

ALGAE TECHNOLOGY
& INNOVATION
CENTRE

**Impact et résilience de l'espèce envahissante
SARgassum muticum sur la préservation de l'habitat
endémique ZOstera marina de la côte ouest du Cotentin
(Projet SARZO)**

Rapport final
Avril 2025

CEVA : LASBLEIZ, Marine ; LE BRIS, Anthony ; LOUIS, Justine ; BOSC, Sébastien ; DANIEL, Clément ;
TEILLET, Audrey ; RICHIER, Sophie.

SMEL : PIEN, Sébastien ; GUICHARD, Gwendoline

GEMEL-Normandie : LEMOINE, Andréa ; TIMSIT, Olivier ; OLLIVIER, Élodie



SOMMAIRE

SOMMAIRE	3
FIGURES	1
TABLEAUX	3
CONTEXTE ET ENJEUX DU PROJET SARZO	5
1. CONTEXTE	5
1.1. <i>Sargassum muticum : espèce exotique envahissante sur les côtes normandes</i>	5
1.2. <i>Les herbiers de zostères : un habitat remarquable</i>	5
1.3. <i>Interaction Sargassum muticum avec les herbiers de Zostera marina.....</i>	6
1.4. <i>Zone côtière fortement soumise au changement climatique</i>	7
2. OBJECTIF GENERALE ET ENJEUX DU PROJET	8
DEFINITION DU SITE D'ETUDE POUR LES VOLETS 1 ET 2	9
VOLET 1 : CARACTÉRISATION DE L'ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES HABITATS DE <i>S. MUTICUM</i> ET <i>Z. MARINA</i> SUR UN SITE PILOTE	10
1. PRINCIPE & OBJECTIFS.....	10
2. MATERIEL ET METHODE.....	10
2.1. <i>Stratégie d'échantillonnage</i>	10
2.2. <i>Télédétection et suivi de l'évolution saisonnière des habitats <i>Sargassum muticum</i> / <i>Zostera marina</i> par imagerie drone.....</i>	10
2.2.1. <i>Acquisition des images par drone.....</i>	10
2.2.2. <i>Traitements</i>	11
2.3. <i>Caractérisation saisonnière des paramètres biotiques et abiotiques du site pilote</i>	13
2.4. <i>Compilation des photographies aériennes historiques du site pilote.....</i>	13
3. RESULTATS.....	14
3.1. <i>Evolution saisonnière des habitats <i>Sargassum muticum</i> / <i>Zostera marina</i></i>	14
3.1.1. <i>Evaluation des surfaces associées aux sargasses et zostères</i>	14
3.1.2. <i>Evaluation de la croissance des sargasses</i>	18
3.1.3. <i>Evolution historique de l'herbier de <i>Z. marina</i> et de <i>S. muticum</i></i>	19
3.2. <i>Caractérisation saisonnière des paramètres biotiques et abiotiques</i>	19
3.2.1. <i>Paramètres abiotiques.....</i>	19
3.2.2. <i>Paramètres biotiques</i>	20
3.2.3. <i>Pression anthropique</i>	24
4. DISCUSSION	24
4.1. <i>Evolution saisonnière des habitats de <i>S. muticum</i></i>	24
4.2. <i>Evolution saisonnière des habitats de <i>Z. marina</i></i>	25
4.3. <i>Interaction entre les deux espèces sur leur développement respectif.....</i>	25
4.4. <i>Evolution historique des herbiers de <i>Z. marina</i> et de l'espèce invasive <i>S. muticum</i></i>	26
5. CONCLUSION & PERSPECTIVES.....	27
VOLET 2 : CARACTÉRISATION DE L'IMPACT DE <i>S. MUTICUM</i> SUR LA BIODIVERSITÉ DE LA FAUNE BENTHIQUE DE L'HABITAT <i>Z. MARINA</i>.	28
1. OBJECTIFS.....	28
2. METHODOLOGIE ET TERRAIN	28
2.1. <i>Stratégie d'échantillonnage</i>	28
2.2. <i>Plan d'échantillonnage terrain</i>	29
2.3. <i>Traitements des échantillons</i>	30
2.3.1. <i>Premier tri au laboratoire du SMEL</i>	30
2.3.2. <i>Détermination au laboratoire du GEMEL-N et du SMEL.....</i>	30
2.4. <i>Analyse des données</i>	30
2.4.1. <i>Indices de biodiversité.....</i>	30
2.4.2. <i>Structure des communautés</i>	31



3. RESULTATS.....	32
3.1. Indices de diversité	32
3.1.1. Abondance.....	32
3.1.2. Richesse taxonomique	33
3.1.3. Indices de Shannon et de Pielou.....	33
3.2. Structure des communautés benthiques.....	35
3.3. Espèces structurantes des communautés benthiques.....	39
3.3.1. Espèces associées aux zones d'études.....	39
3.3.2. Espèces associées aux campagnes d'échantillonnage	43
3.3.3. Espèces indicatrices des zones selon les campagnes d'échantillonnage	47
4. DISCUSSION	49
4.1. Communautés benthiques à l'échelle spatiale	49
4.2. Communautés benthiques à l'échelle temporelle	51
4.3. Communautés benthiques à l'échelle spatiotemporelle	52
4.4. Limites de l'étude et perspectives	52
5. CONCLUSION.....	53
VOLET 3 : CARACTÉRISATION DE LA RÉSILIENCE DE <i>S. MUTICUM</i> ET <i>Z. MARINA</i> AU CHANGEMENT CLIMATIQUE ET IMPACT SUR LES HABITATS.....	54
1. PRINCIPE	54
2. MATERIELS ET METHODES	54
2.1 Définition des scénarios prévisionnels à tester.....	54
2.2 Prélèvement <i>in situ</i> et acclimatation aux conditions de laboratoire	57
2.3 Protocole et dispositif expérimental.....	58
2.4 Analyses statistiques	61
3. RESULTATS.....	61
3.1. <i>Sargasses</i>	61
3.2. <i>Zostères</i>	65
3.2.1. Capacités photosynthétiques	68
4. DISCUSSION	70
4.1. Réponses physiologiques de <i>Sargassum muticum</i>	70
4.2. Réponses physiologiques de <i>Zostera marina</i>	72
4.3. Projection des réponses physiologiques au réchauffement et à l'acidification de l'eau à l'échelle de la saison.....	72
4.4. Evolution des communautés de <i>S. muticum</i> et <i>Z. marina</i> dans l'Ouest Cotentin	74
5. CONCLUSION & PERSPECTIVES	75
VOLET 4 : SCIENCES PARTICIPATIVES, EXTENSION DU SUIVI ET PÉRENNISATION.....	76
1. ELABORATION D'UN PROTOCOLE D'OBSERVATION, OUTILS « COUP DE POUCE » ET VOIES DE DIFFUSION.....	76
2. LES ATELIERS DE FORMATION	80
3. QUELS RETOURS ?	81
4. INTEGRATION DANS LE PAYSAGE DES SCIENCES PARTICIPATIVES MER ET LITTORAL DE NORMANDIE	83
5. CONCLUSION.....	83
CONCLUSION GENERALE	84
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	86
ANNEXES	94

FIGURES

Figure 1. Localisation géographique des stations à <i>Zostera marina</i> de la DCE Ouest Cotentin.....	6
Figure 2 : Estran de Bricqueville-sur-Mer à marée basse, où l'on trouve sargasses et zostères en mélange.....	7
Figure 3. Définition des trois zones retenues (« Sargasses », « Zostères » et en « Zostères + Sargasses ») pour la réalisation des campagnes d'échantillonnage suite au repérage réalisé le 19/04/2023. La croix localise l'herbier de zostères dense non sélectionné à cause de sa proximité avec les parcs conchyliques.	9
Figure 4. Cartographie de la localisation des relevés drone en fonction des restrictions de vol liées à l'aérodrome de Granville et de la zone fréquentée par les pêcheurs à pied de loisir.	11
Figure 5. Emplacement des 3 zones identifiées comme « Sargasses », « Zostères » et en « Mélange » qui englobent les points échantillonnés sur le terrain sur une surface d'environ 1 500 m ² . L'encart en bas à droite présente un exemple de la mesure de 50 pieds de sargasses dans la zone en mélange le 07/05/2023.	12
Figure 6. Evaluation de la maladie du dépérissement selon l'échelle de Burdick et al. (1993) dans Auby et al. 2018	13
Figure 7. Cartographie des six orthomosaïques réalisées par drone sur les saisons 2023 et 2024.....	14
Figure 8. Classifications obtenues par <i>Support Vector Machine</i> (SVM) pour les six orthomosaïques acquises par drone sur les saisons 2023 et 2024.	15
Figure 9. Evolution des surfaces des herbiers de zostères et des sargasses estimées à partir des images drone au cours des six missions menées en 2023 et 2024.	16
Figure 10. Proportions des couvertures moyennes des sargasses et zostères dans les 3 zones.....	16
Figure 11. Evolutions des proportions des sargasses et zostères dans les zones en « Mélange » (a), « Sargasses » (b) et « Zostères » (c) au cours des six périodes.....	17
Figure 12. Longueurs des thalles de sargasses mesurées sur les images drone dans chacune des 3 zones « Mélange », « Sargasses » et « Zostères » et pour chaque période acquise.....	18
Figure 13. Evolution historique des enveloppes des herbiers de zostères entre 1972 et 2023 dans le secteur de Saint-Martin de Bréhal.	19
Figure 14. Evolution saisonnière de la température (a), du pH (b), de la teneur en oxygène (c) et de la salinité (d) moyens mesurés dans l'eau de mer au niveau des trois zones du site pilote. Les lignes grises pleines et en pointillés indiquent respectivement la moyenne saisonnière et l'écart-type de la température et du pH mesurés au niveau du site de Lingreville dans le cadre des réseaux REMONOR et HYRONOR (cf. VOLET 3, paragraphe 2.1).....	20
Figure 15. Photographies des thalles de <i>S. muticum</i> prises sur le site pilote en avril 2024 (a-b), mai 2023 (c-d) et sur la période estivale de juillet à septembre 2023/2024 (e-g).....	21
Figure 16. Evolution saisonnière du rendement quantique effectif (a), de la pente aux faibles éclairements (b), du taux de transport maximum d'électrons (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) de <i>S. muticum</i> dans la zone « Sargasses » et la zone en « Mélange » au cours des saisons 2023 et 2024 (± écart-type, n = 4). Les données manquantes sont indiquées par « n.d. ».....	22
Figure 17. Photographies des herbiers de <i>Z. marina</i> prises au printemps (a-c), et à la période estivale de juillet à septembre 2023/2024 (d-f).	23
Figure 18. Evolution de l'indice de la maladie de dépérissement (WDI) de <i>Z. marina</i> dans la zone « Zostères » et la zone en « Mélange » au cours des saisons 2023 et 2024 (± écart-type ; n = 5).	23
Figure 19. Evolution saisonnière du rendement quantique effectif (a), de la pente aux faibles éclairements (b), du taux de transport maximum d'électrons (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) de <i>Z. marina</i> dans la zone « Zostères » et la zone en « Mélange » au cours des saisons 2023 et 2024 (± écart-type, n = 4). Les données manquantes sont indiquées par « n.d. ».....	24
Figure 20. Transects définis pour chaque zone.	29
Figure 21 : Filet de prélèvement de la faune benthique.	29
Figure 22 : Effet de la zone (gauche) et de la campagne (droite) sur les abondances de macrofaune. Les lettres surimposées indiquent les différences statistiques entre les modalités des facteurs.	32

Figure 23 : Effet de l'interaction zone-campagne d'échantillonnage sur la richesse taxonomique de la macrofaune. Les lettres surimposées indiquent les différences statistiques entre les modalités des facteurs.	33
Figure 24 : Effet de la campagne sur les indices de Shannon (H') (gauche) et de Pielou (J') (droite). Les lettres surimposées indiquent les différences statistiques entre les modalités des facteurs.	34
Figure 25 : Dendrogramme construit par une classification ascendante hiérarchique selon la méthode UPGMA, sur une matrice de distance de Bray-Curtis sur la base des abondances moyennes	36
Figure 26 : Représentation des plans issus d'un positionnement multidimensionnel à 2 dimensions pour les communautés de macrofaune benthique. La représentation par zone (A) et campagne d'échantillonnage (B) a été réalisée séparément pour faciliter la lecture.	38
Figure 27. Carte des stations REMONOR (point bleu) et HYDRONOR (point jaune).....	54
Figure 28. Anomalies de température estimées de février 1998 à septembre 2023 à partir des données des réseaux REMONOR et HYDRONOR au niveau de Lingreville (a), Blainville (b), Chausey (c) et Saint-Germain (d).....	56
Figure 29. Anomalies de pH estimées de juin 2000 à juillet 2023 à partir des données du réseau HYDRONOR au niveau de Lingreville.....	57
Figure 30. Localisation des points de prélèvement des spécimens de sargasses et de zostères pour l'expérimentation écophysiologique (points blancs) sur le site d'étude comprenant trois zones distinctes. Photographie aérienne prise le 5 mai 2023 (RCS/RCO SN, CEVA)	58
Figure 31. Schéma du dispositif expérimental développé	59
Figure 32. Photographie d'une partie du design expérimental développé.....	60
Figure 33. Evolution du taux de croissance (a), du nombre de nouvelles branches créées (b) et de la longueur des branches produites pour les sargasses incubées selon quatre modalités de température et de pH au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n = 3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés. Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre sont significativement similaires (test de Tukey HSD; $p > 0,05$).....	62
Figure 34. Evolution temporelle du rendement quantique maximal (a), du taux de transport relatif maximum des électrons (b), de la pente aux faibles éclairements (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) pour les quatre modalités de température et de pH testées au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n=3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés.	64
Figure 35. Evolution temporelle du taux de croissance des zostères ($\% \cdot j^{-1}$) incubées selon quatre modalités de température et de pH au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n=3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés. Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre sont significativement similaires (test de Tukey HSD; $p > 0,05$; $n=3$).	66
Figure 36. Nombre de nouvelles feuilles produites (a), nombre de feuilles mortes (b) et plastochrone (c) estimés à l'issue des 28 jours d'expérimentation pour les zostères incubées selon quatre modalités de température et de pH. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur 3 valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés. Les différences significatives (test de Tukey HSD; $p < 0,05$; $n=3$) ont été signalées par un astérisque....	67
Figure 37. Evolution temporelle du rendement quantique maximal (a), de la pente aux faibles éclairements (b), du taux de transport relatif maximum des électrons (c), et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) pour les quatre modalités de température et de pH testées au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n = 3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés.	69
Figure 38. Réceptacles d'un thalle de <i>S. muticum</i> photographié à l'issue des 28 jours d'incubation dans un des aquariums simulant la modalité T+ pH. Les flèches noires indiquent la présence d'embryons à la surface des réceptacles.....	71
Figure 39 : Protocole d'observation version simplifiée destiné à l'ensemble des usagers du littoral	77
Figure 40 : Protocole d'observation version « pour aller plus loin » destiné aux structures associatives et éducatives	78
Figure 41 : Exemple de fiche pour les relevés d'observation.....	79
Figure 42. Cartographie des herbiers de zostères marines sur le littoral Ouest Cotentin et des probabilités de présence de sargasse (faible, forte, moyenne) par commune selon les prospections effectuées par le SMEL (programme SNOTRA 1 et 2)	79

Figure 43. Capture d'écran de l'article publié en ligne dans Ouest France suite à la réalisation du premier atelier organisé le 12 mars 2024.....	80
Figure 44. Localisation des sorties organisées lors des deux ateliers (à gauche : le 12/03/2024 ; à droite : le 10/04/2024).....	81
Figure 45. Photographie d'un plant de zostère en floraison (encadré rouge) lors de la sortie terrain de l'atelier du 10/04/2024	81
Figure 46 : Localisation des observations faites par l'association AVRIL au cours des mois de février et avril 2024	82

TABLEAUX

Tableau 1. Date des missions terrains sur les deux années consécutives	10
Tableau 2. Evaluation de la précision des six classifications à partir de la précision globale et de l'indice kappa..	15
Tableau 3. Dates de prélèvements et hauteur d'eau à basse mer	28
Tableau 4 : Récapitulatif des résultats du modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution Gamma, au lien logarithmique (abondance ~ période + zone).....	32
Tableau 5 : Récapitulatif des résultats du modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution Poisson, au lien logarithmique (richesse taxonomique ~ période x zone)	33
Tableau 6 : Récapitulatif des résultats du modèle ANOVA à 1 facteur, de la variable explicative « campagne » pour les indices de Shannon et de Pielou ([indice de diversité] ~ période).....	34
Tableau 7 : Récapitulatif des résultats de l'analyse multivariée des variances par permutations (PERMNOVA) (tableau de contingence ~ campagne x zone). n = 9999 permutations.....	35
Tableau 8 : Résultat de l'analyse IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997), permettant d'identifier les espèces indicatrices des zones d'études. En gras : résultats significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10[). A : fréquence relative. B : fréquence d'occurrence.....	41
Tableau 9 : Taxa les plus corrélés positivement (> 0,400) à la zone à sargasses.	42
Tableau 10 : Taxa les plus corrélés positivement (> 0,400) aux zones à sargasses et en mélange.	42
Tableau 11 : Taxa les plus corrélés positivement à la zone à zostères (> 0,300)	42
Tableau 12 : Taxa les plus corrélés positivement aux zones à zostères et en mélange	42
Tableau 13 : Résultat de l'analyse IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997), permettant d'identifier les espèces indicatrices des campagnes d'échantillonnage. En gras : résultats significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10[). A : fréquence relative. B : fréquence d'occurrence.	45
Tableau 14 : Zones les plus associées aux espèces indicatrices lors des campagnes, selon les résultats de corrélation. En gras : résultats IndVal significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10[).	46
Tableau 15 : Résultats de l'analyse IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997), permettant d'identifier les espèces indicatrices des zones lors des campagnes d'échantillonnage. En gras : résultats significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10[). A : fréquence relative. B : fréquence d'occurrence.....	48
Tableau 16. Données de température (février 1998-septembre 2023) et de pH (juin 2000-juillet 2023) fournies par le SMEL et issues des réseaux REMONOR et HYDRONOR.	55
Tableau 17. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH ; $\alpha=0,05$) sur le taux de croissance (% MH.j-1) des sargasses, le nombre et la longueur de nouvelles branches produites à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours). Les effets significatifs sont indiqués en rouge ($p < 0,05$).	63

