ou de la fluorescence de la chlorophylle, ont été effectuées sur plusieurs espèces de macroalgues (King & Schramm, 1976b ; King & Schramm, 1976a ; Ramus *et al.*, 1976a ; Ramus *et al.*, 1976b ; Herbert & Waaland, 1988 ; Huppertz *et al.*, 1990 ; Henley *et al.*, 1991b ; Hanelt, 1992 ; Hanelt *et al.*, 1993 ; Benet *et al.*, 1994 ; Dring & Lüning, 1994 ; Häder *et al.*, 1997 ; Sagert *et al.*, 1997 ; Cabello-Pasini *et al.*, 2000 ; Ensminger *et al.*, 2000 ;

---

<sup>1</sup> certaines algues rouges encroûtantes ont une profondeur limite correspondant à 0,1 % de l'intensité lumineuse de surface

<sup>2</sup> en opposition à la vie autotrophe d'origine non solaire, possible par le processus de chimiosynthèse

Rodrigues *et al.*, 2000). L'augmentation de la dissipation non-radiative de l'énergie, pouvant être mesurée par la fluorescence chlorophyllienne, serait en partie liée au développement du cycle des xanthophylles (Benet *et al.*, 1994 ; Uhrmacher *et al.*, 1995 ; Harker *et al.*, 1999) impliquant la violaxanthine (époxy-xanthophylle à 9 doubles liaisons conjuguées), l'anthéroxanthine et la zéaxanthine (xanthophylle à 11 doubles liaisons conjuguées). La fonction du cycle des xanthophylles (Yamamoto, 1979), ayant pour but d'augmenter le nombre de molécules de zéaxanthine par conversion (dé-époxydation) de la violaxanthine en anthéroxanthine puis de l'anthéroxanthine en zéaxanthine, est d'assurer la photoprotection de l'appareil photosynthétique.



En effet, les excès d'énergie lumineuse, pouvant conduire à des photo-oxydations des pigments et à la production de formes réduites de l'oxygène<sup>2</sup>, peuvent être létaux pour les organismes photosynthétiques. En lumière sursaturante, la quantité d'énergie absorbée par les complexes antennaires est largement supérieure à la fraction utilisée pour activer la chaîne de transport des électrons intervenant dans l'acte photochimique. L'énergie en excès est alors accumulée sous forme de molécules de chlorophylle « excitée » (notamment sous la forme triplet) pouvant interagir avec les lipides membranaires, les acides aminés aromatiques et les purines provoquant des lésions irréparables de l'appareil photosynthétique (Siefermann-Harms, 1987). Ces formes peuvent également réagir avec l'oxygène pour donner des espèces

<sup>1</sup> les radiations bleu-vert sont celles qui pénètrent le plus profondément, les radiations rouges étant absorbées dès les premiers centimètres

<sup>2</sup> peroxydes, superoxydes

très oxydantes<sup>1</sup>, susceptibles de détruire les centres réactionnels (Kyle, 1987 ; Demmig-Adams & Adams, 1996). Pour faire face à ces agressions, les organismes photosynthétiques ont à leur disposition un certain nombre de mécanismes dits photoprotecteurs, dont les bases moléculaires sont encore aujourd'hui discutées. Au cours de stress lumineux, tandis que survient une dissipation thermique de l'énergie excitatrice, une accumulation de molécules de zéaxanthine peut s'observer aussi bien chez les végétaux supérieurs (Foyer *et al.*, 1989 ; Neubauer & Yamamoto, 1992), que chez les algues vertes (Henley *et al.*, 1991b ; Demmig-Adams & Adams, 1992 ; Schubert *et al.*, 1994) ou les algues brunes (Benet *et al.*, 1994 ; Harker *et al.*, 1999). La conversion de la violaxanthine en zéaxanthine via l'anthéroxanthine (Hager & Holocher, 1994) est catalysée par une dé-époxydase, qui a un pH optimal de 4,8 à 5,2 (Pfündel & Bilger, 1994). Cette enzyme, localisée dans la partie lumineuse du thylacoïde, serait activée par l'acidification interne de ce compartiment liée à l'accumulation de protons H<sup>+</sup> dépendant de l'intensité lumineuse (Hager & Holocher, 1994 ; Gilmore, 1997). Le couplage allostérique des protons et de la zéaxanthine aux protéines des LHC (appelées psbS) conduirait à un changement conformationnel entraînant un quenching de fluorescence et une libération d'énergie sous forme de chaleur (Li *et al.*, 2000).

D'autres facteurs abiotiques peuvent également avoir des conséquences directes ou indirectes sur la production des laminaires et sur la structure des populations. Associées aux courants de marée, les vagues qui déferlent obliquement sur le rivage, déplacent les sables et les graviers parallèlement à la côte et contribuent également à la remise en suspension de la matière particulaire. Elles affectent aussi directement les populations algales en place en lacérant les thalles et en arrachant les pieds fixés au substrat. Les laines de mer rabattues sur l'estran, en particulier après les tempêtes observées autour des grandes marées d'équinoxe, témoignent de cette action abrasive et destructrice. Selon leur degré de tolérance à l'agitation, les algues peuvent se développer en mode battu ou abrité. La nature sédimentaire semble également conditionner la structure et la répartition des populations de macroalgues sur le littoral Manche orientale. Seuls les substrats durs rocheux datant du Jurassique (blocs de grès résistants et bancs rocheux de grès calcaireux du Portlandien inférieur) ou du Crétacé (roches gréseuses d'origine aptienne) sont favorables à l'installation des populations algales : par conséquent, les surfaces possibles de recouvrement macroalgal sont relativement limitées. Contrairement au sol pour les végétaux supérieurs, ces blocs rocheux ne constituent que le support de fixation de l'algue et n'interviennent en aucune manière dans la nutrition de

---

<sup>1</sup>  $^1\text{O}_2$ ,  $\text{OH}^\square$  et  $\text{H}_2\text{O}_2$

l'algue. En effet, ces organismes marins puisent directement dans l'eau qui les entoure les substances nutritives nécessaires à leur métabolisme. Les laminaires, en particulier lorsqu'elles occupent des cuvettes en zone intertidale, subissent également des variations considérables de la température et de la salinité de l'eau. Elles peuvent même ne plus bénéficier du pouvoir thermorégulateur et osmorégulateur de l'eau lorsqu'elles sont exondées, et donc exposées à la température directe de l'atmosphère et l'absence de sel du fait de la dilution par les eaux de pluie. Elles doivent donc s'adapter à ces fluctuations thermiques et osmotiques, qui peuvent influencer bon nombre de leurs fonctions métaboliques. Elles doivent aussi faire face aux variations de pH, qui peuvent les agresser directement ou agir sur leur métabolisme.

Les algues, soumises aux variations journalières et saisonnières des caractéristiques physiques et chimiques de leur environnement, occupent des zones qui leur sont propres. Par leur position fixe sur l'estran, les macroalgues benthiques pouvant être successivement dans l'air et dans l'eau selon le rythme marégraphique, doivent être adaptées aux caractéristiques variables de leur milieu de vie.

Dans cet environnement caractéristique, l'appréciation de l'influence des facteurs abiotiques sur la production doit donc être prise en compte, notamment les fluctuations considérables de l'éclairement parvenant aux laminaires. Ces facteurs abiotiques agissent à différentes échelles de temps, dont il faudra également tenter d'apprécier les implications sur la production, en particulier lors d'un cycle de marée et selon les saisons.

Différents types d'approches complémentaires ont ainsi été développés dans ce travail :

- l'observation *in situ* afin d'entreprendre la caractérisation quantitative des populations de laminaires
- l'expérimentation au laboratoire afin d'apprécier le fonctionnement des principaux mécanismes impliqués dans la production sous conditions contrôlées
- des mesures *in situ* dans le but de les confronter aux résultats expérimentaux obtenus au laboratoire et de mieux comprendre les effets conjoints de divers paramètres du milieu.

Cette démarche a été effectuée sans perdre de vue de simplifier les mesures ultérieures pour pouvoir les effectuer d'une année sur l'autre, et a donc nécessité, dans la mesure du possible, la création d'outils simples et rapides d'estimation.

Mon travail a commencé par une approche traditionnelle de terrain dont le but a été d'analyser quantitativement les populations de laminaires. Cette approche a en particulier fait

appel à des plongées afin d'entreprendre le repérage des sites propices au développement de ces macroalgues sur le littoral du Nord-Pas de Calais puis d'établir une cartographie afin de reporter la localisation et les limites d'extension des différentes populations pour en estimer les surfaces de recouvrement. Ces données ont été introduites dans le Système d'Information Géographique (SIG) de l'Espace Naturel Régional / Environnement Littoral et Marin afin de commencer à élaborer une base de données concernant les macroalgues de la région Nord-Pas de Calais. Parallèlement, des quadrats ont été effectués le long de transects pour permettre l'obtention de données de biomasses et du stock en place. Des mesures de croissance ont été entreprises afin d'envisager les premiers flux de matière.

La caractérisation de l'espèce a permis d'établir des relations permettant d'exprimer la biomasse en terme de carbone ou d'azote. La variabilité saisonnière en carbone et en azote a ainsi pu être précisée. La création d'outils, basés sur une mesure simple et rapide de la longueur totale des sporophytes a été considérée afin de permettre l'accès à ces informations ultérieurement. C'est en introduisant les aspects de simulations de cycle de marée que les effets de la variation de l'éclairement ont pu être appréciés, mesurés au niveau des sporophytes par les méthodes de fluorescence chlorophyllienne en lumière modulée et l'analyse pigmentaire afin d'estimer l'ampleur de l'éventuel fonctionnement du cycle des xanthophylles. A ce niveau, des comparaisons saisonnières et en fonction de la bathymétrie des algues ont été établies. Quasiment aucune étude n'a intégré les variations saisonnières mesurées par la fluorescence chlorophyllienne (Ensminger *et al.*, 2000). Ces méthodes ont ensuite pu être appliquées directement *in situ* afin d'observer la réaction des laminaires au cours de cycle de marée dans leur milieu de vie, mesures jusqu'à maintenant et à ma connaissance jamais réalisées sur des macroalgues. Cette partie du travail s'est alors orientée<sup>1</sup> vers une comparaison entre deux sites distincts non seulement par la distance mais surtout par des caractéristiques environnementales spécifiques : à Audresselles (Manche orientale), où les eaux sont bien plus turbides, les marées basses de vives eaux et de grandes vives eaux se manifestent plutôt le matin ou en fin de journée, contrairement à Roscoff (Manche occidentale) où elles ont lieu vers midi, quand le soleil est au zénith. Finalement, afin de quantifier ultérieurement en terme de production les mesures du rendement de fluorescence chlorophyllienne obtenues, des mesures préliminaires, permettant des corrélations avec le dégagement d'oxygène, ont été entreprises.

---

<sup>1</sup> opération « Effets de la différence des conditions environnementales entre Manche Orientale et Occidentale sur le comportement photosynthétique des laminaires » dans l'Action de Recherche Thématique 1 (ART 1) du Programme National d'Environnement Côtier (PNEC)

L'ensemble de ce travail<sup>1</sup>, qui s'insère dans les problématiques du laboratoire Ecosystèmes Littoraux et Côtiers CNRS «ELICO», vise donc à apporter les bases nécessaires à l'établissement de bilans de matières et à l'appréciation des flux le plus précisément possible en tenant compte de la variabilité saisonnière mais surtout celle intervenant au cours des cycles de marée.

---

<sup>1</sup> en partie financé par le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et la Région Nord-Pas de Calais sous la forme d'une Bourse Docteur Ingénieur (BDI)

## CONCLUSION

Dans les écosystèmes marins, les microalgues marines (phytoplancton et microphytobenthos), les macroalgues (benthiques ou non), ainsi que les phanérogames marines sont des producteurs primaires qui, à ce titre, parviennent à fixer photosynthétiquement le carbone inorganique grâce à l'énergie solaire. Ils l'intègrent dans la matière organique qui sera consommée ensuite par les autres organismes (herbivores puis carnivores) pour subvenir à leurs besoins énergétiques et leur croissance. Les décomposeurs assurent le recyclage par oxydation de la matière organique en matière inorganique, réutilisable par les organismes photosynthétiques. Les êtres vivants maintiennent ainsi un équilibre entre la forme oxydée du carbone (dioxyde de carbone  $\text{CO}_2$ , carbonates  $\text{CO}_3^{2-}$  et bicarbonates  $\text{HCO}_3^-$ ) et la forme organique, qui constitue les tissus vivants. Le processus de photosynthèse est donc primordial dans la fixation du carbone et donc la conversion de sa forme inorganique en sa forme organique.

Dans le cadre général du programme de recherche inscrit dans le contrat de plan Etat-Région Nord-Pas de Calais (DYSCOP) visant à estimer les flux de matière en zone côtière, ce travail de thèse avait pour objectifs d'apporter des éléments permettant de :

- caractériser les populations de laminaires sur les côtes de la Manche orientale
- comprendre leur fonctionnement face aux variations des facteurs de l'environnement et en particulier, de l'énergie lumineuse.