Tableau 18. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH; $\alpha=0,05$) sur les paramètres photosynthétiques (Fv/Fm, rETRmax, α et Ek) des sargasses à l'issue des 28 jours d'incubation. Les effets significatifs sont indiqués en rouge ($p < 0,05$)	65
Tableau 19. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH; $\alpha=0,05$) sur le taux de croissance (%.j-1) des zostères à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours). Les effets significatifs sont indiqués en rouge.	66
Tableau 20. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH; $\alpha=0,05$) sur le nombre de feuilles produites, le plastochrone (jours) et le nombre de feuilles mortes estimés pour les zostères à l'issue des 28 jours d'expérimentation. Les effets significatifs sont indiqués en rouge ($p < 0,05$)	68
Tableau 21. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH; $\alpha = 0,05$) sur l'intensité minimale saturante ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) des zostères à l'issue des 28 jours d'expérimentation. Les effets significatifs sont indiqués en rouge.	69

CONTEXTE ET ENJEUX DU PROJET SARZO

1. Contexte

1.1. *Sargassum muticum* : espèce exotique envahissante sur les côtes normandes

La macro-algue *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, 1995, est une algue brune originaire des eaux japonaises et chinoises, du Nord-Ouest Pacifique. Présente en zone médiolittorale jusqu'à la frange infralittorale, *Sargassum muticum* peut atteindre jusqu'à 10 mètres de longueur du printemps à la fin de la période estivale (Baffreau *et al.*, 2018 ; Raoux *et al.*, 2021). Cette espèce est très compétitrice en termes de lumière, d'espace et de nutriments. Par son haut potentiel de fertilité (couplage d'une reproduction asexuée à partir d'un fragment et reproduction sexuée) et son taux de croissance pouvant atteindre 4cm/jour (Norton, 1977), *Sargassum muticum* a cette capacité à proliférer et s'étendre rapidement de son habitat d'origine vers un nouveau milieu. Introduite accidentellement, par voie maritime, sur les côtes nord-américaines dans les années 1940 et sur les côtes européennes dans les années 1970, *Sargassum muticum* a rapidement été considérée comme une espèce dite invasive ou espèce exotique envahissante, entrant en compétition avec les espèces locales et pouvant impacter les fonctions écosystémiques du milieu. C'est en 1975 que les premières observations de *Sargassum muticum* ont été faites sur le littoral normand, principalement sur la péninsule du Cotentin avant de s'étendre à l'ensemble des côtes de la Manche (Baffreau *et al.*, 2018). Les fortes densités de *Sargassum muticum* entraînent des impacts négatifs sur les activités touristiques, conchylicoles, nautiques et de pêche. Mais l'étude de Raoux *et al.* (2021), réalisée le long de la péninsule du Cotentin, suggère que *Sargassum muticum* favoriserait la biodiversité, en représentant un habitat propice pour de nombreux invertébrés ainsi qu'une niche nourricière pour plusieurs espèces locales de poissons et céphalopodes. L'impact positif des proliférations de *Sargassum muticum* sur la biodiversité des communautés benthiques dans un habitat préalablement occupé par des espèces végétales endémiques reste néanmoins à évaluer (Viejo, 1990 ; Raoux *et al.*, 2021).

1.2. Les herbiers de zostères : un habitat remarquable

Se développant sur les sédiments sableux et sablo-vaseux en zones inter- et subtidales, les herbiers de zostères représentent un habitat d'intérêt écologique majeur, aux fonctions écologiques multiples (e.g. habitat pour de nombreux organismes, séquestration de carbone). L'intérêt écologique des herbiers de zostères a impulsé la réalisation de plusieurs études cartographiques en France au cours de ces dernières années (e.g. Programme REBENT, Programme CARTHAM). Le long des côtes de Manche et de l'Atlantique, deux espèces sont présentes : *Nanozostera noltii* (« zostère naine ») en zone intertidale et *Zostera marina* (« zostère marine »), beaucoup plus sensible aux pressions naturelles et anthropiques du milieu infralittoral dans lequel elle se développe. Etant considérés comme de bons indicateurs de la qualité des masses d'eaux côtières, l'extension spatiale, l'abondance et la composition taxinomique des herbiers de *Zostera marina* ont été considérés dans l'indice biotique « angiospermes » dans le cadre de la Directive Cadre sur l'eau (DCE). Trois sites sont actuellement suivis depuis 2007 sur le secteur Ouest Cotentin : l'archipel des îles Chausey (station SIZM01), la zone de Saint-Martin-de-Bréhal (SIZM02) et au niveau de Gouville-sur-Mer (SIZM03) (Aubin et Garcia, 2018) (Figure 1). Ces trois stations sont incluses dans les 21 masses d'eau faisant l'objet d'un suivi des herbiers (Auby *et al.*, 2018a).

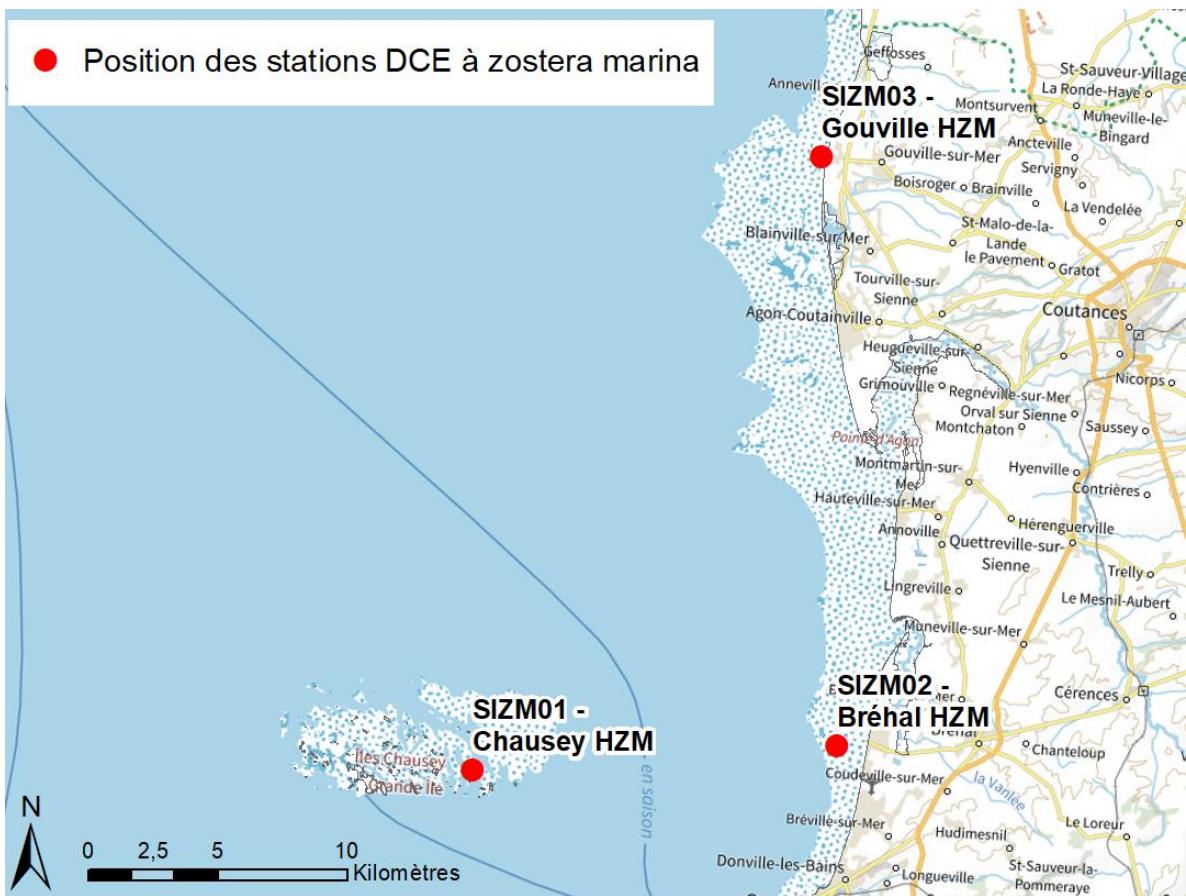


Figure 1. Localisation géographique des stations à *Zostera marina* de la DCE Ouest Cotentin.

1.3. Interaction *Sargassum muticum* avec les herbiers de *Zostera marina*

Au premier abord, les espèces *Sargassum muticum* et *Zostera marina* devraient coexister sans compétition apparente du fait des différences de substrats sur lesquels elles se développent. Alors que *Zostera marina* se développe sur des sédiments sablo-vaseux, comme énoncé précédemment, plusieurs études ont rapporté le besoin d'un substrat solide (e.g platier rocheux) pour la croissance de *Sargassum muticum* (Norton, 1977). Néanmoins, la coexistence des deux espèces dans un même milieu a été rapportée à plusieurs reprises dans la littérature (Hartog, 1997 ; Tweedley *et al.*, 2008 ; Baffreau *et al.*, 2018) (Figure 2) et confirmée par des observations terrain sur les côtes normandes de l'Ouest Cotentin.

À la question « *Sargassum muticum* est-elle une menace pour les herbiers de zostères ? », Hartog (1997) a émis l'hypothèse d'une compétition entre les deux espèces dans le cas d'une mixité de la typologie et granulométrie du substrat (*i.e.* mélange de sable, gravier). L'étude de Tweedley *et al.* (2006), conduite à Castle Bay en Angleterre, a également permis de mettre en évidence la capacité de *Sargassum muticum* à se développer dans le même habitat que *Zostera marina*. Sur les 110 plants de *Sargassum muticum* échantillonnés, 33 étaient présents à l'intérieur des herbiers de *Zostera marina* et majoritairement (à 91%) attachés au substrat meuble. Les auteurs suggèrent ainsi que les herbiers de *Zostera marina* pourraient favoriser la colonisation de *Sargassum muticum* dans un environnement initialement non favorable à son développement. La figure 2 illustre cette cohabitation sur les côtes normandes.



Figure 2. Etran de Bricqueville-sur-Mer à marée basse, où l'on trouve sargasses et zostères en mélange. © SMEL

Etant donné le caractère opportuniste de *Sargassum muticum*, se pose la question de savoir si cette espèce stimulerait le déclin des herbiers de *Zostera marina*, et les effets subséquents sur la composition et le fonctionnement de l'écosystème associé. En particulier, la faune benthique, maillon important de la chaîne alimentaire d'un milieu aquatique, pourrait être significativement impactée. La littérature reste à ce jour pauvre en informations concernant les interactions entre *Sargassum muticum* et les écosystèmes endémiques qu'elle colonise (Engelen *et al.*, 2013). Une caractérisation de l'impact de cette espèce invasive sur la faune benthique associée aux herbiers de *Zostera marina* apparaît donc essentielle et pertinente.

1.4. Zone côtière fortement soumise au changement climatique

Les prévisions réalisées à l'échelle globale (Fox-Kemper *et al.*, 2021 ; Kwiatkowski *et al.*, 2020 ; Lee *et al.*, 2021) annoncent d'ici à 2100 une augmentation de la température de l'eau de mer de $2,9 \pm 0,9$ °C en moyenne (comprise entre 2,0 et 4,0°C) et d'une diminution du pH de $0,44 \pm 0,005$ unités selon le scenario le plus pessimiste (SSP5-8.5). Au vu de la diversité des environnements côtiers du littoral normand-breton (*i.e.* hydrodynamisme, géomorphologie, forçages météorologiques), il est attendu que ces tendances soient beaucoup plus variables à l'échelle locale (Gac *et al.*, 2021). Gac *et al.* (2021) ont mesuré l'évolution des anomalies de température et de pH aux stations SOMLIT de Brest et de Roscoff de janvier 2008 à décembre 2017. Sur ces dix années de suivi, une augmentation de la température de l'eau de 0,07°C/an et une diminution du pH de 0,003 unités/an ont été mises en évidence.

Dans ce contexte, la composition des communautés de végétaux marins (*e.g.* macro-algues, angiospermes) est susceptible d'évoluer avec la modification des conditions environnementales des eaux normandes ; les capacités d'adaptation et de résilience des organismes étant propres à chaque espèce. Sur la période s'étendant de 1992 à 2012, Gallon *et al.* (2014) ont déjà observé une modification des assemblages des algues intertidales du littoral normand-breton, en lien avec l'évolution de trois paramètres environnementaux (*i.e.* température des eaux de surface, concentrations de la chlorophylle *a* et de la matière inorganique en suspension). En revanche, aucune information n'est à ce jour disponible concernant la résilience de *Sargassum muticum* et de *Zostera marina* aux conditions locales de température et de pH de l'eau de mer attendues sur les côtes normandes. Pourtant, les variations de ces deux paramètres peuvent constituer un stress pour *Zostera marina*, et limiter son développement (Xu *et al.*, 2022 ; Kim *et al.*, 2020 ; Moreno-Marin *et al.*, 2018). Quant à *Sargassum muticum*, peu de données existent dans la littérature internationale concernant l'impact de l'augmentation de la température et l'acidification de l'eau de mer sur sa croissance (Xu *et al.*, 2017 ; Yoshida *et al.*, 2015). Dans l'objectif d'anticiper l'évolution

des communautés de végétaux marins sur le littoral normand, et les potentielles problématiques environnementales qui en découleraient, il semble ainsi indispensable d'évaluer la capacité de résilience de ces deux espèces aux conditions environnementales futures.

2. Objectif général et enjeux du projet

Le projet SARZO vise à caractériser l'impact des proliférations de *Sargassum muticum* sur la préservation de l'habitat endémique *Zostera marina*, et la biodiversité qu'elle favorise, en intégrant également les capacités de résilience des deux espèces face à l'évolution des conditions environnementales imposées par le changement climatique. Cette étude ciblera la zone de l'Ouest Cotentin, où *S. muticum* et *Z. marina* sont connues pour coexister, et plus particulièrement la zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) de type 1 de la Pointe de Bréhal (ZNIEFF 250008442).

Les actions du projet SARZO se sont articulées autour de quatre volets principaux et ont été menées sur une période d'étude de deux ans (mars 2023 - mars 2025) :

1. La **première action**, portée par le CEVA, visait à caractériser l'évolution saisonnière des habitats de *S. muticum* et *Z. marina* sur le site d'étude situé à la Pointe de Bréhal, par la combinaison de l'imagerie drone et d'un suivi *in situ* des paramètres physico-chimiques de la zone (*i.e.* température, pH, turbidité), de l'état physiologique de chaque espèce (*i.e.* capacité photosynthétique, maladie, dégradation) et des potentiels impacts liés aux activités humaines.
2. La **deuxième action** avait pour but d'évaluer l'impact des proliférations de *S. muticum* sur la biodiversité de la faune benthique de l'habitat *Z. marina*. Le SMEL et le GEMEL-N ont réalisé le suivi de la faune vagile associée aux deux espèces sur trois sites d'études différents (deux sites occupés exclusivement par chacune des deux espèces, et un site où elles coexistent) pour permettre une comparaison avec des zones de référence.
3. La **troisième action** avait pour objectif d'évaluer la résilience de l'espèce invasive, *S. muticum*, et de l'espèce indigène protégée, *Z. marina*, aux futures conditions environnementales (scénarios) imposées par le changement climatique. Cette action a été menée au moyen d'expérimentations écophysiologiques en conditions contrôlées de laboratoire par le CEVA. Les scénarios ont été définis en combinant les tendances à l'échelle globale (*e.g.* GIEC) et locales issues des réseaux d'observation.
4. Enfin, la **quatrième action** consistait à mettre en place un programme de sciences participatives, visant à collecter à plus large échelle des données d'observation des zones de coexistence des deux espèces sur le littoral de l'Ouest Cotentin, et d'enrichir significativement les cartographies existantes. Cette action a été menée par les trois partenaires du projet : le GEMEL-N, le SMEL et le CEVA.

Le projet SARZO est financé dans le cadre du 11^{ème} programme d'intervention « Eau & climat 2019-2024 » de l'Agence de l'Eau Seine Normandie, en réponse à l'AAP Eau et Biodiversité. Ce projet a pour finalité d'apporter des connaissances naturalistes essentielles à la gestion et la préservation d'un habitat remarquable, tant sur le plan faunistique que floristique, du littoral de l'ex-Basse-Normandie, en alignement avec la démarche stratégique du SDAGE 2022-2027 (Disposition 5.4.1), et nationale relative aux espèces exotiques envahissantes (Stratégie nationale biodiversité 2030). En ciblant l'espèce protégée *Z. marina*, bio-indicatrice de la qualité du milieu, ce projet s'intègre dans les objectifs communautaires de reconquête de la qualité de l'eau (Directive Cadre sur l'eau, DCE ; Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin, DCSMM). Le projet SARZO s'inscrit ainsi avec pertinence dans les objectifs de l'Axe 3 de l'AAP Eau et Biodiversité, en proposant la mise en œuvre d'actions liées à la protection et à la préservation de la biodiversité en lien direct avec les enjeux propres à la gestion de l'eau, et dans un contexte de résilience des espèces à l'évolution des conditions climatiques.