La connaissance des populations de laminaires du littoral Nord-Pas de Calais se limitait aux résultats préliminaires obtenus par Kling *et al.* (1998) sur *Laminaria digitata* et *Laminaria saccharina*, les deux seules espèces de la Côte d'Opale. Afin de compléter ce travail, nous avons entrepris une approche de terrain préliminaire à l'étude quantitative, réalisée grâce à l'utilisation de la plongée. Différents sites ont été prospectés mais deux principaux, sur lesquels les populations sont bien marquées, ont été retenus : Audresselles et Strouanne. La surface de recouvrement sur ces zones a été évaluée respectivement à 4,063 ha et 7,565 ha. La biomasse montre sur ces sites une fluctuation saisonnière, avec des valeurs maximales qui pourraient atteindre d'après les estimations environ  $9 \text{ kgPF} \cdot \text{m}^{-2}$ , soit  $321 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  ou  $23 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$ . Des densités dépassant les 200 individus  $\cdot \text{m}^{-2}$  ont été relevées (juvéniles y compris). Les biomasses et les densités sont similaires à celles observées sur d'autres sites en France (Bajjouk, 1996) mais les superficies restreintes qui caractérisent les populations laissent sous-entendre une faible production locale. Cependant l'intérêt régional



de ce patrimoine et son implication dans les processus d'échanges de matière justifie pleinement cette étude.

Dans le but de faciliter l'appréciation de la production à long terme, divers outils d'analyses ont été conçus. Un outil, utilisable au moins au niveau local dans l'estimation des stocks de laminaires, a été créé dans un premier temps. Il permet d'apprécier les biomasses exprimées par le poids frais, le poids sec, les masses de carbone ou d'azote à partir de la mesure simple et rapide de la longueur totale du sporophyte. Il s'appliquerait aussi directement pour caractériser des populations de laminaires autres que celles du Pas de Calais si les relations d'allométrie sur ces autres sites se vérifiaient et si les gammes des teneurs en carbone et azote étaient similaires. Cet outil, réalisé à partir de données antérieures à l'année 2000, est applicable d'une année sur l'autre comme le confirment la confrontation des estimations de biomasse à leurs mesures en 2001. Au cours de son élaboration, une variation saisonnière considérable des teneurs en carbone et en azote dans les sporophytes aussi bien de *Laminaria saccharina* que de *Laminaria digitata* a pu être mise en évidence. Ces variations sont directement liées, d'une part à l'activité photosynthétique de l'algue qui accumule les composés organiques carbonés quand les conditions environnementales sont favorables à son bon fonctionnement et d'autre part, à la disponibilité en nitrates dans le milieu. Afin de prendre en compte cette variabilité saisonnière, les relations ont été établies pour les deux espèces à différentes périodes de l'année. De plus, pour éviter d'introduire une variation supplémentaire liée à l'hétérogénéité de répartition des composés dans le thalle, ces relations sont basées sur la teneur totale dans le sporophyte, obtenue à partir du broyage d'individus dans leur ensemble.

Un autre outil a été développé dans le but d'apprécier les flux de matière à partir, une fois encore, de la longueur totale des sporophytes lors de la croissance. Il s'est avéré que l'accroissement des laminaires est également tributaire des facteurs de l'environnement, en particulier de la disponibilité de la source d'azote du milieu. La croissance la plus élevée est observée à la fin de l'hiver et au printemps mais, une diminution sensible observée lors du bloom de *Phaeocystis*, suggère une causalité entre la dynamique de ce bloom phytoplanctonique très spécifique et celle de la croissance des laminaires.

La caractérisation des populations de laminaires a suggéré l'influence de certains facteurs environnementaux et notamment celle de la lumière sur les biomasses des laminaires, sur leur croissance et par conséquent, à terme, sur leur production potentielle. Ainsi, les paramètres qui contrôlent directement la photosynthèse doivent donc être appréciés, afin de prendre en compte dans les bilans globaux de matière l'ampleur de leur action.

Une analyse physiologique de l'effet de la lumière sur le fonctionnement des organismes a donc été entreprise. Dans un premier temps, des simulations de cycle de marée

en laboratoire, qui reproduisent les conditions fluctuantes que les algues peuvent subir dans leur environnement naturel, ont montré l'importance de tenir compte de ces variations tidales de l'éclairement dans l'établissement des bilans globaux. En effet, le rendement quantique effectif du transfert des électrons par les unités du photosystème II diminue quand l'éclairement augmente lors de la marée descendante simulée et inversement, il augmente quand l'éclairement diminue lors de la marée montante simulée. L'activité photosynthétique qui dépend du flux de lumière incidente et de la température, fluctue au cours du cycle de marée mais aussi avec les saisons et la bathymétrie de l'algue.

Par la suite, des expériences faisant appel à la plongée ont pu être réalisées à l'aide d'un fluorimètre immergeable (DIVING-PAM) directement *in situ*. Cette approche novatrice, puisque jusqu'alors uniquement entreprise ponctuellement que sur des éponges (Beer & Ilan, 1998) ou des coraux (Beer *et al.*, 1998), et lors de suivis plus importants que sur des phanérogames marines (Ralph *et al.*, 1998), a montré la complexité des phénomènes dans l'environnement naturel et l'hétérogénéité de la réponse des algues en fonction des conditions auxquelles elles sont exposées. En particulier, sur le littoral Nord-Pas de Calais, un excès de lumière peut entraîner très rapidement la photoinhibition des algues lorsqu'elles sont exondées. De plus, lorsqu'elles sont recouvertes par la mer, les laminaires voient leur activité photosynthétique s'affaiblir : en effet, la turbidité de l'eau affecte considérablement la pénétration de la lumière incidente. Il est désormais évident que les facteurs de l'environnement ont une influence considérable sur la photosynthèse et la production des laminaires sur les côtes de la Manche orientale. Selon le niveau bathymétrique, une laminaire reçoit aussi une quantité de radiations et subit également une durée d'exposition à la lumière directe du soleil en rapport avec sa durée d'émersion. La photopériode, qui varie avec les saisons, conditionne également la durée d'exposition des algues benthiques à la lumière tout comme la couverture nuageuse qui peut entraîner des microfluctuations non négligeables de la production. Soumises à ces conditions très contrastées qu'elles ne peuvent éviter par leur position fixe, ces algues, aux limites des conditions écologiques favorables, doivent donc être en mesure de s'adapter très rapidement à ces fluctuations, ce qu'elles font par exemple en développant des mécanismes photoprotecteurs en relation avec l'efficacité du cycle des xanthophylles. L'aptitude à tolérer cet environnement variable conditionne les zones d'occupation des laminaires, dont les surfaces rocheuses colonisables sont déjà restreintes : comme les eaux turbides entraînent une diminution conséquente de leur activité photosynthétique, les laminaires occupent des profondeurs moins grandes qu'en Manche orientale ; elles ne peuvent non plus occuper de très hauts niveaux sur l'estran puisqu'elles sont rapidement photoinhibées. Ce compromis entre la nécessité de capter suffisamment de lumière quand elles sont immergées et de subir un minimum d'exondation pour assurer un

rendement photosynthétique suffisant fait que les ceintures à laminaires sont très restreintes en largeur sur le littoral Manche orientale. Au contraire, en Manche occidentale, elles captent suffisamment de lumière lorsqu'elles sont immergées pour pouvoir coloniser des milieux beaucoup plus profonds.