DEFINITION DU SITE D'ETUDE POUR LES VOLETS 1 ET 2

Le site de Bricqueville-sur-Mer a été sélectionné sur la base des observations du SMEL, réalisées dans le cadre des projets SNOTRA. Après avoir choisi le site de Bricqueville sur Mer, une mission de prospection a été organisée le 19 avril 2023 (hauteur d'eau à basse mer : 1,12 m) sur la zone afin d'élaborer une première carte du site et de définir les trois zones de suivi pour les volets 1 et 2. Des photographies aériennes ont été acquises par survol drone et des vérités terrain ont été réalisées afin de valider les images aériennes. L'objectif était de définir trois zones distinctes : une zone dominée par *S. muticum* (« Sargasses »), une zone dominée par *Z. marina* (« Zostères »), et une zone de mélange des deux espèces (« Mélange » ou « Zostères + Sargasses »). Les zones ont été sélectionnées en tenant compte de leur accessibilité pour les équipes terrain, et en limitant au maximum les impacts associés aux activités anthropiques (i.e. activité conchylicole, pêche à pied de loisir). Les trois zones sélectionnées sont représentées sur la Figure 3. Une première zone avec un herbier de zostères relativement homogène avait initialement été repéré mais se situait à proximité directe des parcs conchylioles et n'a donc pas été retenue. La zone dominée par les zostères a donc été décalée plus au sud malgré l'état plus fragmenté de l'herbier mais moins exposé aux activités anthropiques. L'accès à ces zones situées en bas d'estran nécessite des coefficients de marée élevés (minimum 90, recommandé > 100 ; hauteur d'eau à marée basse < 1,50 m).



Figure 3. Localisation des trois zones retenues (« Sargasses », « Zostères » et « Zostères + Sargasses ») pour la réalisation des campagnes d'échantillonnage suite au repérage réalisé le 19/04/2023. La croix localise l'herbier de zostères dense non sélectionné à cause de sa proximité avec les parcs conchylioles.

VOLET 1 : CARACTÉRISATION DE L'ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES HABITATS DE *S. MUTICUM* ET *Z. MARINA* SUR UN SITE PILOTE

1. Principe & objectifs

Le volet 1 visait à suivre l'évolution saisonnière de *Sargassum muticum* et *Zostera marina* sur le site pilote situé à la Pointe de Bréhal de la côte ouest du Cotentin, sur deux saisons de productivité (2023 et 2024). L'habitat privilégié de ces deux espèces étant situé en zone medio- à infralittoral, le CEVA a recouru à la télédétection afin de disposer d'images haute résolution sur ces zones difficiles d'accès. L'évolution saisonnière des habitats de *S. muticum* et *Z. marina* sur le site d'étude a été caractérisée en combinant l'imagerie drone et un suivi *in situ* des paramètres physico-chimiques de la zone (*i.e.* température, pH, turbidité), de l'état physiologique de chaque espèce (*i.e.* capacité photosynthétique, maladie, dégradation) et des potentiels impacts liés aux activités humaines.

2. Matériel et méthode

2.1. Stratégie d'échantillonnage

Afin de suivre l'évolution saisonnière des habitats de *S. muticum* et de *Z. marina*, trois missions ont été réalisées au cours des deux saisons successives 2023-2024 (Tableau 1). Les dates de mission ont été sélectionnées de manière à couvrir la saison de développement des deux espèces en tenant également compte des contraintes liées aux coefficients de marées (> 90) et aux conditions météorologiques. Les suivis terrain ont été menés dans les trois zones préalablement sélectionnées (Figure 3), incluant une zone dominée par *S. muticum* (« Sargasses »), une zone dominée par *Z. marina* (« Zostères »), et une zone de mélange des deux espèces (« Mélange »).

Tableau 1. Date des missions terrains sur les deux années consécutives

	Acquisition images drone			Suivi des paramètres biotiques et abiotiques
	Date	Coefficient / heure BM	Conditions météorologiques	
Année 2023	07/05/2023	90 / 16h17	Nuageux, vent 30 km/h	07/05/2023
	03/08/2023	104 / 16h35	Nuageux, pluie fine, vent 30 km/h	04/08/2023
	31/08/2023	107 / 15h32	Nuageux, vent 30 km/h	01/09/2023
Année 2024	10/04/2024	112 / 16h37	Nuageux, averses, vent 50 km/h	10/04/2024
	23/07/2024	94 / 16h43	Nuageux, vent 30 km/h	24/07/2024
	21/08/2024	107 / 16h33	Ensoleillé, vent <10 km/h	22/08/2024

2.2. Télédétection et suivi de l'évolution saisonnière des habitats *Sargassum muticum* / *Zostera marina* par imagerie drone

2.2.1. Acquisition des images par drone

Afin d'évaluer l'évolution saisonnière et interannuelle des peuplements de sargasses et zostères sur le site d'étude de Bréhal, des acquisitions drone ont été réalisées pour bénéficier d'une très haute résolution spatiale et pour pouvoir détecter les petits patchs de développement de la végétation. Le matériel utilisé pour cette mission est un drone DJI Matrice 300 RTK équipé d'un capteur Zenmuse P1 plein format (RVB) et d'un objectif 35 mm embarqué sur une nacelle stabilisée sur les 3 axes. Cette caméra est adaptée pour les travaux de photogrammétrie nécessitant une précision élevée. Des acquisitions à l'aide d'une caméra multispectrale MicaSense RedEdge-P étaient également prévues pour disposer de longueurs d'onde dans le Proche InfraRouge (PIR) et pour faciliter le travail de détection de la végétation. Cependant, le montage de ce capteur

sur le drone est fixe (pas de nacelle stabilisatrice sur les 3 axes) et son utilisation n'est pas adaptée à des conditions météorologiques mouvementées, comme cela a été le cas sur la plupart des missions sur le site de Bréhal avec des vents forts et irréguliers.

Les survols ont été réalisés dans le respect des règles de vol et de sécurité de la zone et notamment en tenant compte de la proximité de l'aérodrome de Granville et de la fréquentation du site par de nombreux pêcheurs à pied récréatifs sur la partie haute de l'estran. La zone de décollage et d'évolution du drone était donc située à environ 1,8 à 2,0 km en bas d'estran pour éviter le survol de tiers et à une hauteur maximale de 50 m pour éviter de pénétrer dans la zone de restriction de l'aérodrome (Figure 4). Un suivi des activités était transmis par téléphone aux gestionnaires de l'aérodrome à chaque mission et un contact permanent par radio avec la tour de contrôle était nécessaire pour suivre le trafic aérien en temps réel. Les plans de vols sont répétés à l'identique à chaque mission sur une surface d'environ 24 ha avec une hauteur de vol de 50 m, ce qui permet d'obtenir une résolution spatiale de 6 mm sur les orthomosaïques. Plus de 1000 orthophotos avec un chevauchement de 70 % entre elles (en horizontal et en vertical) ont été nécessaires pour couvrir la zone.

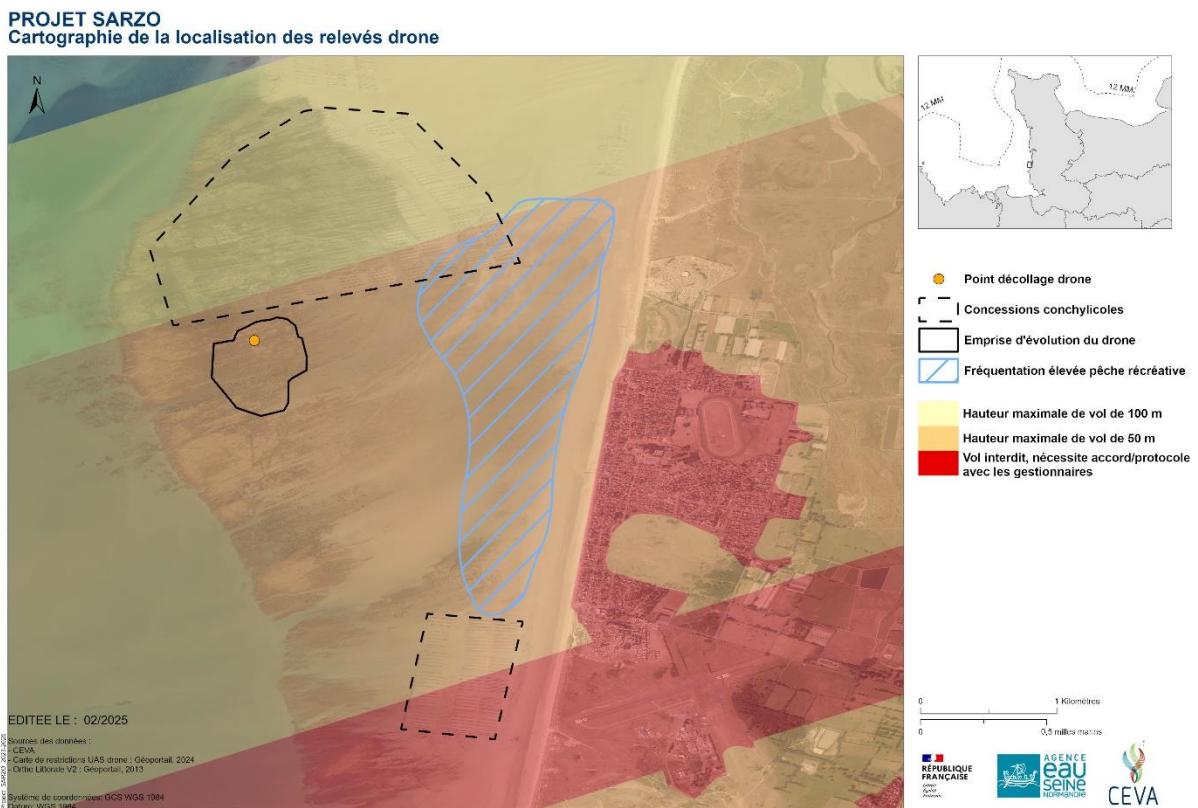


Figure 4. Cartographie de la localisation des relevés drone en fonction des restrictions de vol liées à l'aérodrome de Granville et de la zone fréquentée par les pêcheurs à pied de loisir.

2.2.2. Traitements

Orthomosaïques

La production des orthomosaïques pour chacune des six missions a été réalisée à partir du logiciel Metashape Pro v2.0 après plusieurs étapes de traitements : alignement des photos, création d'un nuage dense de points, création d'un Modèle Numérique d'Elévation (MNE) et création de l'orthomosaïque.

Classifications : évolution des surfaces saisonnières

Les logiciels ENVI v6.1 et ArcGis Pro v3.2 ont été utilisés pour analyser les orthomosaïques et réaliser les classifications et cartographies. Pour cela, des échantillons ont été collectés directement sur les orthomosaïques drone à haute résolution selon différentes classes d'intérêts identifiables sur les images (sargasses, zostères, roches, sédiments grossiers, eau). Différents traitements ont été testés (*e.g.* segmentation par classification orientée objet, *Random Forest*) pour retenir le

traitement par *Support Vector Machine* (SVM) qui a donné les meilleures performances sur la précision globale des résultats entre les six orthomosaïques.

Les surfaces identifiées pour les sargasses et pour les zostères sont extraites sur les six orthomosaïques pour évaluer l'évolution de ces habitats au cours de la saison et sur les deux années de suivi. Cette comparaison a été effectuée à l'échelle de toute la zone acquise, soit un masque commun entre les six images de 24 ha, puis à l'échelle des trois zones « Sargasses », « Zostères » et en « Mélange » à partir d'un masque constant d'une surface d'environ 1 500 m² englobant les transects qui ont été effectués à chaque mission pour l'évaluation des paramètres environnementaux (Figure 5).

PROJET SARZO
Zones identifiées comme "Sargasses", "Zostères" et en "Mélange" selon l'échantillonnage 2023 et 2024

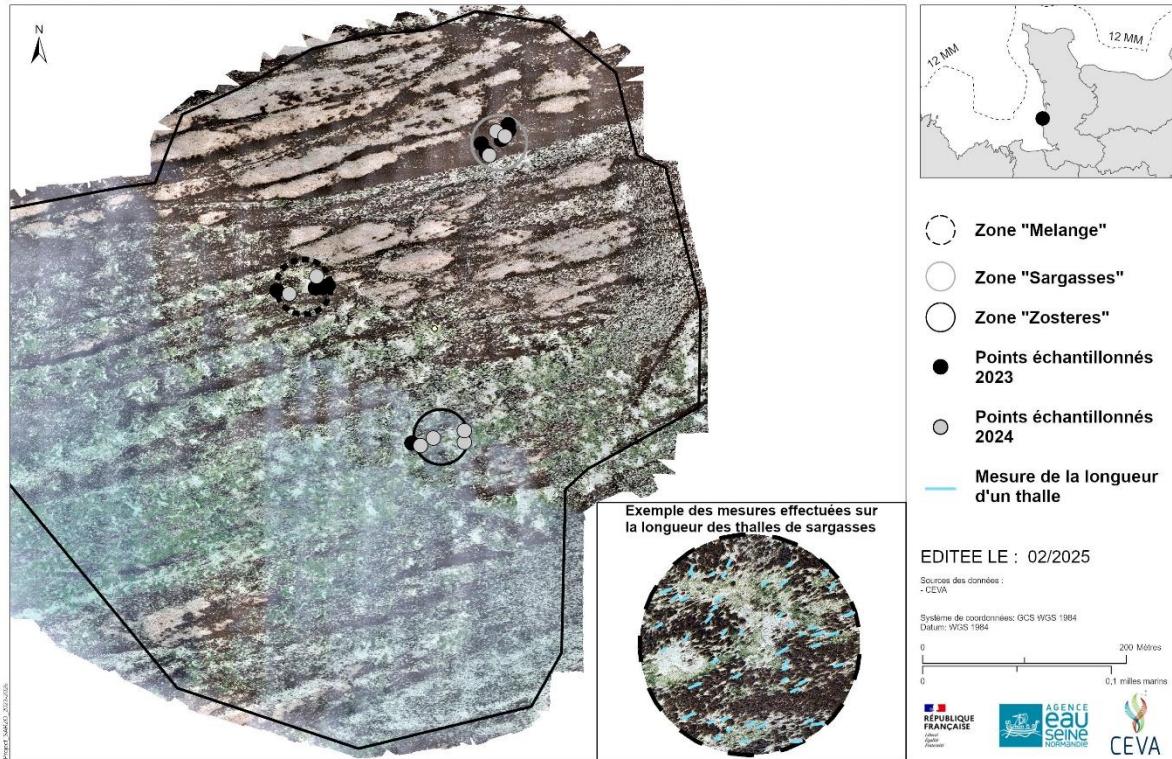


Figure 5. Emplacement des 3 zones identifiées comme « Sargasses », « Zostères » et en « Mélange » qui englobent les points échantillonnés sur le terrain sur une surface d'environ 1 500 m². L'encart en bas à droite présente un exemple de la mesure de 50 pieds de sargasses dans la zone en mélange le 07/05/2023.

Les précisions des classifications sont évaluées sur l'ensemble des orthomosaïques à partir des échantillons d'entraînement qui ont été définis pour réaliser les classifications et en appliquant un échantillonnage aléatoire stratifié de 5 000 points d'évaluation au sein de ces classes réparties en fonction de la taille de chacune de ces classes. Une matrice de confusion est générée afin d'estimer les faux positifs (erreurs de commission ou « *U_accuracy* »), les faux négatifs (erreurs d'omission ou « *P_accuracy* »), la précision globale et l'indice kappa.

Estimation de la croissance des sargasses

La résolution spatiale des images drone (6 mm) permet de visualiser précisément et individuellement les sargasses et de mesurer directement la taille des thalles des algues sur les images. Afin d'évaluer la croissance des sargasses au cours des périodes d'acquisitions sur les images, 50 pieds de sargasses ont été mesurés aléatoirement dans chacune des trois zones définies (« Sargasses », « Zostères » et en « Mélange ») (Figure 5). Des tests statistiques ont été effectués afin d'évaluer la normalité des données et la variance entre les tailles des thalles selon les facteurs date et les zones définies.

2.3. Caractérisation saisonnière des paramètres biotiques et abiotiques du site pilote

Le CEVA a mis en place un protocole de suivi saisonnier des paramètres biotiques et abiotiques des habitats d'intérêt à l'étude. Ce suivi s'est fait conjointement à l'acquisition d'images drone du volet 1, sur les mêmes sites et aux mêmes périodes (Tableau 1). Les suivis ont été systématiquement réalisés à marée descendante et sur la même fenêtre de temps journalière (entre 15h30 et 17h45). Les paramètres physico-chimiques de l'eau (température, conductivité, pH, turbidité, O₂) de surface ont été mesurés à l'aide d'une sonde multiparamètres portable de terrain (MultiLine®IDS).

L'état physiologique des deux espèces à l'étude a été évalué à partir de la mesure de leur capacité photosynthétique au moyen d'un fluorimètre Diving-PAM (Diving-PAM II, Walz). Ce fluorimètre présente l'avantage de pouvoir être déployé sous l'eau et d'être non destructif. Les mesures *in situ* ont ainsi été réalisées de manière optimale, sans perturber les habitats visés tout au long de la saison. Le rendement quantique effectif ($\Delta F/Fm'$), un proxy de l'efficacité du photosystème II à utiliser la lumière pour la conversion photochimique a été mesuré sur quatre individus choisis aléatoirement mais estimés représentatifs de la zone. Des courbes de réponse à la lumière (ou RLC) ont été ensuite acquises. Les individus ont été exposés à un gradient d'intensités lumineuses (0, 20, 30, 40, 60, 90, 140, 200, 300, 400 $\mu\text{mol de photons.m}^{-2}.s^{-1}$) chaque palier d'irradiance durant 10 secondes. Le taux de transport d'électron relatif (rETR) et le rendement $\Delta F/Fm'$ ont été estimés pour chaque intensité lumineuse. Les RLC ont été ensuite ajustées aux données du modèle de Jassby et Platt (1976) qui décrit la relation entre la photosynthèse et la lumière selon l'équation suivante :

$$rETR = rETR_{max} \times \tanh\left(\frac{\alpha \times PAR}{rETR_{max}}\right) \quad \text{Eq. 1}$$

Avec rETR_{max} le taux de transport maximum d'électrons (en $\mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.s^{-1}$), α la pente aux faibles éclairements, et PAR l'intensité lumineuse appliquée (en $\mu\text{mol de photons.m}^{-2}.s^{-1}$).