En tenant compte de ces divers paramètres, la fluorescence en lumière modulée, couplée à des mesures de l'activité photosynthétique par oxymétrie, constituera un outil remarquable et novateur. Comme l'ont déjà montré Genty *et al.* (1989 ; 1992) sur des végétaux supérieurs, Beer & Björk (2000) sur des phanérogames marines, Henley *et al.* (1991a) sur la macroalgue *Ulva rotundata* et Beer *et al.* (2000) sur *Ulva lactuca* et *Ulva fasciata*, l'activité photosynthétique peut être appréciée par ce biais et son estimation pourra donc être envisagée sur les laminaires de la Manche directement *in situ*. Si aujourd'hui cette technique montre déjà l'influence des facteurs de l'environnement sur la photosynthèse des algues, elle permettra alors de quantifier directement la production des laminaires dans le milieu, sans stress physiologique occasionné sur l'algue et selon toutes sortes de cas de figure. Dans l'immédiat, les informations acquises sur le couplage «dégagement d'oxygène-fluorescence», qui laissent d'ores et déjà entrevoir des résultats satisfaisants, sont encore insuffisantes pour pouvoir être appliquées de manière fiable. Il apparaît donc nécessaire de poursuivre l'expérimentation en laboratoire et de continuer à appliquer ces techniques aux mesures *in situ*.

Il faudra également s'efforcer d'acquérir plus d'éléments en ce qui concerne l'adaptation des laminaires à court et long termes et les caractéristiques physiologiques des algues de Manche orientale et occidentale, en particulier sur la composition des antennes collectrices et l'aptitude à dissiper les excès d'énergie. Au niveau local, l'apport de compléments d'information dans la cartographie des sites, qui malheureusement demande la mobilisation d'un grand nombre de moyens techniques et humains et qui s'est avérée être très tributaire des conditions météorologiques, est également souhaitable afin d'affiner l'estimation des stocks. La nécessité d'effectuer des mesures de croissance sur l'espèce *Laminaria digitata* s'impose également afin de quantifier, à partir de la mesure de la longueur totale des sporophytes, la production et les pertes de matière (en  $\text{gPF} \cdot \text{m}^{-2}$ ,  $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$  ou  $\text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$ ) de population souvent mixte.

Des perspectives à court et long termes s'ouvrent à la suite de ce travail. Même si, par extrapolation des résultats obtenus à l'aide des différents outils créés dans ce travail, des bilans préliminaires sont envisageables, il sera souhaitable de développer un modèle numérique pour apprécier la contribution des laminaires (à l'échelle de l'année et des

populations) à la production primaire des écosystèmes côtiers et leur participation au cycle du carbone. En particulier, il faudra introduire dans ce modèle différents paramètres :

- le rythme tidal
- l'alternance vives-eaux / mortes-eaux
- la photopériode
- la couverture nuageuse
- la saison
- la turbidité et la présence de *Phaeocystis*
- l'hydrodynamisme
- la bathymétrie des algues...

Enfin, les différentes approches et techniques développées dans ce travail seront appliquées ultérieurement dans d'autres domaines :

- sur d'autres macroalgues, en particulier dans le cadre d'une collaboration avec C. Hurd et A. Rees en Nouvelle Zélande
- sur du phytoplancton
- sur du microphytobenthos (Programme National d'Environnement Côtier « Baie du Mont Saint Michel »).

## BIBLIOGRAPHIE

- Anderson, J. & Barrett, J., Light harvesting pigment protein complexes of algae. *In: Encyclopedia of Plant Physiology Photosynthesis III* (Staelin, L.A. & Arntzen, C.J., Eds), 1986, p 269-285.
- Anonyme, Courants de marée dans le Pas-de-Calais. Paris : Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, 1988.
- Arsalane, W., Rousseau, B. & Duval, J.C., Influence of the pool size of the xanthophyll cycle on the effect of light stress in a Diatom : Competition between photoprotection and photoinhibition. *Photochemistry and Photobiology*, 1994, **60**, 237-243.
- Asare, S.O. & Harlin, M.M., Seasonal fluctuations in tissue nitrogen for five species of perennial macroalgae in Rhode Island Sound. *Journal of Phycology*, 1983, **19**, 254-257.
- Augris, C., Clabaut, P. & Vicaire, O., Le domaine marin du Nord - Pas de Calais. Nature, morphologie et mobilité des fonds. Rapport, 1990, 95 p.
- Axelsson, L., Mercado, J.M. & Figueroa, F.L., Utilization of  $\text{HCO}_3^-$  at high pH by the brown macroalga *Laminaria saccharina*. *European Journal of Phycology*, 2000, **35**, 53-59.
- Bajjouk, T., Evaluation qualitative et quantitative des macroalgues à partir d'imagerie multispectrale : application à l'étude de la production de carbone dans la région de Roscoff. Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, 1996, 198 p.
- Beer, S. & Björk, M., Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Aquatic Botany*, 2000, **66**, 69-76.
- Beer, S. & Ilan, M., *In situ* measurements of photosynthetic irradiance responses of two Red Sea sponges growing under dim light conditions. *Marine Biology*, 1998, **131**, 613-617.
- Beer, S., Ilan, M., Eshel, A., Weil, A. & Brickner, I., Use of pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry for in situ measurements of photosynthesis in two Red Sea faviid corals. *Marine Biology*, 1998, **131**, 607-612.
- Beer, S., Larsson, C., Poryan, O. & Axelsson, L., Photosynthetic rates of *Ulva* (Chlorophyta) measured by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *European Journal of Phycology*, 2000, **35**, 69-74.
- Benet, H., Bruss, U., Duval, J.C. & Kloareg, B., Photosynthesis and photoinhibition in protoplasts of the marine brown alga *Laminaria saccharina*. *Journal of Experimental Botany*, 1994, **45**, 271, 211-220.