L'intensité lumineuse saturante minimale E_k a été déterminée comme suit :

$$E_k = \frac{\alpha}{rETR_{max}} \quad \text{Eq. 2}$$

En parallèle, des données d'observation relatives aux pressions anthropiques (e.g. trace/sillon d'abrasion, déchets, algues vertes opportunistes) ou encore de maladie (*Wasting disease*) ont été relevées. En s'appuyant sur le protocole établi dans le cadre de la DCE, l'évaluation du *Wasting disease* (WD) a été effectuée selon les recommandations d'Auby *et al.* (2018a). Sur 5 pieds, le pourcentage de zones noires, voire blanches, bien délimitées sur les feuilles a été estimé (Figure 6).

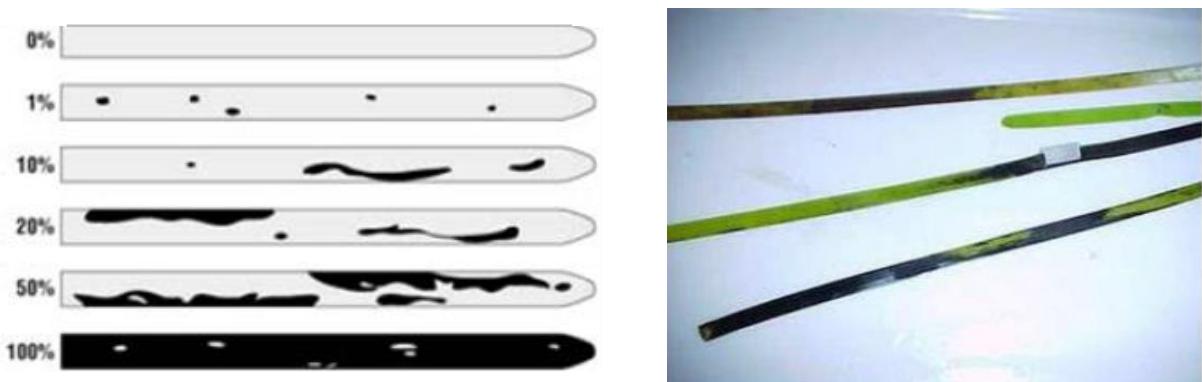


Figure 6. Evaluation de la maladie du dépérissement selon l'échelle de Burdick *et al.* (1993) dans Auby *et al.* (2018a)

2.4. Compilation des photographies aériennes historiques du site pilote

Dans le secteur de Saint-Martin de Bréhal, les cartographies de l'herbier de zostères sont rares et les photos aériennes historiques sont peu nombreuses, notamment sur cette partie de l'estran qui est éloignée de la côte et nécessite des acquisitions à marée basse. Quelques photos aériennes d'archives ont pu être exploitées sur la zone d'étude afin d'estimer la couverture de l'herbier et d'évaluer son évolution, ainsi que l'évolution des activités à proximité, en considérant néanmoins de la disparité dans la qualité des photos (argentiques noir et blanc et couleurs), dans leur époque d'acquisition

(différentes saisons) et dans la période d'acquisition (variation de la hauteur d'eau). Ainsi, les images aériennes de 1972 et de 1992 ont été comparées à l'ortholittorale V2 acquise en 2013 sur l'Ouest Cotentin et avec une image aérienne récente acquise en mai 2023. D'autres images aériennes ont été acquises sur la zone (en 1982, 1998, 2002) mais la qualité des images, la hauteur d'eau ou la période d'acquisition ne permettent pas de bien identifier l'extension des herbiers.

3. Résultats

3.1. Evolution saisonnière des habitats *Sargassum muticum* / *Zostera marina*

3.1.1. Evaluation des surfaces associées aux sargasses et zostères

Les six campagnes de terrain pour l'acquisition des images drone ont été réalisées avec succès malgré les conditions météorologiques perturbées sur plusieurs missions, qui pouvaient affecter la qualité des orthomosaïques (*i.e.* effets de glint, variations des conditions de lumière, vaguelettes à la surface de l'eau, turbidité de l'eau). Les orthomosaïques sont suffisamment précises pour évaluer la présence des sargasses et zostères sur le site d'étude (Figure 7). La pleine résolution de ces images atteint 6 mm par pixel ce qui permet d'observer les petits patchs de zostères marines ainsi que de déterminer des échantillons d'entraînement pour les classifications. L'herbier de zostères dans ce secteur est relativement fragmenté avec une présence variable de sargasses en mélange. Les zones d'herbiers les plus denses avec le moins de sargasses sont situées sur le bas d'estran.

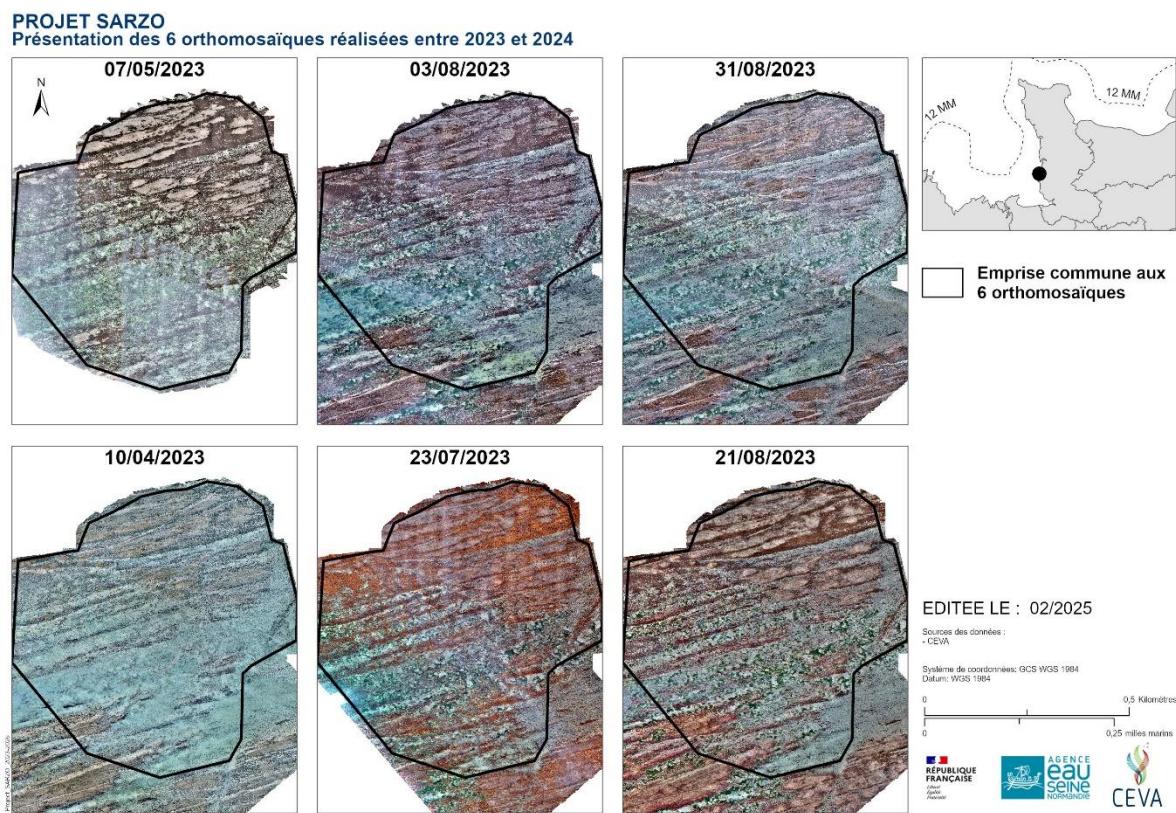


Figure 7. Cartographie des six orthomosaïques réalisées par drone sur les saisons 2023 et 2024.

Les résultats des classifications obtenues par SVM montrent de fortes variations spatiales entre les saisons sur les deux années 2023 et 2024 (Figure 8). Pour l'ensemble de ces classifications, à partir des 5 000 points d'évaluation pris aléatoirement au sein des données d'entraînement, les précisions globales sont satisfaisantes avec entre 74 et 92 % de réussite et également pour les coefficients kappa compris entre 0,72 et 0,90 (Tableau 2). Les principales confusions sont observées entre les classes « Roches » et « Sédiment », en introduisant la classe « Eau » dont les variations de profondeur ou de turbidité ont un impact sur la détection des classes sous-jacentes, que ce soit du sédiment, des sargasses ou des zostères (*cf.* matrices de confusion globales en Annexe 1). Les zostères pour l'image du 10/04/2024 ont notamment un score de précision relativement faible et cela peut s'expliquer par la densité faible de l'herbier en ce début de saison (Figure 8).

Des confusions sont donc observées entre des pixels de végétation (sargasses et zostères) à faible recouvrement ou lorsque les herbiers sont immergés dans une colonne d'eau plus ou moins importante qui rend la détection plus difficile.

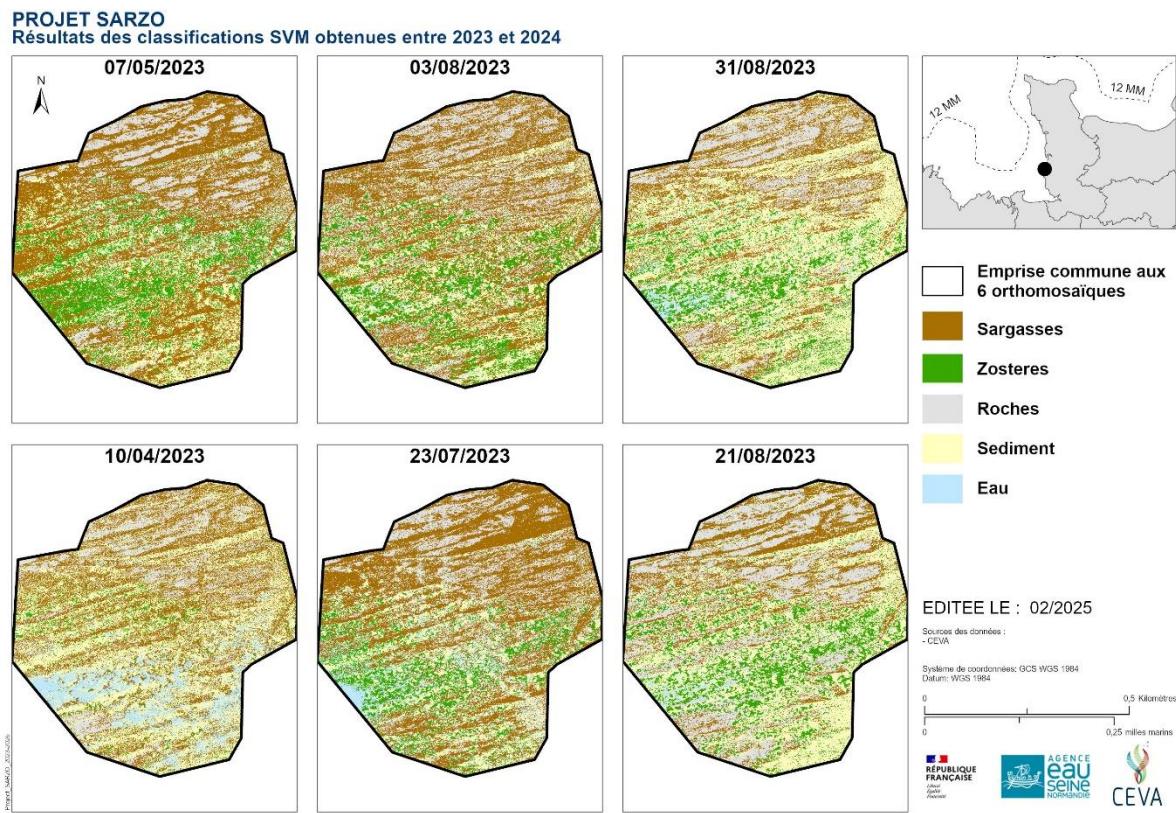


Figure 8. Classifications obtenues par *Support Vector Machine* (SVM) pour les six orthomosaïques acquises par drone sur les saisons 2023 et 2024.

Tableau 2. Evaluation de la précision des six classifications à partir de la précision globale et de l'indice kappa.

Date	Précision globale	Indice Kappa
07/05/2023	0,88	0,82
03/08/2023	0,85	0,83
31/08/2023	0,74	0,72
10/04/2024	0,79	0,77
23/07/2024	0,83	0,79
21/08/2024	0,92	0,90

En 2023, les surfaces des herbiers de zosteres semblent avoir été maximales dès le début du mois de mai avec environ 3,6 ha, suivie d'une diminution début août à 3,3 ha et un minimum fin août à 3 ha (Figure 9). En 2024, l'évolution des surfaces d'herbiers ne suit pas les mêmes tendances qu'en 2023 avec un minimum des surfaces lors de la campagne d'avril (inférieur à 1 ha), qui a progressivement augmenté en juillet avec une forte augmentation de la densité pour atteindre 3,4 ha en août. L'extension maximale de l'herbier dans ce secteur et à l'échelle de la zone étudiée, semble atteindre environ 3,5 ha avec des variations inter-annuelles probablement liées aux conditions environnementales.

En parallèle, les surfaces de développement des sargasses atteignent un maximum d'environ 10 ha en mai 2023 et juillet 2024. Les relevés en 2023 indiquent une diminution des surfaces de sargasses entre le mois de mai et début août qui est suivie d'une forte régression à la fin août avec environ 5,3 ha. Au printemps 2024, les biomasses de sargasses sont

relativement faibles avec 7,8 ha suivie d'une forte extension au mois de juillet (10 ha) et d'une régression à la fin du mois d'août (environ 5,1 ha).

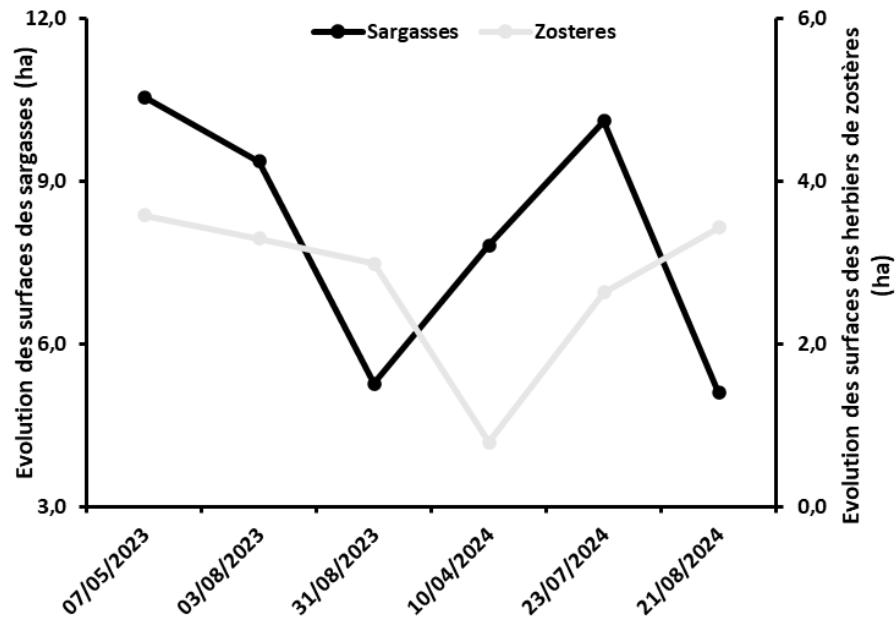


Figure 9. Evolution des surfaces des herbiers de zostères et des sargasses estimées à partir des images drone au cours des six missions menées en 2023 et 2024.

Les variations de surfaces ont également été évaluées à l'échelle des trois zones « Sargasses », « Mélange » et « Zostères » sur un rayon d'environ 50 m autour des points qui ont été échantillonnés sur le terrain pour la mesure des paramètres abiotiques (Figure 11). De manière générale, la zone « Sargasses » présente une dominance des sargasses. Elles couvrent près de 70 % de la surface, tandis que les zostères ne représentent que 1 %. Dans la zone en mélange, les sargasses occupent environ 35 % de la zone contre 12 % par les zostères. Enfin, dans la zone zostères, les herbiers occupent en effet la plus forte proportion d'espace par rapport aux deux autres zones avec 20,5 % mais les sargasses japonaises occupent également une surface similaire. Ces données reflètent la difficulté de définir une zone dominée par les zostères et par des herbiers homogènes et non fragmentés dans ce secteur qui est largement colonisé par les sargasses. Des zones situées plus bas sur l'estran auraient probablement été plus représentatives avec une proportion plus élevée de zostères et moindre en sargasses mais plus difficiles d'accès pour les prélèvements qui ont été réalisés *in situ*.

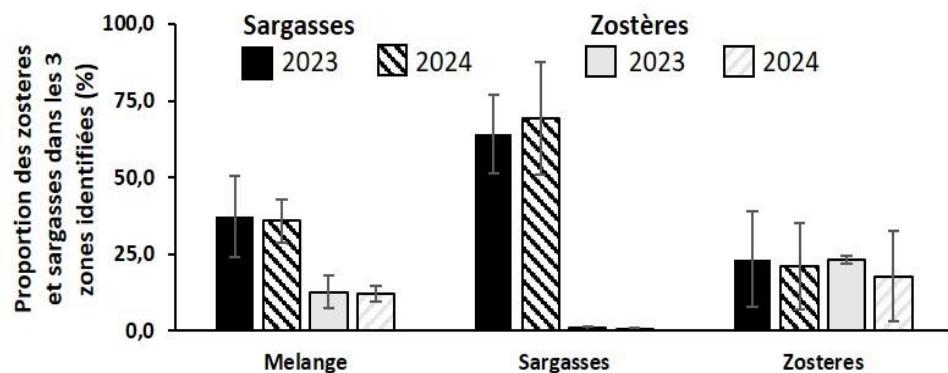


Figure 10. Proportions des couvertures moyennes des sargasses et zostères dans les 3 zones

Dans la zone en « Mélange », les taux d'occupation des sargasses et des zostères diminuent entre mai et fin août en 2023 passant respectivement de 50 à 22 % pour les sargasses et de 18 à 8 % pour les zostères (Figure 11a). En 2024, le taux d'occupation des sargasses est en hausse entre le mois d'avril (36 %) et juillet (42 %) puis diminue au mois d'août (28 %), tandis que pour les zostères la tendance est inversée avec une diminution entre avril (13 %) et juillet (9,5 %) puis une augmentation en août (15 %).

Dans la zone « Sargasses », les zostères sont très peu présentes avec moins de 1% sur toutes les dates acquises en 2023 et 2024 (Figure 11b). Les sargasses présentent une évolution similaire à ce qui est observé de manière globale sur toute la scène avec une forte diminution entre le mois de mai et fin août 2023 passant d'un taux d'occupation de 75 % à 50 %. En avril 2024, la moitié de la zone (56 %) est recouverte par des sargasses qui montrent une forte croissance en juillet pour atteindre environ 90 % de recouvrement de la zone. En août, la biomasse diminue avec encore un taux d'occupation d'environ 65 %.

Enfin dans la zone « Zostères », la proportion des zostères est restée globalement stable en 2023 avec entre 21 et 24 % de taux d'occupation, contrairement aux surfaces de sargasses qui ont augmenté entre mai (29 %) et début août (35 %) mais fortement diminué en août (6 %) (Figure 11c). En 2024, Les sargasses ont progressivement diminué entre le mois d'avril et le mois d'août passant de 31 à 7 % alors que les zostères ont eu une croissance entre le printemps et la fin d'été passant de 5 à 34 %.

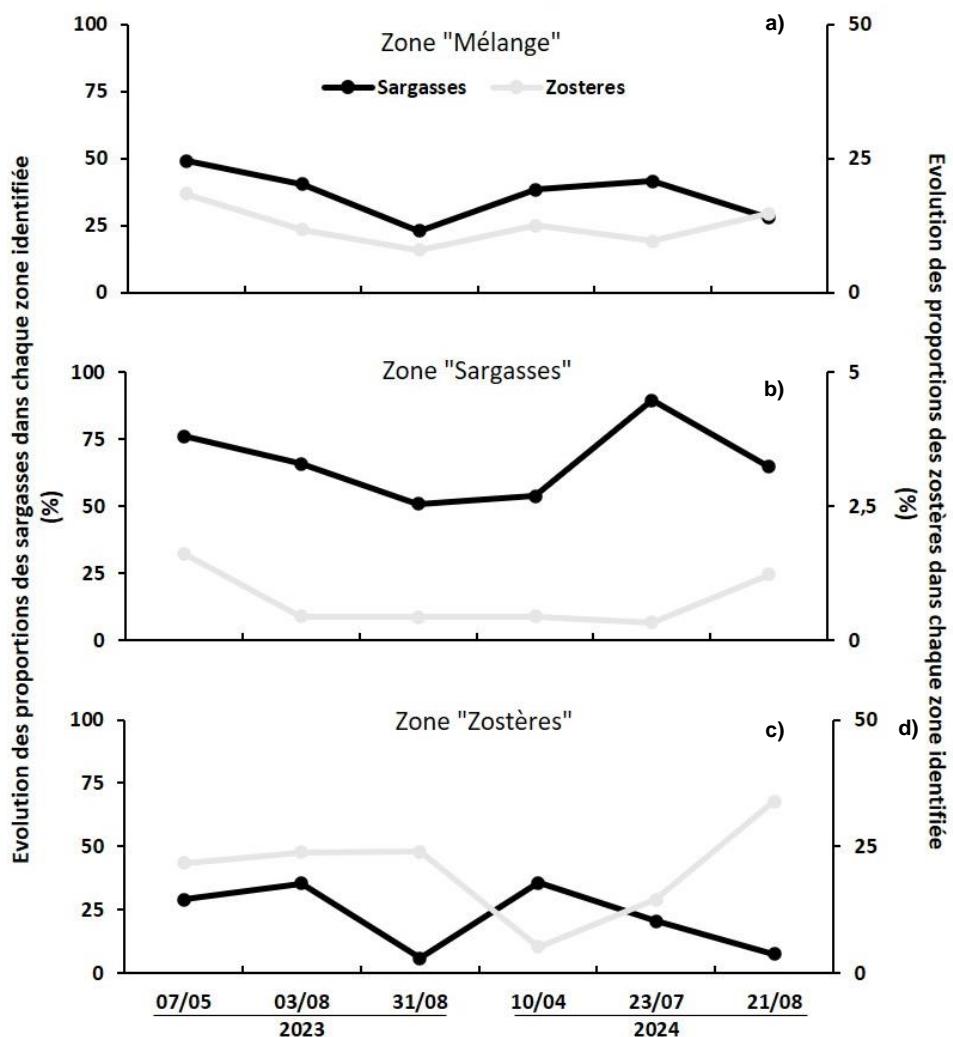


Figure 11. Evolutions des proportions des sargasses et zostères dans les zones en « Mélange » (a), « Sargasses » (b) et « Zostères » (c) au cours des six périodes.

3.1.2. Evaluation de la croissance des sargasses

À partir des images drone, 50 pieds de sargasses ont été mesurés individuellement dans chacune des trois zones définies et pour chaque période acquise (Figure 12). Les tailles moyennes des sargasses toutes saisons confondues sont de $119 \text{ cm} \pm 15,7 \text{ cm}$, $149 \text{ cm} \pm 16,7 \text{ cm}$ et $91 \text{ cm} \pm 13,1 \text{ cm}$ respectivement dans les zones en « Mélange », « Sargasses » et « Zostères ». Des différences significatives entre ces longueurs de thalles ont été observées en fonction des périodes et des zones (test statistique d'analyse de la variance à deux facteurs et tests *post hoc* de Tukey). Pour chaque période, les longueurs des sargasses sont significativement différentes pour les trois zones sauf entre la zone en « Mélange » et la zone « Zostères » les 07/05/2023, 10/04/2024 et 21/08/2024, ainsi qu'entre la zone « Sargasses » et la zone « Mélange » le 03/08/2023 ($p\text{-value} > 0,05$).

Au sein de la zone en « Mélange », les longueurs augmentent significativement entre le mois de mai et le début du mois d'août et diminuent significativement entre début et fin août, en 2023. Il n'y a pas de différence significative entre les tailles des thalles en mai et fin août. En 2024, les longueurs évoluent significativement à chaque période avec des sargasses de petites tailles en avril et des thalles de grandes tailles en juillet.

Au sein de la zone « Sargasses », il n'y a visiblement pas de différence significative entre les 3 périodes en 2023 ($p\text{-value} > 0,56$) malgré une diminution de la longueur des thalles en fin de période. En 2024, les longueurs évoluent significativement au cours des trois périodes d'observation.

Au sein de la zone « Zostères », il n'y a pas de différence significative dans la taille des sargasses entre le mois de mai et début août 2023 ($p\text{-value} = 0,75$) mais une diminution significative est observée au 31/08/2023. En 2024, comme pour les deux autres zones, les longueurs des thalles de sargasses évoluent significativement entre les trois périodes.

La taille minimale moyenne des sargasses a été observée sur la zone « Zostères » au mois d'avril 2024 avec des thalles d'environ $47 \text{ cm} (\pm 3,2 \text{ cm})$. La taille moyenne maximale estimée des sargasses est observée dans la zone « Sargasses » au mois de juillet 2024 avec des longueurs d'environ $2 \text{ m} (\pm 14,2 \text{ cm})$.

Enfin, l'évolution de la croissance des sargasses sur les deux années de suivi semble suivre la même tendance sur les trois zones avec, en 2023, une faible croissance entre le mois de mai et le mois d'août (sauf pour la zone en mélange où une croissance est observée), puis une diminution de la longueur des thalles à la fin de la saison qui est notamment très marquée dans la zone « Zostères ». En 2024, les sargasses sont globalement de petites tailles au printemps (mois d'avril) et ont une forte croissance jusqu'au mois de juillet puis une régression plus ou moins importante en fin de saison.

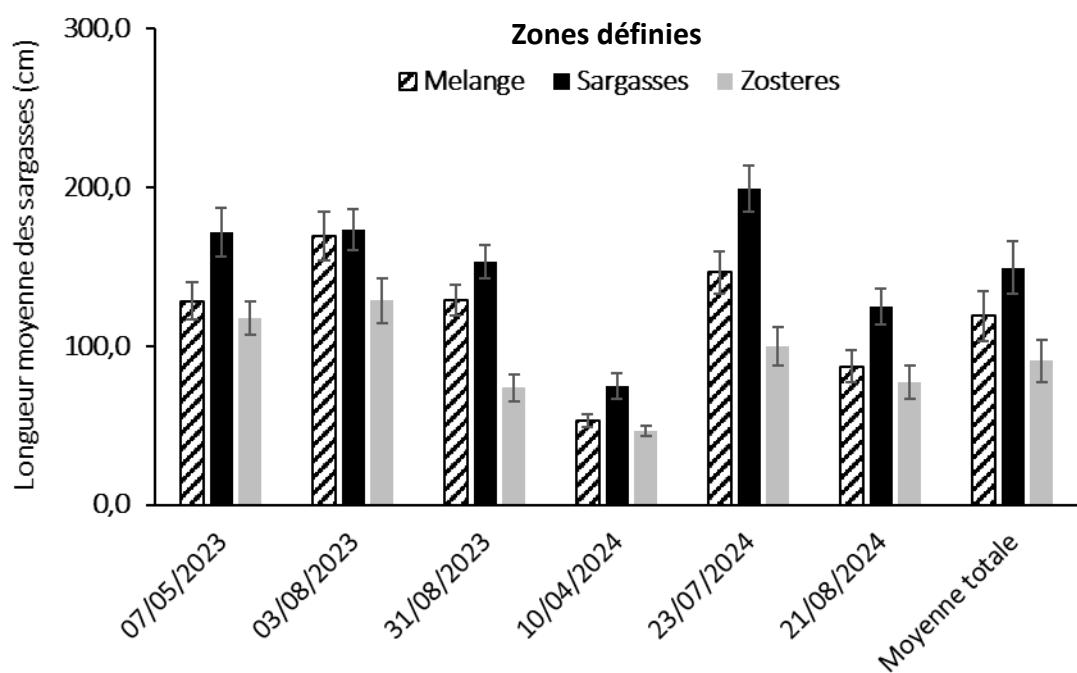


Figure 12. Longueurs des thalles de sargasses mesurées sur les images drone dans chacune des 3 zones « Mélange », « Sargasses » et « Zostères » et pour chaque période acquise.

3.1.3. Evolution historique de l'herbier de *Z. marina* et de *S. muticum*

À partir de photos aériennes d'archives, en 1972 (mois d'acquisition non connu), les herbiers (enveloppes théoriques délimitées visuellement) occupent une très grande partie de l'estran (du haut jusqu'en bas d'estran) et la répartition des sargasses semble très limitée, tout comme les parcs conchyliques qui s'étendent sur une relative faible surface (Figure 13). Des figures pouvant correspondre aux sargasses, que l'on observe actuellement, sont probablement déjà présentes dès 1982, ce qui semble cohérent avec les observations de Guillaumont *et al.* (1987) qui ont observé une prolifération de ces algues sur le littoral ouest Cotentin. En 1992, les sargasses semblent avoir bien colonisé le milieu, l'activité conchylicole a fortement augmenté et l'enveloppe des herbiers a très largement régressé. En 2013 et 2023, les activités conchyliques ont continué à se développer dans le secteur. Les enveloppes des herbiers évoluent mais leur extension est sensiblement stable dans le temps et cohabitent désormais avec les sargasses qui ont colonisé l'estran. A l'échelle du site d'étude (zone de 24 ha acquise par le drone), l'herbier de zostères s'étend sur environ 3,5 ha (soit 14,5 %) en 2023 et 2024, avec des variations inter-annuelles. L'herbier semble par ailleurs fragmenté avec peu de zones réellement denses, homogènes et continues, et les sargasses ont largement colonisé le secteur sur d'importantes surfaces.

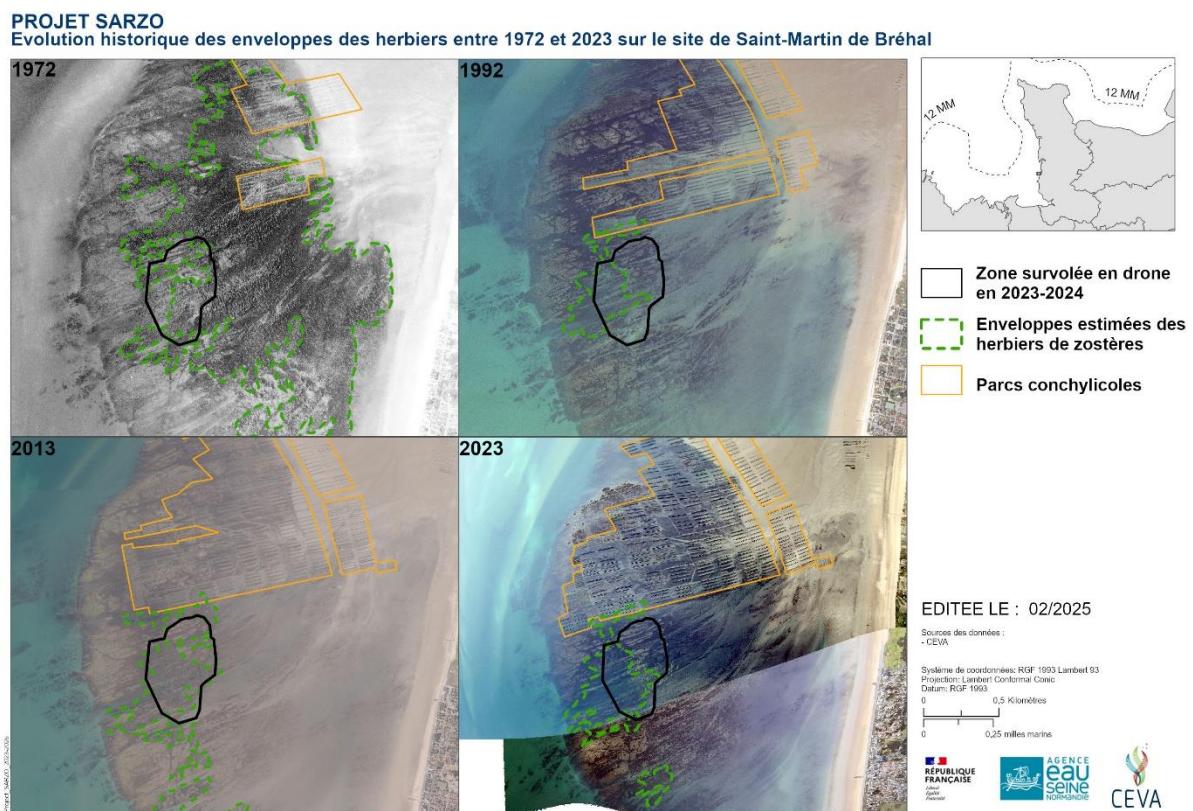


Figure 13. Evolution historique des enveloppes des herbiers de zostères entre 1972 et 2023 dans le secteur de Saint-Martin de Bréhal.

3.2. Caractérisation saisonnière des paramètres biotiques et abiotiques

Au cours de la première mission terrain (mai 2023), l'ensemble des mesures et observations n'a pu être collecté par l'opérateur, à cause des contraintes de temps liées à la remontée de la mer. La zone « Zostères » n'a pu être atteinte avant que la mer ne remonte et les paramètres photosynthétiques des zostères de la zone en « Mélange » n'ont pas pu être acquis. Les données manquantes sont indiquées par « *n.d.* ».

3.2.1. Paramètres abiotiques

La température, le pH, la teneur en oxygène dissous et la salinité de l'eau de mer ont été mesurés au niveau des trois zones d'étude (zone « Sargasses », zone en « Mélange », et zone « Zostères ») en mai, août et septembre 2023 ainsi qu'en avril, juillet et août 2024 afin de caractériser l'évolution saisonnière des paramètres physico-chimiques du site pilote sur deux

années consécutives. Les quatre paramètres biotiques ont été homogènes sur les trois zones étudiées à chaque mission et ont suivi une évolution saisonnière classique (Figure 14).

La température de l'eau augmente rapidement dès avril ($12,3 \pm 0,2^\circ\text{C}$ en avril 2024, $16,5 \pm 0,7^\circ\text{C}$ en mai 2023) pour atteindre des valeurs maximales de juin à septembre (en moyenne $20,8 \pm 0,9^\circ\text{C}$). Les valeurs mesurées en 2023 et 2024 étaient globalement supérieures à la moyenne saisonnière estimée à plus grande profondeur dans le cadre des réseaux REMONOR et HYDRONOR, excepté en août 2023 ($19,3 \pm 0,1^\circ\text{C}$). Le début d'été 2023 avait en effet été marqué par des conditions météorologiques particulièrement froides et venteuses pour la saison.

Le pH était plus élevé au printemps (en moyenne $8,50 \pm 0,01$ en avril 2023 et mai 2024) qu'en été (en moyenne $8,24 \pm 0,07$ de juillet à septembre 2023-2024), en cohérence avec la diminution de la production primaire globale en fin de saison. En comparaison, la moyenne saisonnière semble montrer moins de variation saisonnière. Cela pourrait s'expliquer par la différence de localisation des points de mesure : la sonde HYDRONOR étant immergée dans une plus grande hauteur d'eau que lors de nos mesures réalisées dans quelques dizaines de centimètres d'eau.