- Berkaloff, C., Caron, L. & Rousseau, B., Subunit organization of PSI particles from brown algae and diatoms : Polypeptides and pigment analysis. *Photosynthesis Research*, 1990, **23**, 181-193.
- Bilger, W. & Björkman, O., Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of the light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**, 173-185.
- Black, W.A.P., The seasonal variation in chemical constitution of some of the sublittoral seaweeds common to Scotland. Part III. *Laminaria saccharina* and *Saccorhiza bulbosa*. *Journal of the Society of Chemical Industry*, 1948, **67**, 172-176.
- Black, W.A.P., The seasonal variation in weight and chemical composition of the common british Laminariaceae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1950, **29**, 45-72.
- Black, W.A.P., Concentration gradients and their significance in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1954, **33**, 49-60.
- Briantais, J.M., Vernotte, C., Picaud, M. & Krause, G.H., A quantitative study of the slow decline of chlorophyll a fluorescence in isolated chloroplasts. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1979, **548**, 128-138.
- Brugnoli, E., Cona, A. & Lauteri, M., Xanthophyll cycle components and capacity for non-radiative energy dissipation in sun and shade leaves of *Ligustrum ovalifolium* exposed to conditions limiting photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 1994, **41**, 451-463.
- Bruhn, J. & Gerard, V.A., Photoinhibition and recovery of the kelp *Laminaria saccharina* at optimal and superoptimal temperatures. *Marine Biology*, 1996, **125**, 639-648.
- Brylinski, J.M., Dupont, J. & Bentley, D., Conditions hydrobiologiques au large du Cap Gris-Nez (France) : premiers résultats. *Oceanologica Acta*, 1984, **7, 3**, 315-322.
- Brylinski, J.M. & Lagadeuc, Y., L'interface eaux côtières / eaux du large dans le Pas de Calais (côte française) : une zone frontale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris*, 1990, **311 Série II**, 535-540.
- Brylinski, J.M., Lagadeuc, Y., Gentilhomme, V., Dupont, J.P., Lafite, R., Dupeuple, P.A., Huault, M.F., Auger, Y., Puskaric, E., Wartel, M. & Cabioch, L., Le fleuve côtier : un phénomène hydrologique important en Manche Orientale. Exemple du Pas de Calais. *Oceanologica Acta*, 1991, **11**, 197-203.
- Büchel, C. & Wilhelm, C., *In vivo* analysis of slow chlorophyll fluorescence induction kinetics in algae : progress, problems and perspectives. *Photochemistry and Photobiology*, 1993, **58, 1**, 137-148.

- Cabello-Pasini, A., Aguirre-von-Wobeser, E. & Figueroa, F.L., Photoinhibition of photosynthesis in *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae), *Chondrus crispus* (Rhodophyceae) and *Ulva lactuca* (Chlorophyceae) in outdoor culture systems. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2000, **57**, 169-178.
- Cabioc'h, J., Floc'h, J.-Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C.-F., Meinesz, A. & Verlaque, M., Guide des algues des mers d'Europe ; Manche / Atlantique, Méditerranée. Paris : Delachaux et Niestlé S.A., 1992, 231 p.
- Cavalier-Smith, T., A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 1998, **73**, 203-266.
- Chapman, A.R.O. & Craigie, J.S., Seasonal growth in *Laminaria longicruris* : relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Marine Biology*, 1977, **40**, 197-205.
- Chapman, A.R.O. & Craigie, J.S., Seasonal growth in *Laminaria longicruris* : relations with reserve carbohydrate storage and production. *Marine Biology*, 1978, **46**, 209-213.
- Chapman, A.R.O. & Lindley, J.E., Seasonal growth of *Laminaria solidungula* in the canadian high artic in relation to irradiance and dissolved nutrient concentrations. *Marine Biology*, 1980, **57**, 1-5.
- Chapman, A.R.O., Markham, J.W. & Lüning, K., Effects of nitrate concentration on the growth and physiology of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) in culture. *Journal of Phycology*, 1978, **14**, **2**, 195-198.
- Chassé, C. & Le Gendre, A.F., Croissance et production des champs de grandes algues (Laminaires). *Contrat CNEXO*, 1976, **76**, **5288**, 56 p.
- Copejans, E. & Kling, R., Flore algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique. Leuven : Jardin Botanique National de Belgique, Meise, 1995, 454 p.
- Cosson, J., Etude d'une population de *Laminaria digitata*, Lam. (biométrie, croissance, régénération). *Extrait du bulletin de la société linnéenne de Normandie*, 1967, **10**, **8**, 246-281.
- Cosson, J., Action de la durée d'éclaircissement sur la morphogénèse des gamétophytes de *Laminaria digitata* (L.) Lam. (Phéophycée, Laminariales). *Bulletin de la Société Phycologique de France*, 1977, **22**, 19-26.
- Cosson, J., Sur la disparition progressive de *Laminaria digitata* sur les côtes du Calvados (France). *Cryptogamie, Algologie*, 1999, **20**, **1**, 35-42.
- Coutinho, R. & Zingmark, R., Diurnal photosynthetic responses to light by macroalgae. *Journal of Phycology*, 1987, **23**, 336-343.
- Critchley, C., The molecular mechanism of photoinhibition - Facts and fiction. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, **15**, 27-41.

- Davison, I.R., Adaptation of photosynthesis in *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) to changes in growth temperature. *Journal of Phycology*, 1987, **23**, 273-283.
- Davison, I.R., Environmental effects on algal photosynthesis : temperature. *Journal of Phycology*, 1991, **27**, 2-8.
- Davison, I.R. & Stewart, W.D.P., Occurrence and significance of nitrogen transport in the brown alga *Laminaria digitata*. *Marine Biology*, 1983, **77**, 107-112.
- De Martino, A., Douady, D., Rousseau, B., Duval, J.C. & Caron, L., Characterization of two light-harvesting subunits isolated from the brown alga *Pelvetia canaliculata* : heterogeneity of xanthophyll distribution. *Photochemistry and Photobiology*, 1997, **66**, **2**, 190-197.
- Demmig-Adams, B. & Adams, W.W.I., Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, **43**, 599-626.
- Demmig-Adams, B. & Adams, W.W.I., The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1996, **1**, **1**, 21-26.
- Dring, M.J., The biology of marine plants. Cambridge : Cambridge University Press, 1992, 199 p.
- Dring, M.J. & Lüning, K., Influence of spring-neap tidal cycles on the light available for photosynthesis by benthic marine plants. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, **104**, 131-137.
- Dring, M.J., Makarov, V., Schoschina, E., Lorenz, M. & Lüning, K., Influence of ultraviolet-radiation on chlorophyll fluorescence and growth in different life-history stages of three species of *Laminaria* (Phaeophyta). *Marine Biology*, 1996, **126**, 183-191.
- Dunton, K.H., Growth of dark-exposed *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. and *Laminaria solidungula* J. Ag. (Laminariales : Phaeophyta) in the Alaskan Beaufort Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1985, **94**, 181-189.
- Eilers, P.H.C. & Peeters, J.C.H., A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling*, 1988, **42**, 199-215.
- Emerson, R. & Rabinowitch, E., Red drop and role of auxiliary pigments in photosynthesis. *Plant Physiology*, 1960, **35**, 477-485.
- Ensminger, I., Hagen, C. & Braune, W., Strategies providing success in a variable habitat : II. Ecophysiology of photosynthesis of *Cladophora glomerata*. *Plant, Cell and Environment*, 2000, **23**, 1129-1136.
- Falkowski, P.G. & Raven, J.A., Aquatic Photosynthesis. London : Blackwell Science, 1997, 375 p.