Les teneurs en oxygène dissous et la salinité de l'eau de mer sont restées globalement stables au cours de la saison pour les deux années consécutives, atteignant en moyenne $12,9 \pm 1,7 \text{ mg/L}$ et $34,3 \pm 0,6$ respectivement. Ces valeurs élevées par rapport aux valeurs moyennes généralement relevées dans l'eau de mer ($\approx 8 \text{ mg/L}$), sont dues au fait que les mesures ont été réalisées dans une faible profondeur d'eau, sur une période de la journée (entre 15h30 et 17h45) où l'activité photosynthétique des organismes présents dans l'eau est forte.

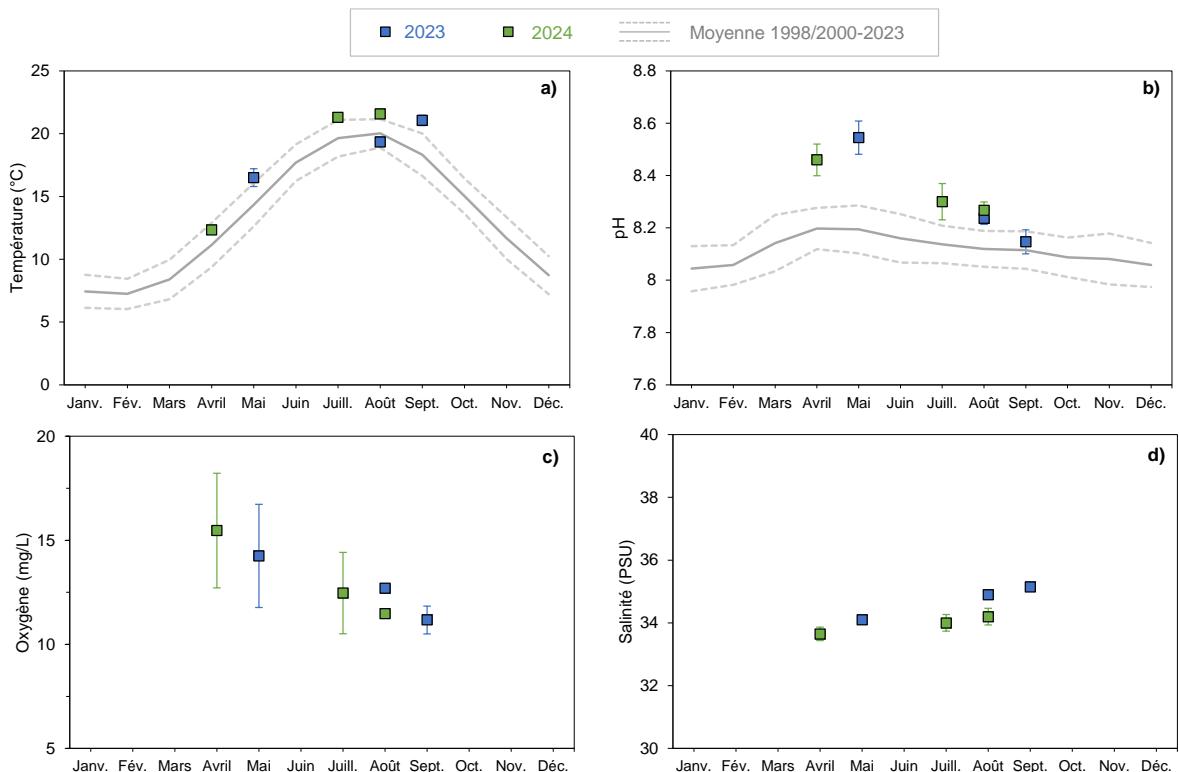


Figure 14. Evolution saisonnière de la température (a), du pH (b), de la teneur en oxygène (c) et de la salinité (d) moyens mesurés dans l'eau de mer au niveau des trois zones du site pilote. Les lignes grises pleines et en pointillés indiquent respectivement la moyenne saisonnière et l'écart-type de la température et du pH mesurés au niveau du site de Lingreville dans le cadre des réseaux REMONOR et HYDRONOR (cf. Volet 3, paragraphe 2.1).

3.2.2. Paramètres biotiques

Sargasses

L'analyse visuelle des thalles de *S. muticum* *in situ* a permis de constater que les sargasses étaient en bon état physiologique en avril et mai 2023-2024, au printemps : les thalles étaient bien colorés, peu épiphytés et ne présentaient pas de signe de dégradation (Figure 15a-d). En mai 2023, les branches primaires et secondaires des sargasses étaient déjà très développées

pour la saison (longueur des thalles > 60 cm). Au mois d'avril de l'année suivante, la taille des thalles était plus modérée (< 60 cm). Une dégradation de l'état physiologique des sargasses a été notée au cours des deux étés successifs (juillet-septembre 2023/2024) : les thalles bien développés et de grande taille (> 70 cm) étaient décolorés (brun clair voire rouge) et fortement épiphytés par des bryozoaires et des algues rouges (e.g. *Ceramium* sp.) et brunes (e.g. *Ectocarpaceae*) (Figure 15e-g). En août et début septembre, les sargasses étaient en phase de reproduction. Aucune différence morphologique n'a été observée entre les sargasses présentes dans la zone « Sargasses » et la zone en « Mélange » des deux espèces.

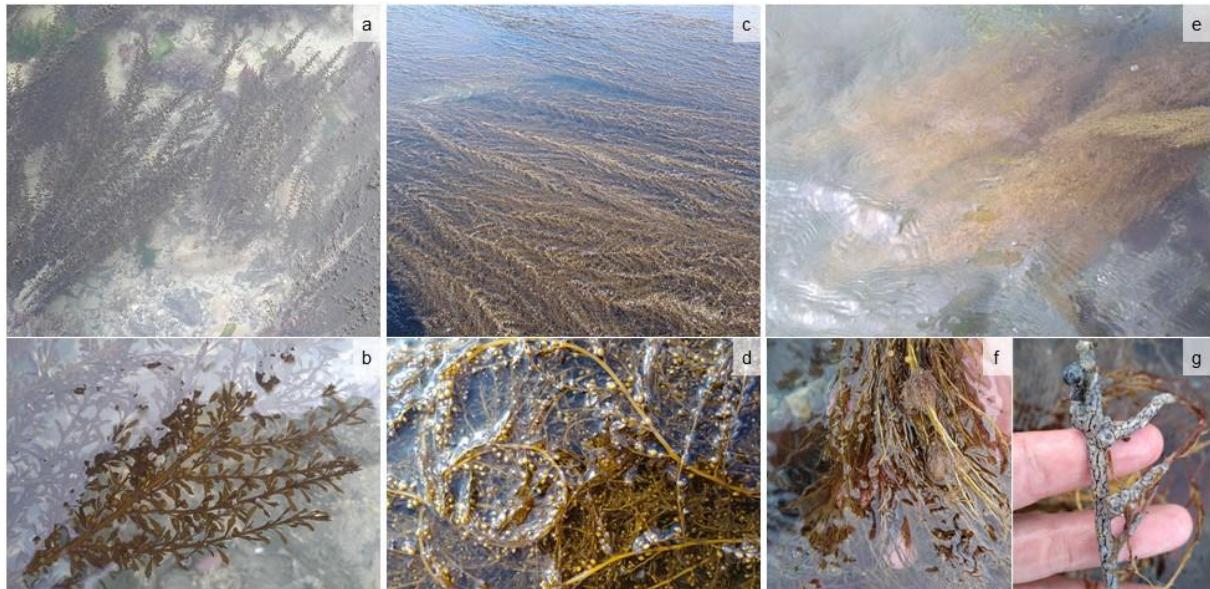


Figure 15. Photographies des thalles de *S. muticum* prises sur le site pilote en avril 2024 (a-b), mai 2023 (c-d) et sur la période estivale de juillet à septembre 2023/2024 (e-g).

Les mêmes tendances d'évolution saisonnière des paramètres photosynthétiques des sargasses ont été observées aux cours des saisons 2023 et 2024. Les rendements quantiques effectifs ($\Delta F/Fm'$) des sargasses ont diminué, passant en moyenne de $0,59 \pm 0,08$ au printemps à $0,37 \pm 0,08$ en fin d'été (Figure 16a), témoignant d'une dégradation de l'état physiologique des individus. Un affaiblissement des capacités photosynthétiques des sargasses a également été mis en évidence par la diminution du taux de transport maximum d'électrons $rETR_{max}$ et de la pente aux faibles éclairements α au cours de la saison (respectivement de $82,1 \pm 25,2$ à $64,9 \pm 8,2 \mu\text{mol electrons.m}^{-2}.s^{-1}$ et de $0,64 \pm 0,14$ à $0,35 \pm 0,12$ d'avril/mai à fin août-début septembre). L'intensité lumineuse saturante minimale E_k a augmenté entre la période printanière et estivale de $87,4$ à $168,8 \pm 23,8 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.s^{-1}$ en 2023 et de $186,8 \pm 26,7$ à $281,0 \pm 19,3 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.s^{-1}$ en 2024. Les paramètres photosynthétiques des sargasses présentes dans la zone « Sargasses » étaient globalement similaires à ceux des individus localisés dans la zone en « Mélange » (Mann-Whitney test, $p > 0,05$). Une différence significative de E_k a uniquement été mise en évidence en juillet et août 2024 entre les deux zones (Mann-Whitney test, $p < 0,05$).

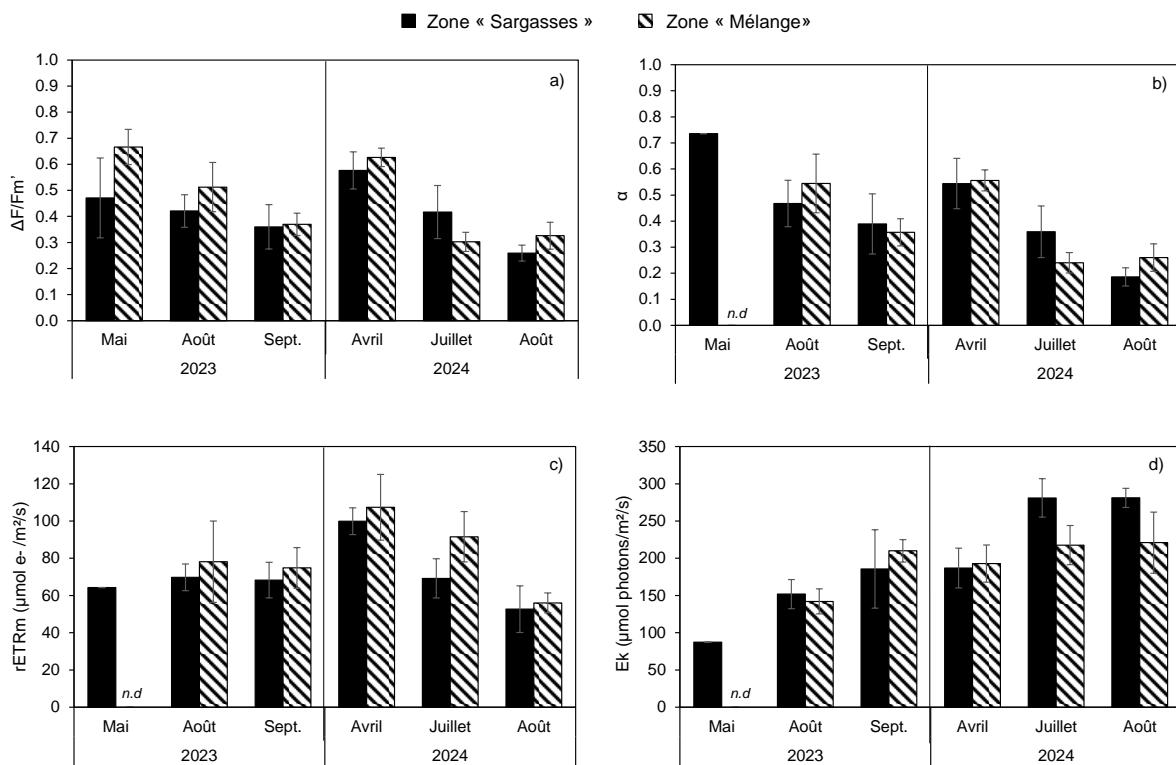


Figure 16. Evolution saisonnière du rendement quantique effectif (a), de la pente aux faibles éclairements (b), du taux de transport maximum d'électrons (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) de *S. muticum* dans la zone « Sargasses » et la zone en « Mélange » au cours des saisons 2023 et 2024 (\pm écart-type, $n = 4$). Les données manquantes sont indiquées par « n.d. ».

Zostères

Les herbiers de *Z. marina* ont évolué similairement dans la zone « Zostères » et la zone en « Mélange » au cours des deux saisons de suivi. Au printemps (avril et mai), les feuilles des zostères étaient bien vertes, de petite taille (< 25 cm), non épiphytées et non dégradées (Figure 17a-c). À cette période, la maladie de dépérissement était néanmoins déjà présente dans la zone de mélange et assez variable selon les plants : le pourcentage de maladie (WDI) s'élevait à $47 \pm 22\%$ en avril 2024 (Figure 18). Le WDI des zostères n'a pu être estimé en mai 2023.

En période estivale (juillet-septembre), les feuilles de *Z. marina* ont atteint des tailles plus importantes (> 40 cm) et ont maintenu une couleur verte bien prononcée (Figure 17d-f). Des épibiontes étaient présents le long des feuilles (bryozoaires, gastéropodes). Les herbiers de zostères étaient touchés par la maladie de dépérissement : le WDI était relativement variable d'un individu à l'autre et atteignait en moyenne un pourcentage de $40 \pm 24\%$ sur les deux zones (Figure 18).



Figure 17. Photographies des herbiers de *Z. marina* prises au printemps (a-c), et à la période estivale de juillet à septembre 2023/2024 (d-f).

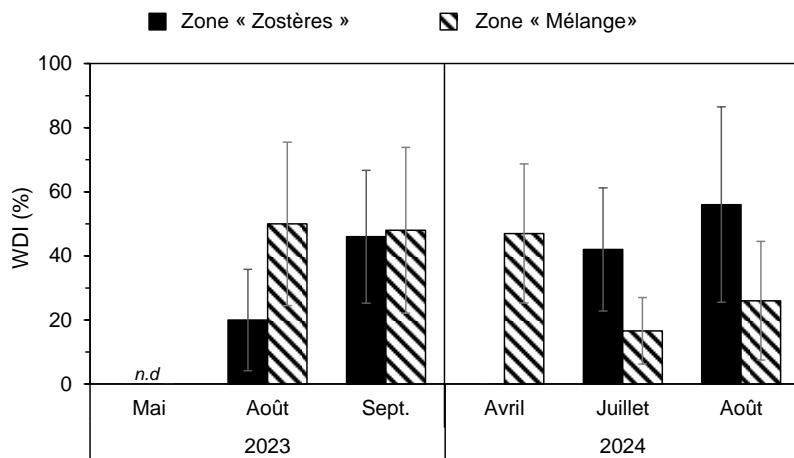


Figure 18. Evolution de l'indice de la maladie de dépréssissement (WDI) de *Z. marina* dans la zone « Zostères » et la zone en « Mélange » au cours des saisons 2023 et 2024 (\pm écart-type ; $n = 5$).

Aucune différence significative de paramètres photosynthétiques ($\Delta F/Fm'$, α , $rETRmax$, E_k) n'a été mis en évidence entre les zostères localisées dans la zone « Zostères » et celles de la zone « Mélange » (Mann-Whitney test, $p > 0,05$; Figure 19). Au cours de la première année de suivi, la diminution des $\Delta F/Fm'$ et des pentes α de début août ($0,61 \pm 0,06$ et $0,70 \pm 0,03$ respectivement) à septembre ($0,46 \pm 0,08$ et $0,54 \pm 0,12$ respectivement) indiquent une détérioration de l'état physiologique des zostères en fin de saison. Sur cette période, les $rETRmax$ sont restés constants (en moyenne $26,6 \pm 5,3 \mu\text{mol electrons.m}^{-2}.s^{-1}$) et les intensités E_k ont augmenté de $91,1 \pm 28,8$ à $131,0 \pm 43,7 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.s^{-1}$.

À l'inverse de la première saison de suivi, aucune évolution saisonnière significative des capacités photosynthétiques des zostères n'a été observée au cours de la deuxième année (Mann-Whitney test, $p > 0,05$). D'avril à fin d'août 2024, les $\Delta F/Fm'$,

α , $rETR_{max}$ et E_k moyens atteignaient $0,58 \pm 0,06$, $0,53 \pm 0,09$, $71,4 \pm 13,5 \mu\text{mol électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et $136,0 \pm 34,3 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ respectivement.