- Foyer, C.H., Dujardyn, M. & Lemoine, Y., Responses of photosynthesis and the xanthophyll and ascorbate-glutathione cycles to changes in irradiance, photoinhibition and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1989, **27**, **5**, 751-760.
- Frontier, S. & Pichod-Viale, D., Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Paris : Masson, 1995, 447 p.
- Gagné, J.A., Mann, K.H. & Chapman, A.R.O., Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. *Marine Biology*, 1982, **69**, 91-101.
- Gentilhomme, V. & Lizon, F., Seasonal cycle of nitrogen and phytoplankton biomass in a well-mixed coastal system (Eastern English Channel). *Hydrobiologia*, 1998, **361**, 191-199.
- Genty, B., Briantais, J.M. & Baker, N.R., The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, **990**, 87-92.
- Genty, B., Goulas, Y., Dimon, B., Peltier, G., Briantais, J.M. & Moya, I., Modulation of efficiency of primary conversion in leaves, mechanisms involved at PS2. In : *IXth International Congress on Photosynthesis* (Norio Murata, Eds). Nagoya : Kluwer Academic Publishers, 1992, p 603-610.
- Gerard, V.A., Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* in a low-nitrogen environment. *Marine Biology*, 1982, **66**, 27-35.
- Gerard, V.A., Ecotypic differentiation in light-related traits of the kelp *Laminaria saccharina*. *Marine Biology*, 1988, **97**, 25-36.
- Gerard, V.A., Ecotypic differentiation in the kelp *Laminaria saccharina* : phase-specific adaptation in a complex life cycle. *Marine Biology*, 1990, **107**, 519-528.
- Gerard, V.A., Du Bois, K. & Greene, R., Growth responses of two *Laminaria saccharina* populations to environmental variation. *Hydrobiologia*, 1987, **151/152**, 229-232.
- Gerard, V.A. & Du Bois, R.K., Temperature ecotypes near the southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina*. *Marine Biology*, 1988, **97**, 575-580.
- Gevaert, F., Contribution à la connaissance de la production primaire des populations de *Laminaria saccharina* de la Côte d'Opale (Manche Nord-est). DEA Universités Paris VI et Lille I, 1998, 28 p.
- Gevaert, F., Creach, A., Davoult, D., Kling, R. & Lemoine, Y., Réponses des grandes algues marines *Laminaria saccharina* aux variations d'irradiance lors d'un cycle de marée simulée : photoinhibition et photoprotection (résultats préliminaires). *Journal de Recherche Océanographique*, 2001a, **16**, **1-2**, 9-17.

- Gevaert, F., Davoult, D., Creach, A., Kling, R., Janquin, M.A., Seuront, L. & Lemoine, Y., Carbon and nitrogen content of *Laminaria saccharina* in the eastern English Channel: biometrics and seasonal variations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2001b, **81** (sous presse)
- Gilmore, A.M., Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum*, 1997, **99**, 197-209.
- Goedheer, J.C., On the pigment system of brown algae. *Photosynthetica*, 1970, **4**, 97-106.
- Gómez, I. & Wiencke, C., Seasonal changes in C, N and major organic compounds and their significance to morpho-functional processes in the endemic antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis*. *Polar Biology*, 1998, **19**, 115-124.
- Gruszecki, W.I., Different aspects of protective activity of the xanthophyll cycle under stress conditions. *Physiologia Plantarum*, 1995, **17**, 2, 145-152.
- Häder, D.-P., Porst, M., Herrmann, H., Schäfer, J. & Santas, R., Photosynthesis of the mediterranean green alga *Caulerpa prolifera* measured in the field under solar irradiation. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1997, **37**, 66-73.
- Hager, A. & Holocher, K., Localization of the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase within the thylakoid lumen and abolition of its mobility by a (light-dependent) pH decrease. *Planta*, 1994, **192**, 581-589.
- Hanelt, D., Photoinhibition of photosynthesis in marine macrophytes of the South China Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, **82**, 199-206.
- Hanelt, D., Capability of dynamic photoinhibition in Arctic macroalgae is related to their depth distribution. *Marine Biology*, 1998, **131**, 361-369.
- Hanelt, D., Huppertz, K. & Nultsch, W., Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine macroalgae investigated in the laboratory and field. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, **97**, 31-37.
- Hanelt, D., Melchersmann, B., Wiencke, C. & Nultsch, W., Effects of high light stress on photosynthesis of polar macroalgae in relation to depth distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 1997a, **149**, 255-266.
- Hanelt, D., Wiencke, C., Karsten, U. & Nultsch, W., Photoinhibition and recovery after high light stress in different developmental and life-history stages of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta). *Journal of Phycology*, 1997b, **33**, 387-395.
- Harker, M., Berkaloff, C., Lemoine, Y., Britton, G., Young, A.J., Duval, J.C., Rmiki, N.E. & Rousseau, B., Effects of high light and dessication on the operation of the xanthophyll cycle in two marine brown algae. *European Journal of Phycology*, 1999, **34**, 35-42.
- Hatcher, B.G., Chapman, A.R.O. & Mann, K.H., An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicuris*. *Marine Biology*, 1977, **44**, 85-96.

- Henley, W.J., Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. *Journal of Phycology*, 1993, **29**, 729-739.
- Henley, W.J. & Dunton, K.H., A seasonal comparison of carbon, nitrogen, and pigment content in *Laminaria solidungula* and *L. saccharina* (Phaeophyta) in the alaskan Arctic. *Journal of Phycology*, 1995, **31**, 325-331.
- Henley, W.J., Levavasseur, G., Franklin, L.A., Lindley, S.T., Ramus, J. & Osmond, C.B., Diurnal responses of photosynthesis and fluorescence in *Ulva rotundata* acclimated to sun and shade in outdoor culture. *Marine Ecology Progress Series*, 1991a, **75**, 19-28.
- Henley, W.J., Levavasseur, G., Franklin, L.A., Osmond, C.B. & Ramus, J., Photoacclimation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta*, 1991b, **184**, 235-243.
- Henley, W.J., Lindley, S.T., Levavasseur, G., Osmond, C.B. & Ramus, J., Photosynthetic response of *Ulva rotundata* to light and temperature during emersion on an intertidal sand flat. *Oecologia*, 1992, **89**, 516-523.
- Herbert, S.K. & Waaland, J.R., Photoinhibition of photosynthesis in a sun and a shade species of the red algal genus *Porphyra*. *Marine Biology*, 1988, **97**, 1-7.
- Horton, P., Ruban, A.V. & Walters, R.G., Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, **47**, 655-684.
- Huner, N.P.A., Maxwell, D.P., Gray, G.R., Savitch, L.V., Laudenbach, D.E. & Falk, S., Photosynthetic response to light and temperature : PSII excitation pressure and redox signalling. *Acta Physiologiae Plantarum*, 1995, **17**, **2**, 167-176.
- Huppertz, K., Hanelt, D. & Nultsch, W., Photoinhibition of photosynthesis in the marine brown alga *Fucus serratus* as studied in field experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, **66**, 175-182.
- King, R.J. & Schramm, W., Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria digitata*. *Marine Biology*, 1976a, **37**, 209-213.
- King, R.J. & Schramm, W., Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Marine Biology*, 1976b, **37**, 215-222.
- Kirk, J.T.O., Thermal dissociation of fucoxanthin protein binding in pigment complexes from chloroplasts of *Hormosira* (Phaeophyta). *Plant Science Letters*, 1977, **9**, 373-380.
- Kling, R., Davoult, D., Faucon, L., Gevaert, F. & Robert, C., Les populations de laminaires sur la Côte d'Opale (littoral Manche Nord-est) : évaluation des caractéristiques écologiques et biométriques de quelques sites. *Cryptogamie, Algologie*, 1998, **19**, 250-251.