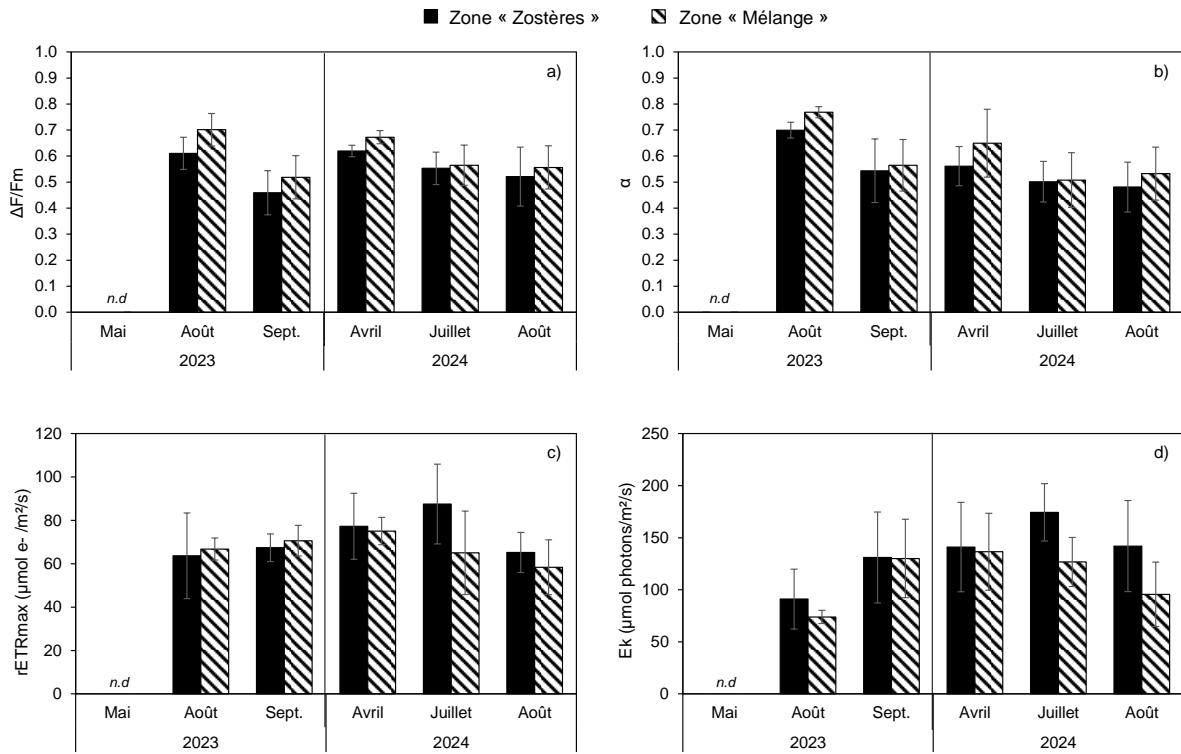


Figure 19. Evolution saisonnière du rendement quantique effectif (a), de la pente aux faibles éclairements (b), du taux de transport maximum d'électrons (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) de *Z. marina* dans la zone « Zostères » et la zone en « Mélange » au cours des saisons 2023 et 2024 (\pm écart-type, $n = 4$). Les données manquantes sont indiquées par « n.d. ».

3.2.3. Pression anthropique

Les observations terrain n'ont pas mis en évidence d'impact des activités anthropiques sur les communautés de sargasses et de zostères étudiées au niveau des trois zones d'étude, au moment des missions terrain. Néanmoins, une forte pression liée à l'activité de pêche à pied a été observée autour de ces trois zones. Cette pression était particulièrement importante en haut d'estran. Quelques pêcheurs à pied bas ont également été vus plus bas sur l'estran au niveau des herbiers de *Z. marina*.

4. Discussion

4.1. Evolution saisonnière des habitats de *S. muticum*

Au cours des saisons 2023 et 2024, les surfaces colonisées par *S. muticum* au large de Bréhal ont suivi un même pattern saisonnier : les surfaces ont augmenté rapidement au printemps pour atteindre un maximum en milieu d'été, puis la fin d'été s'est caractérisée par un fort déclin de ces surfaces. Ce pattern saisonnier est cohérent avec la phénologie de *S. muticum* typiquement observée dans les régions tempérées (Fletcher et Fletcher, 1975 ; Engelen et al., 2015 ; Plouguerné et al., 2006 ; Thomsen et al., 2006). La croissance de *S. muticum* est maximale au printemps (avec des capacités photosynthétiques optimales), s'accompagnant d'une augmentation rapide de la taille des thalles. La maturité des thalles a été atteinte en été (juillet-août), au moment où les températures de l'eau (Figure 14) et l'ensoleillement étaient les plus élevés. Ces conditions estivales ont déclenché des mécanismes de reproduction, qui se traduisent généralement par un détachement des frondes fertiles du thalle (Plouguerné et al., 2006). Ces fragments de frondes permettent ensuite une dispersion de nouveaux individus dans la colonne d'eau sous l'action des courants (Farnham et al., 1981 ; Critchley et Dijkema, 1984). La température de la mer et l'ensoleillement jouent ainsi un rôle clé dans la phénologie de *S. muticum* (Deysher 1984 ; Plouguerné et al., 2006). La fin d'été a également été marquée par une détérioration de l'état physiologique des individus et une augmentation du nombre d'épiphytes. Ces observations expliquent la forte diminution des surfaces de *S. muticum* observée en fin d'été dans notre étude.

4.2. Evolution saisonnière des habitats de *Z. marina*

Les surfaces des herbiers de *Z. marina* ont suivi une évolution saisonnière propre à la phénologie de l'espèce et différente de celle de *S. muticum*. Les surfaces minimales des herbiers de début de printemps augmentent rapidement jusqu'en été où les maximums de surface sont atteints (Orth *et al.*, 1986). Au cours de cette période printanière et estivale, *Z. marina* se caractérise par de fortes vitesses de croissances en réponse à l'augmentation de la température de l'eau et de l'ensoleillement (Lee *et al.*, 2007 ; Kim *et al.*, 2014). Les herbiers sont également en bon état physiologique et possèdent de bonnes capacités photosynthétiques. Le déclin saisonnier des zostères marines, qui se manifeste par une perte des feuilles, est généralement observé en automne-hiver, dues aux conditions de lumière et de température non optimales pour la croissance (Moore *et al.*, 2006 ; Kim *et al.*, 2014). Cette tendance saisonnière de développement a été suivie au cours de l'année 2024, qui s'est caractérisée par des conditions climatiques proches des moyennes saisonnières en termes de lumière, température, précipitations et de vent (Météo France, 2024a-b; Données REMONOR, SMEL).

En revanche, au cours de la saison 2023, les herbiers de zostères ont montré une dynamique de développement distincte. En mai 2023, les surfaces occupées par les herbiers de zostères marines étaient déjà importantes, traduisant un développement saisonnier relativement précoce. Cette précocité pourrait s'expliquer par des conditions printanières particulièrement favorables à la croissance de cette espèce en termes de lumière et de température (Lee *et al.*, 2007) : la température de l'eau était supérieure à la moyenne saisonnière, et l'ensoleillement excédentaire par rapport aux normales de saison (Météo France, 2023a ; Données REMONOR, SMEL). Par ailleurs, au cours du mois d'août 2023, une légère diminution des surfaces des herbiers de *Z. marina* et une dégradation des capacités photosynthétiques ont été mesurées. Ce déclin, non-observé en 2024, pourrait résulter des conditions météorologiques estivales non-optimales pour leur croissance en termes de lumière (Lee *et al.*, 2007). Les mois de juillet-août 2023 ont en effet été caractérisés par un ensoleillement déficitaire, des précipitations excédentaires par rapport aux moyennes de saison et des conditions particulièrement venteuses (Météo France, 2023b). Ces conditions ont pu rendre les eaux plus turbides, limitant en conséquence la pénétration du rayonnement lumineux. Or une intensité lumineuse diminuée peut engendrer une réduction de la taille et du taux de renouvellement des feuilles ainsi que de la densité et la biomasse des plants (Dennison et Alberte, 1982 ; Peralta *et al.*, 2002 ; Lee *et al.*, 2007). Par ailleurs, de forts vents et de fortes vagues (dépression Patricia) ont touché le littoral Manche-Atlantique le 2 août. Ces conditions de tempête peuvent représenter une cause d'arrachage des feuilles de zostères marines voire des pieds si les conditions de houle engendrent une érosion sédimentaire (Hily, 2006).

4.3. Interaction entre les deux espèces sur leur développement respectif

Les dynamiques de développement de *S. muticum* et de *Z. marina* dans chacune des trois zones d'étude (« Sargasses », « Zostères » et en « Mélange ») ont été comparées, afin de mettre en évidence de potentielles interactions entre les deux espèces. L'analyse des photographies drone a révélé l'omniprésence des sargasses japonaises dans l'ensemble de ces zones mais en quantités variables. Tandis que la zone « Sargasses » était presque exclusivement occupée par *S. muticum*, la proportion de sargasses japonaises était plus importante que celle des zostères marines dans la zone en « Mélange », et en proportion équivalente dans la zone « Zostères » à l'échelle de la saison. Or, la proportion de surface colonisée par *S. muticum* et *Z. marina* semble impacter leur dynamique de prolifération respective.

La dynamique de développement de *S. muticum* dans la zone « Zostères » s'est distinguée des deux autres zones dominées par les sargasses. Dans cette zone, les surfaces colonisées par *S. muticum* ont en effet diminué d'avril à août 2024, en parallèle de l'augmentation des surfaces occupées par *Z. marina*. Les tailles des thalles de *S. muticum* étaient également plus faibles dans la zone « Zostères » en comparaison des zones dominées par les sargasses au cours des deux années de suivis. Ces observations suggèrent un impact des herbiers de *Z. marina* sur la croissance de *S. muticum* et/ou des conditions environnementales (*i.e.* hydrodynamisme, substrat de fixation) moins favorables à l'établissement de cette espèce dans cette zone de mélange (Norton, 1977). Les plus faibles croissance et taille de *S. muticum* observées dans la zone de « Mélange » en comparaison de la zone « Sargasses » iraient également dans ce sens.

Présents dans un même milieu, les deux espèces *S. muticum* et *Z. marina* peuvent entrer en compétition pour les nutriments et la lumière. En théorie, les performances physiologiques de *S. muticum* en termes de vitesses d'absorption en nutriments, de vitesses de croissances et de capacités photosynthétiques la rendent plus compétitives que *Z. marina* (Ambrose et Nelson, 1982 ; Belsher et Pommellec 1988 ; Palacios et Zimmersmans 2007). En début de saison, les thalles de sargasses peuvent, en conditions optimales de croissance, atteindre rapidement des tailles importantes, qui peuvent limiter la lumière incidente atteignant les feuilles de *Z. marina*, à une période où elles sont en pleine croissance (Ambrose et Nelson, 1982 ;

Critchley *et al.*, 1990). Dans la zone « Zostères », les surfaces occupées par les sargasses étaient néanmoins plus faibles que dans la zone « Sargasses » et les thalles étaient plus petits, ce qui limiterait la compétition à la lumière entre ces deux espèces. Une compétition pour les nutriments pourrait à l'inverse être questionnée dans la zone « Zostères », malgré les fortes vitesses d'absorption en nutriments caractérisant les sargasses (Palacios et Zimmersmans 2007). En effet, la petite taille des thalles de *S. muticum* suggère la présence de jeunes individus au sein d'un herbier de zostères marines implanté depuis plusieurs années, avec un système racinaire potentiellement développé. Or, les zostères marines sont également capables d'absorber les nutriments dans le sédiment à partir de leur système racinaire (Wang *et al.*, 2021). En bénéficiant à la fois d'une source de nutriments dans le sédiment et dans la colonne d'eau, *Z. marina* est capable d'atteindre de fortes vitesses de production en période de pleine croissance (Short et Mcroy, 1984). À partir d'observations *in situ* et d'une expérimentation en conditions contrôlées de laboratoire, Firth *et al.* (2024) ont par ailleurs montré que la présence de *S. muticum* dans le milieu n'avait pas d'effet sur les capacités d'absorption en nutriments de *Z. marina* partageant ce même milieu, ni ses capacités photosynthétiques. Dans la zone « Zostères », où les sargasses sont moins nombreuses et moins développées que dans les deux autres zones, les zostères marines pourraient ainsi être compétitives à l'absorption en nutriments au cours de l'été.

Dans la zone en « Mélange », un effet négatif des sargasses japonaises sur le développement des herbiers de zostères marines a pu être mis en évidence : les surfaces occupées par *Z. marina* ont en effet diminué d'avril à juillet en parallèle du développement saisonnier de *S. muticum*, alors que ces surfaces augmentaient en zone « Zostères » sur la même période. En comparaison à la zone « Zostères », la zone en « Mélange » était caractérisée par de plus grandes surfaces occupées par *S. muticum* et des thalles généralement plus grands (bien que plus petits que dans la zone « Sargasses »). Les thalles ont ainsi pu limiter la lumière incidente captée par les plants ainsi que la ressource disponible pour leur croissance (Firth *et al.*, 2024).

4.4. Evolution historique des herbiers de *Z. marina* et de l'espèce invasive *S. muticum*

Les récentes études des projets CIZO (Basuyaix *et al.*, 2018) et CARIOZA (Aubin *et al.*, 2018) rappellent l'importance du choix méthodologique notamment en fonction de la précision souhaitée, de l'étendue de la zone d'étude, de la mise en œuvre et du temps de traitements pour cartographier les herbiers et évaluer leur évolution sur du long terme. À l'échelle de la zone atelier de cette étude, l'utilisation de l'imagerie par drone à partir de traitements semi-automatisées a été un choix pertinent pour cartographier l'étendue des sargasses et des herbiers de zostères et observer les fines variations sur les deux années suivies. Sur une plus large échelle, le recours à l'imagerie aérienne semble approprié avec notamment la possibilité d'exploiter les clichés historiques.

L'analyse des photographies aériennes historiques acquises de 1972 à 2024 a permis de mettre en évidence une régression marquée de l'enveloppe générale des herbiers de *Z. marina* dans le secteur de Saint-Martin de Bréhal en parallèle d'une extension des surfaces colonisées par *S. muticum*. Aubin et Latry (2017) avait déjà comparé les enveloppes des herbiers cartographiées en 1984 par Guillaumont *et al.* (1987) avec les enveloppes estimées en 2013 et 2016 et ainsi constaté une forte régression entre 1984 et 2013 (passant de 283,4 ha à 71,2 ha) et une certaine stabilité entre 2013 et 2016 (71,6 ha). Cette évolution des communautés de macrophytes traduit des changements de conditions du milieu, à l'échelle locale (*e.g.* activités anthropiques, eutrophisation), régionale (*i.e.* conditions météorologiques) et/ou globale (*i.e.* changement climatique ; cf. Volet 3).

Les suivis stationnels dans le cadre de l'indicateur « Angiospermes » de la DCE au niveau de la station à proximité du site d'étude (SIZM02) permettent d'évaluer l'état de santé de l'herbier de zostères en tenant compte des évolutions sédimentaires locales (Auby *et al.*, 2018b). Depuis 2007, des variations de la composition sédimentaire et de la matière organique peuvent être observées entre les années suivies mais elles restent globalement stables dans le temps. Les paramètres biologiques comme la densité des pieds de *Z. marina*, leur surface foliaire, leur biomasse (épigée *versus* hypogée), ou encore les blooms de macroalgues et algues épiphytes, montrent également quelques variations plus ou moins importantes au cours des années malgré des écart-types élevés. Ces séries chronologiques de données acquises depuis 2007 ne permettent pas d'observer une tendance claire d'évolution des herbiers dans ce secteur mais montrent plutôt une certaine stabilité avec des variations inter-annuelles davantage liées aux conditions climatiques de l'année observée. Malgré le recul de près de 20 ans qu'offre ces suivis stationnels, ils ne sont pas suffisamment historiques pour expliquer clairement la régression des habitats d'herbiers de zostères de Saint-Martin de Bréhal. Aubin et Latry (2017) suggèrent une accumulation de facteurs, entre les tempêtes qui ont touché ce littoral, la maladie « wasting disease », ainsi que la forte pression due aux activités de pêche (professionnelle et récréative), pour expliquer une fracture (plutôt qu'une régression

progressive) dans le recouvrement des herbiers de zostères. Les photographies aériennes historiques montrent en effet une forte extension des parcs conchyliques depuis 1972 au nord de la zone d'étude. Le secteur de Saint-Martin de Bréhal est également impacté par une forte pression anthropique liée à la pêche à pied de loisir. Les comptages de pêcheurs à pieds réalisés par l'association AVRIL au cours des années 2023 et 2024 ont en effet démontré une pression particulièrement importante en haut d'estran, et non négligeable plus bas sur l'estran au niveau des herbiers de *Z. marina*. Ces différentes activités anthropiques (i.e. pêche à pied et parcs conchyliques) peuvent être délétères pour les zostères, en causant l'arrachage des plants, ou leur écrasement (Alexandre *et al.*, 2005 ; Cabaço *et al.*, 2005 ; Hily, 2006). Desmonts *et al.* (2009) ont observé que le piétinement et la récolte de palourdes avec un râteau réduisaient ou arrêtaient la croissance des zostères. Les activités ostréicoles peuvent également engendrer des modifications de dynamique sédimentaire, en arrachant les plants de *Z. marina* (dont le système racinaire stabilise le substrat), en modifiant la courantologie de la zone et en créant mécaniquement une érosion ou une accrétion du sédiment (Angst *et al.*, 2014). Or, ces modifications sédimentaires peuvent causer l'ensevelissement des plants, ralentir leur croissance, voire empêcher toute recolonisation (Hily, 2006 ; Cabaço et Santos, 2007). Toutefois, dans le cadre des projets SNOTRA 1 et SNOTRA 2, un retour des zostères marines a été observé au sein des parcs mytilicoles à proximité des zones d'études. Cette nouvelle colonisation n'a pas pu être évaluée et suivie.

Depuis 1972, le déclin des herbiers de *Z. marina* a probablement profité à l'établissement de *S. muticum*, capable de se développer sur les mêmes substrats (Hartog 1997 ; Tweedley *et al.*, 2008). La surface ainsi libérée a pu être rapidement colonisée par *S. muticum*, étant donné ses performances de croissance (Belsher et Pommellec 1988) et de dissémination (Fletcher et Fletcher 1975 ; Critchley, 1981), au détriment de *Z. marina*. La dispersion de *S. muticum* est réalisée par transport dans la colonne d'eau de branches fertiles, issues de la fragmentation de thalles fixés (Fletcher et Fletcher, 1975) mais aussi par transport d'individus adultes fixés, quand la flottabilité des thalles excède celle du substrat (Critchley, 1981). Par ailleurs, une récente étude identifie les patelles comme un substrat de fixation particulièrement favorable pour les sargasses japonaises (Firth *et al.* 2024). Le déplacement de ces organismes représenterait ainsi un vecteur de dissémination de *S. muticum* dans des habitats sensibles, comme les herbiers de zostères. Notre étude montre que les sargasses japonaises ont largement colonisé le secteur de Saint-Martin de Bréhal sur d'importantes surfaces, et que les herbiers de zostères marines sont fragmentés avec peu de zones réellement denses.