- Krause, G.H. & Weis, E., Chlorophyll fluorescence and photosynthesis : The Basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, **42**, 313-349.
- Kyle, D.J., The biochemical basis for photoinhibition of PSII. In: *Photoinhibition* (Kyle, D.J., Osmond, C. and Arntzen, C.J., Eds). Amsterdam : Elsevier Science Publishers, 1987, p 197-226.
- Larsonneur, C., Bouysse, P. & Auffret, J.-P., The superficial sediments of the English Channel and its Western Approaches. *Sedimentology*, 1982, **29**, 851-864.
- Larsson, C. & Axelsson, L., Bicarbonate uptake and utilization in marine macroalgae. *European Journal of Phycology*, 1999, **34**, 79-86.
- Lee, A.J. & Ramster, J.W., Atlas of the Seas around the British Isles (Compiled in the Directorate of Fisheries Research, Survey Section). Southampton : Agricultural Development Advisory Service, 1981, 120 p.
- Levasseur, G., Teneur en pigments et activité photosynthétique comparées de diverses algues macrophytes de la zone intertidale de ROSCOFF. *Cryptogamie, Algologie*, 1987, **8**, **4**, 253-271.
- Levasseur, G., La fluorescence : applications à l'écophysiologie des grandes algues marines. *Cryptogamie, Algologie*, 1995, **16**, **3**, 145-147.
- Li, X.P., Björkman, O., Shih, C., Grossman, A.R., Rosenquist, M., Jansson, S. & Niyogi, K.K., A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature*, 2000, **403**, **27**, 391-395.
- Lüning, K., Growth of amputated and dark-exposed individuals of the brown alga *Laminaria hyperborea*. *Marine Biology*, 1969, **2**, 218-223.
- Lüning, K., Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 1979, **1**, 195-207.
- Lüning, K., Critical levels of light and temperature regulating the gametogenesis of three *Laminaria* species (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 1980, **16**, 1-15.
- Lüning, K., Environmental and internal control of seasonal growth in seaweeds. *Hydrobiologia*, 1993, **260-261**, 1-14.
- Lüning, K., Circadian growth rhythm in juvenile sporophytes of Laminariales (Phaeophyta). *Journal of Phycology*, 1994, **30**, 193-199.
- Lüning, K., Schmitz, K. & Willenbrink, J., CO<sub>2</sub> fixation and translocation in benthic marine algae. III. Rates and ecological significance of translocation in *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. *Marine Biology*, 1973, **23**, 275-281.
- Maberly, S.C., Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. *Journal of Phycology*, 1990, **26**, 439-449.

- Mann, J. & Myers, J., On pigments, growth and photosynthesis of *Phaeodactylum tricornutum*. *Journal of Phycology*, 1968, **4**, 349-355.
- Mann, K.H., Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biology*, 1972, **14**, 199-209.
- Mann, K.H., Seaweeds : their productivity and strategy for growth. The role of large marine algae in coastal productivity is far more important than has been suspected. *Science*, 1973, **182**, **4116**, 975-981.
- Mann, K.H., Ecology of coastal waters. A system approach. Studies in Ecology. Los Angeles : University of California Press, 1982, 322 p.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N., Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**, **345**, 659-668.
- McQuaid, C.D., Seasonal variation in biomass and zonation of nine intertidal algae in relation to changes in radiation, sea temperature and tidal regime. *Botanica Marina*, 1985, **28**, 539-544.
- Migné, A., Davoult, D., Janquin, M.-A. & Kupka, A., Biometrics, carbon and nitrogen content in two cnidarians : *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1996, **76**, 595-602.
- Moulin, P., Crepineau, F., Kloareg, B. & Boyen, C., Isolation and characterization of six cDNAs involved in carbon metabolism in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 1999, **35**, 1237-1245.
- Müller, P., Li, X.P. & Niyogi, K.K., Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 2001, **125**, 1558-1566.
- Neubauer, C. & Yamamoto, H.Y., Mehler-peroxidase reaction mediates zeaxanthin formation and zeaxanthin-related fluorescence quenching in intact chloroplasts. *Plant Physiology*, 1992, **99**, 1354-1361.
- Niell, F.X., C:N ratio in some marine macrophytes and its possible ecological significance. *Botanica Marina*, 1976, **19**, 347-350.
- Parker, B.C., Translocation in the giant kelp *Macrocystis*. I. Rates, direction, quantity of <sup>14</sup>C - labelled products and fluorescence. *Journal of Phycology*, 1965, **1**, 42-46.
- Parker, B.C., Translocation in *Macrocystis*. III. Composition of the sieve tube exudate and identification of the major <sup>14</sup>C - labelled products. *Journal of Phycology*, 1966, **2**, 38-46.
- Parker, B.C. & Huber, J., Translocation in *Macrocystis*. II. Fine structure of the sieve tubes. *Journal of Phycology*, 1965, **1**, 172-179.

- Perez, R., Croissance de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux étudiée sur trois années consécutives. In: *6th International Seaweed Symposium, Santiago de Compostela, Madrid, 1969*, p 329-344.
- Perez, R. & Audouin, J., Répartition des grands champs d'algues brunes sur les côtes françaises de la Manche Occidentale entre l'île Grande et l'île de Sic. *Science et pêche, Bulletin de l'Institut des Pêches maritimes*, 1973, **226**, 1-12.
- Pfündel, E. & Bilger, W., Regulation and possible function of the violaxanthin cycle. *Photosynthesis Research*, 1994, **42**, 89-109.
- Pingree, R.D. & Maddock, L., Tidal residuals in the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1977, **57**, 339-354.
- Raffaelli, D. & Hawkins, S., Intertidal ecology. Norwell : Kluwer Academic Publishers, 1999, 356 p.
- Ralph, P.J., Gademann, R. & Dennison, W.C., In situ seagrass photosynthesis measured using a submersible, pulse-amplitude modulated fluorometer. *Marine Biology*, 1998, **132**, 367-373.
- Ramus, J., Beale, S.I. & Mauzerall, D., Correlation of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, 1976a, **37**, 231-238.
- Ramus, J., Beale, S.I., Mauzerall, D. & Howard, K.L., Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, 1976b, **37**, 223-229.
- Ramus, J. & Rosenberg, G., Diurnal photosynthetic performance of seaweeds measured under natural conditions. *Marine Biology*, 1980, **56**, 21-28.
- Richard, A., Le littoral Nord-Pas de Calais. Qualité et productivité marines. Le patrimoine Naturel Régional Nord-Pas de Calais. Colloque A.M.B.E., Lille, 1984, p 135-142.
- Rmiki, N.E., Brunet, C., Cabioch, J. & Lemoine, Y., Xanthophyll-cycle and photosynthetic adaptation to environment in macro- and microalgae. *Hydrobiologia*, 1996, **326/327**, 407-413.
- Rodrigues, M.A., dos Santos, C.P., Yoneshigue-Valentin, Y., Strbac, D. & Hall, D.O., Photosynthetic light-response curves and photoinhibition of the deep-water *Laminaria abyssalis* and the intertidal *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 2000, **36**, 97-106.
- Rosell, K.-G. & Srivastava, L.M., Seasonal variations in total nitrogen, carbon and amino acids in *Macrocystis integrifolia* and *Nereocystis luetkeana* (Phaeophyta). *Journal of Phycology*, 1985, **21**, 304-309.

- Ryther, J.H., Geographic variations in productivity. *In : The sea* (M.N. Hill, Eds). New York : Wiley Interscience, 1963, p 347-380.
- Sagert, S., Forster, R.M., Feuerpfeil, P. & Schubert, H., Daily course of photosynthesis and photoinhibition in *Chondrus crispus* (Rhodophyta) from different shore levels. *European Journal of Phycology*, 1997, **32**, 363-371.
- Salomon, J.C. & Breton, M., An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanologica Acta*, 1993, **16**, 5-6, 439-448.
- Salomon, J.C., Breton, M. & Guegueniat, P., Computed residual flow through the Dover Strait. *Oceanologica Acta*, 1993, **16**, 5-6, 449-455.
- Scherrer, B., Biostatistique. Montréal : Gaëtan Morin, 1984, 850 p.
- Schmid, R. & Dring, M.J., Blue light and carbon acquisition in brown algae : an overview and recent developments. *Scientia Marina*, 1996, **60**, **1**, 115-124.
- Schmid, R., Mills, J.A. & Dring, M.J., Influence of carbon supply on the stimulation of light-saturated photosynthesis by blue light in *Laminaria saccharina* : implications for the mechanism of carbon acquisition in higher brown algae. *Plant, Cell and Environment*, 1996, **19**, 383-391.
- Schofield, O., Evens, T.J. & Millie, D.F., Photosystem II quantum yields and xanthophyll-cycle pigments of the macroalga *Sargassum natans* (Phaeophyceae) : responses under natural sunlight. *Journal of Phycology*, 1998, **34**, 104-112.
- Schreiber, U., Schliwa, U. & Bilger, W., Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 1986, **10**, 51-62.
- Schubert, H., Kroon, B.M.A. & Matthijs, H.C.P., *In vivo* manipulation of the xanthophyll cycle and the role of zeaxanthin in the protection against photodamage in the green alga *Chlorella pyrenoidosa*. *The Journal of Biological Chemistry*, 1994, **269**, **10**, 7267-7272.
- Siefermann-Harms, D., The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. *Physiologia Plantarum*, 1987, **69**, 561-568.
- Sjötun, K., Fredriksen, S. & Rueness, J., Seasonal growth and carbon and nitrogen content in canopy and first-year plants of *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycologia*, 1996, **35**, **1**, 1-8.
- Sjötun, K. & Gunnarsson, K., Seasonal growth pattern of an Icelandic *Laminaria* population (section *Simplices*, Laminariaceae, Phaeophyta) containing solid- and hollow-stiped plants. *European Journal of Phycology*, 1995, **30**, 281-287.

- Sültemeyer, D., Carbonic anhydrase in eukaryotic algae : characterization, regulation, and possible function during photosynthesis. *Canadian Journal of Botany*, 1998, **76**, 962-972.
- Thiele, A. & Krause, G.H., Xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in photosystem II : relationship between zeaxanthin formation, energy-dependent fluorescence quenching and photoinhibition. *Journal of Plant Physiology*, 1994, **144**, 324-332.
- Thouin, F., Cartographie et étude des populations de laminaires de Basse-Normandie. Rapport, Région de Basse-Normandie, Université de Caen (France), 1983, 59 p.
- Uhrmacher, S., Hanelt, D. & Nultsch, W., Zeaxanthin content and the degree of photoinhibition are linearly correlated in the brown alga *Dictyota dichotoma*. *Marine Biology*, 1995, **123**, 159-165.
- Verhoeven, A.S., Demmig-Adams, B. & Adams, W.W.I., Enhanced employment of the xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in Spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiology*, 1997, **113**, 817-824.
- Vershinin, A.O. & Kamnev, A.N., Xanthophyll cycle in marine macroalgae. *Botanica Marina*, 1996, **39**, 421-425.
- Wentworth, M., Ruban, A.V. & Horton, P., Chlorophyll fluorescence quenching in isolated light harvesting complexes induced by zeaxanthin. *FEBS Letters*, 2000, **471**, 71-74.
- Wheeler, W.N. & Weidner, M., Effects of external inorganic nitrogen concentration on metabolism, growth and activities of key carbon and nitrogen assimilatory enzymes of *Laminaria saccharina* (Phaeophyceae) in culture. *Journal of Phycology*, 1983, **19**, 92-96.
- Wollast, R., The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. In: *Ocean margin processes in global change* (Mantoura, R.F.C., Martin, J.M. & Wollast, R., Eds). Chichester : Wiley Interscience, 1991, p 365-382.
- Yahyaoui, W., Harnois, J. & Carpentier, R., Demonstration of thermal dissipation of absorbed quanta during energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence in photosynthetic membranes. *FEBS Letters*, 1998, **440**, 59-63.
- Yamamoto, H.Y., Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher plants. *Pure Application Chemistry*, 1979, **51**, 639-648.
- Young, A.J. & Frank, H.A., Energy transfer reactions involving carotenoids: quenching of chlorophyll fluorescence. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1996, **36**, 3-15.