De 2013 à 2024, l'évolution de l'occupation des deux espèces semble néanmoins s'être stabilisée. Au cours des deux années de suivis, les variations inter-annuelles des surfaces occupées par les herbiers de zostères et par les sargasses semblent plutôt liées aux conditions climatiques. Une recolonisation des herbiers reste encore possible, comme cela a été observé sur le site plus au nord de Gouville-sur-Mer où l'herbier s'est étendu en bas d'estran, hors des parcs conchyliques.

5. Conclusion & Perspectives

Au large de Saint-Martin de Bréhal, *Sargassum muticum* et *Zostera marina* ont montré des évolutions saisonnières distinctes et spécifiques à leur espèce au cours des deux années de suivis. Des variations inter-annuelles ont été observées et liées à la variabilité des conditions climatiques.

L'analyse des photographies aériennes du site d'étude permet de mettre en évidence un fort déclin des herbiers de *Z. marina* de 1972 à 2013, probablement lié à la combinaison de plusieurs facteurs environnementaux (tempêtes, maladies) et de pressions anthropiques croissantes exercées sur le littoral. Ce déclin a fourni à *S. muticum* un substrat propice à sa fixation et lui a permis de coloniser de grandes surfaces d'estran jusqu'à aujourd'hui.

Par ailleurs, les dynamiques de prolifération des deux espèces ont été différentes selon le niveau de colonisation de *S. muticum*. Ce niveau de colonisation semble conditionner les interactions inter-espèces, et plus particulièrement les compétitions à la ressource et à la lumière. Dans les zones où les sargasses sont dominantes, un effet négatif de la présence de *S. muticum* sur la croissance de *Z. marina* a été observé en été, au moment où les deux espèces sont en pleine croissance. En revanche, dans la zone où les deux espèces occupent des surfaces relativement équivalentes, le développement saisonnier de la zostère marine aurait le potentiel de limiter la croissance de *S. muticum*.

Les raisons de ces variations spatiales d'occupation de l'estran par *S. muticum* restent néanmoins à identifier : sont-elles la résultante de conditions environnementales particulières, ou uniquement liées à la présence/absence de *Z. marina* ?

VOLET 2: CARACTÉRISATION DE L'IMPACT DE *S. MUTICUM* SUR LA BIODIVERSITÉ DE LA FAUNE BENTHIQUE DE L'HABITAT *Z MARINA*.

1. Objectifs

Le volet visait à suivre l'impact de la présence de l'algue japonaise *Sargassum muticum* sur l'habitat de *Zostera marina* et plus spécifiquement sur la biodiversité de la faune benthique. En effet, le rôle des zostères, espèce endémique et patrimoniale sur la côte ouest du Cotentin, est primordiale pour l'écosystème littoral de ce secteur. Il permet d'abriter une richesse en termes de biodiversité qui est connue dans la littérature scientifique. Or, comme vu dans le volet 1, l'espèce exotique *Sargassum muticum* est observée dans des zones concomitantes aux herbiers de zostères. La sargasse est une algue qui peut atteindre jusqu'à une dizaine de mètres au pic de croissance (fin de printemps) et elle entre en compétition d'espace, de lumière et de nutriments avec les espèces indigènes d'algues ou d'autres espèces végétales comme la zostère.

Dans cette partie, il est prévu l'étude de l'influence de la présence de la sargasse dans une zone à zostères sur la faune abritée par les herbiers. Une présence moyenne à très forte de l'algue japonaise pourrait bouleverser l'équilibre retrouvé habituellement dans les herbiers de zostères et modifier la composition de la faune benthique sur ces secteurs.

Ainsi, le SMEL a été en charge des opérations de terrain et du traitement des échantillons. Ils ont également réalisé la détermination taxonomique des échantillons de macrofaune benthique avec le GEMEL-Normandie. Ce dernier a été en charge d'expertiser la macrofaune identifiée, d'effectuer les analyses de données et la rédaction du volet 2.

2. Méthodologie et terrain

2.1. Stratégie d'échantillonnage

Quatre dates ont été retenues pour accéder au site et effectuer les prélèvements, en tenant compte des contraintes liées aux coefficients de marée (Tableau 3). L'ensemble des sorties a été effectué en quad, soit parce que la météo ne permettait pas de sortir en bateau (exemple de deux sorties en 2023) ou parce que les coefficients de marée étaient suffisamment importants pour accéder aux sites de prélèvements (sorties 2024). Initialement, les dates de sorties étaient prévues plutôt en fin de printemps, autour des mois de mai ou juin, pour bénéficier de la période où la sargasse est à son maximum de croissance. La seconde sortie étant prévue en fin d'été, période où la zostère est à son maximal de croissance alors que la sargasse est en pleine dégénérescence. Cependant, en 2023, les coefficients de marées de mai et juin n'ont pas permis d'accéder aux sites choisis ; il a donc été prévu d'effectuer les premiers prélèvements le 05 juillet 2023 (coefficients 92, hauteur d'eau 1,89m). Mais, les conditions météorologiques combinées à une hauteur d'eau limite pour l'accès à la zone durant cette semaine de marée n'ont pas permis de pouvoir travailler dans de bonnes conditions (vent d'ouest jusqu'à 70 km/h en rafales). La première série de prélèvements a dû être reportée à la grande marée suivante, soit la première semaine du mois d'août. En 2024, le problème était inverse pour les premiers prélèvements de l'année. Prévu initialement en début mai, il a finalement été décidé par mesure de sécurité, de l'avancer au mois d'avril. En effet, si les conditions météorologiques nous avaient empêché de sortir en mai, l'accès n'était plus possible avant la fin du mois de juillet.

Tableau 3. Dates de prélèvements et hauteur d'eau à basse mer

Dates de sortie	Hauteur d'eau à basse mer	Coefficient de marée / Heure BM	Dénomination des campagnes de prélèvements
04 août 2023	1,17 m	104/17h21	Campagne 1 2023
31 août 2023	1,30 m	102/15h32	Campagne 2 2023
10 avril 2024	0,30 m	112/16h36	Campagne 1 2024
21 août 2024	1,11 m	105/16h33	Campagne 2 2024

2.2. Plan d'échantillonnage terrain

Pour chaque zone (« Sargasses », « Zostères » et « Zostères + Sargasses »), trois transects de 10 m sont sélectionnés (Figure 20). Pour un transect, le point de départ est pointé par GPS de terrain et une corde de 10 m est étirée en direction du point d'arrivée, direction donnée par le GPS. Le long du transect, une « bichette » de 1 m de large et d'une maille de 1 mm est poussée au ras du sédiment dans une hauteur d'eau de 10 à 40 cm (Figure 21). Une fois le trait terminé, l'ensemble de la faune et de la flore récolté est récupéré dans un sachet étiqueté. Chaque échantillon est ensuite stocké au froid positif (+ 4°C) en attendant le premier tri qui a lieu de 24 à 72 heures plus tard.



Figure 20. Transects définis pour chaque zone.



Figure 21 : Filet de prélèvement de la faune benthique.

2.3. Traitement des échantillons

2.3.1. Premier tri au laboratoire du SMEL

Dans les 2 à 3 jours maximum qui suivent les prélèvements, chaque trait est traité séparément. L'ensemble de la faune d'un échantillon est trié, a minima, par grands groupes taxonomiques (bivalves, gastéropodes, arthropodes, annélides, hydriaires, bryozoaires, poissons...) et stocké dans de grands piluliers. En 2023, chaque pilulier était rempli d'éthanol à 70 % dans l'attente de la détermination définitive, 6 mois plus tard maximum. Cependant, cette méthode n'était pas satisfaisante, l'alcool déteriorait certains tissus et rendait la détermination précise plus compliquée.

En 2024, le protocole de fixation a été adapté d'après celui fourni par le GEMEL-Normandie. La fixation des animaux a été réalisée par immersion des échantillons, identifiés par point de prélèvement, dans une solution de formaldéhyde de 4 à 7 % tamponnée avec du tétraborate de sodium. Les échantillons sont fixés dans cette solution pendant un minimum de 48 heures. À l'issue de cette phase, chaque échantillon est placé individuellement dans un tamis, puis il est immergé dans un grand volume d'eau douce pendant 24 heures minimum afin d'évacuer les surplus de la solution de formaldéhyde de la surface des organismes. Enfin, chaque échantillon est rincé abondamment puis les organismes sont triés par grands groupes taxonomiques, placés dans des piluliers étiquetés et recouverts d'une solution d'éthanol à 70 % en attendant leur identification.

2.3.2. Détermination au laboratoire du GEMEL-N et du SMEL.

À l'automne de chaque année, les espèces en présence ont été déterminées pour chaque trait. Cette phase de travaux était effectuée par des équipes mixtes SMEL / GEMEL-N, le plus souvent dans le laboratoire du GEMEL-N à Luc-sur-Mer (14). Toutes les espèces sont déterminées et comptabilisées au laboratoire à la loupe binoculaire (Stéréomicroscope Leica S9 i avec un zoom 6,1x-55x et un facteur de grossissement 9,1) appartenant au SMEL, une loupe binoculaire Leica M165c (oculaire 10X et un zoom de x0,76 à x12,00), ainsi qu'un microscope Leica DMLB (avec graticules, un oculaire 10X, tourelle d'objectifs de 2,5X, 5X, 10X, 20X, 40X, 63X et 100X) appartenant au GEMEL-N. La détermination de ces espèces ont permis d'alimenter une base de données. Les identifications sont réalisées à l'aide de supports bibliographiques dédiés pour chaque taxon.

2.4. Analyse des données

L'analyse des données est réalisée à l'aide du logiciel R pour étudier les communautés faunistiques observées dans les différents compartiments selon les périodes d'échantillonnage et l'année. Une description des communautés est effectuée au travers des indices de biodiversité. Les analyses de groupements sont utilisées pour identifier la structure des communautés. Des analyses statistiques sont réalisées pour identifier les effets des conditions situationnelles et des périodes d'échantillonnage sur les indices de biodiversité et les communautés taxonomiques.

2.4.1. Indices de biodiversité

Les indices de biodiversité sont utilisés pour décrire les communautés de macrofaune présentes dans les différents compartiments lors des campagnes de prélèvements. Ils sont calculés pour chaque réplicat, défini par la combinaison de la zone, de la campagne d'échantillonnage et du numéro de trait (Zone – Campagne – Trait).

L'abondance (N) représente le nombre total d'individus par taxon, observé dans les échantillons. Les espèces ne pouvant pas être dénombrées, telles que les espèces coloniales, se voient appliquer une valeur qualitative de « présence » lors de la détermination taxonomique. Elles sont comptabilisées avec une valeur de « 1 » dans le calcul des abondances totales.

Le paramètre **richesse taxonomique totale (RS)** correspond au nombre de taxa auxquels appartiennent les individus échantillonnés. Il est abrégé par RS en analogie à la richesse spécifique. Ce paramètre ne prend pas en compte les abondances des individus, à l'inverse des deux indices suivants.

L'indice de Shannon (H') caractérise les espèces les plus abondantes dans le peuplement. Lorsque la communauté est constituée d'une seule et même espèce elle tend vers 0. Elle augmente de façon logarithmique lorsque plusieurs espèces différentes caractérisent la communauté.

L'indice d'équitabilité de Pielou (J') évalue l'équilibre des communautés. Il tient compte de l'indice de Shannon et de la richesse taxonomique totale. Il est égal à 0 lorsqu'une des espèces domine la communauté et tend vers 1 lorsque les espèces présentent des abondances identiques.

Afin d'évaluer les effets de la zone, de la période de prélèvement et de leurs interactions sur les communautés benthiques, des analyses statistiques sont réalisées en fonction des types de paramètres et de données étudiés.

Les échantillons sont indépendants et organisés selon un plan équilibré. Les indices de Shannon et de Pielou suivent une distribution normale et leurs variances sont homogènes. Une ANOVA multifactorielle est ainsi appliquée pour analyser leur dépendance aux zones et aux périodes d'échantillonnage. En revanche, la richesse taxonomique et l'abondance ne suivent pas une distribution normale, malgré la transformation des données. La richesse taxonomique suit une distribution de Poisson et les abondances une distribution Gamma. Pour ces deux paramètres, des modèles linéaires généralisés (GLM) ont été appliqués : un GLM sous loi Poisson pour la richesse taxonomique et un GLM sous loi Gamma pour les abondances. Le nombre et le type de variables à conserver dans le modèle sont optimisés en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC), qui évalue la qualité d'un modèle en équilibrant la fidélité aux données et la parcimonie.

Les tests de déviance utilisés dépendent du modèle statistique. Le test de Fisher est utilisé pour les ANOVA et les GLM Gamma, alors que le test du chi2 est utilisé pour les GLM Poisson. Le coefficient de détermination (R^2) est également relevé pour évaluer la qualité de l'ajustement du modèle.

Le seuil de significativité pour la décision statistique s'élève à 0,05 ($\alpha = 0,05$), ce qui signifie qu'un effet est considéré comme significatif si la probabilité qu'il soit dû au hasard est inférieure à 5 % ($p\text{-value} < 0,05$). En cas d'effet significatif des variables explicatives, des comparaisons par paires sont effectuées. Pour ce faire, un test de comparaison *post hoc* de Tukey est utilisé puisque les plans sont équilibrés (nombre de répétitions par modalités identiques).

2.4.2. Structure des communautés

Les données d'abondances sont transposées sous forme d'une table de contingence, représentant le nombre d'individus d'un taxon par réplicat.

La méthode du Tri Par Abondance (TPA) (Ibanez *et al.*, 1993) a été adaptée par Grosjean *et al.* (2024) pour réduire les espèces rares tout en préservant la robustesse des analyses pour caractériser les assemblages. Elle est utilisée sur le jeu de données pour conserver les espèces les plus abondantes et/ou occurrentes, avec une valeur du coefficient $f = 0,2$.

Une Permanova est appliquée sur la table de contingence pour identifier s'il existe des différences de communautés taxonomiques selon les facteurs « zone » et « période d'échantillonnage » ($n = 9999$ permutations). Il est suivi d'un test de comparaison *post-hoc* pour identifier les couples significativement différents.

La table de contingence est moyennée à l'échelle de la zone pour établir une matrice d'association, en utilisant le coefficient de dissimilarité de Bray-Curtis. Le choix de l'algorithme de regroupement s'est porté sur la corrélation de Pearson entre les matrices cophénétiques et la matrice d'association, pour évaluer l'efficacité de chaque algorithme à traduire au mieux la réalité écologique. L'algorithme UPGMA (liens moyens) de construction de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est retenu puisqu'il représente le plus fidèlement les dissimilarités des communautés taxonomiques entre les paires d'éléments zone-période d'échantillonnage. Le nombre de groupe à considérer est déterminé en analysant les variations de l'inertie à chaque niveau de regroupement, ce qui permet de choisir le seuil optimal pour découper le dendrogramme.

Une Permanova est effectuée sur la matrice d'association, construite à partir de la dissimilarité de Bray-Curtis, pour déterminer si les groupes identifiés ont des communautés de macrofaune benthique significativement différentes ($n = 9999$ permutations). Elle est suivie d'un test *post hoc* pour mettre en évidence les paires de groupes significativement différents.

L'analyse de positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS) (Kruskal & Wish, 1978) représente les distances entre les éléments, en fonction de la matrice de dissimilarité, dans un espace à deux dimensions. Il est utilisé pour visualiser le positionnement d'éléments selon les périodes d'échantillonnages et les zones. Le positionnement le plus optimal correspond à celui ayant un stress le plus faible. Un stress compris entre 0,05 et 0,1 signifie que les éléments sont bien représentés.

Les espèces indicatrices des différentes zones, campagnes d'échantillonnage et leurs interactions sont déterminées à partir de la table de contingence, à l'aide de l'indice IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997). Les espèces présentes dans au moins 50 % des éléments du groupe (fréquence d'occurrence : $B \geq 0,50$) et/ou ayant des abondances relatives d'au moins 50 % dans ce groupe (fréquence relative : $A \geq 0,50$) sont considérées respectivement comme fidèles et spécifiques à ce groupe.

L'hypothèse nulle est que l'espèce n'est ni fidèle ni spécifique au groupe (si p -value $< 0,05$, H_0 rejetée). Cet indice est utilisé pour évaluer les valeurs prédictives des espèces en tant qu'indicateurs des différentes zones et/ou périodes d'échantillonnages.

Pour approfondir les analyses d'association entre les espèces et les groupes de sites (zone, campagne ou zone-campagne), un autre indice est utilisé : le coefficient bisérial ponctuel. Il varie de -1 à 1 et permet d'identifier les espèces associées négativement ou positivement aux groupes de sites. Il permet de déterminer les préférences écologiques des espèces entre les zones et/ou périodes d'échantillonnages. Les valeurs absolues supérieures à **0,5** indiquent une corrélation modérée à forte, tandis que celles inférieures à **0,3** indiquent une corrélation faible.

3. Résultats

3.1. Indices de diversité

3.1.1. Abondance

Un GLM Gamma est réalisé sur les données d'abondance selon les variables « campagne », « zone » et de leur interaction. Le meilleur AIC ne conserve que les effets seuls de la période et de la zone. Ces deux facteurs ont des effets extrêmement significatifs et expliquent 74 % des déviations des abondances totales (p -values $< 0,001$) (Tableau 4).

Tableau 4 : Récapitulatif des résultats du modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution Gamma, au lien logarithmique (abondance \sim période + zone).

Modalité	p-value	Niveau de significativité	R ²
Campagne	$4,017 \times 10^{-7}$	***	
Zone	$1,160 \times 10^{-5}$	***	0,74

Les abondances sont significativement plus faibles dans les milieux constitués de zostères que dans ceux constitués de sargasses ($N_z : 105 \pm 77$ ind. $< N_s : 818 \pm 1651$ ind. ; p -value = 0,01) (Figure 22). Elles sont également plus faibles par rapport à celles des milieux représentés à la fois par des zostères et des sargasses, avec une tendance proche de la significativité statistique ($N_z : 105 \pm 77$ ind. $< N_M : 281 \pm 537$ ind. ; p -value = 0,08).

Les abondances de la macrofaune sont relativement stables lors des prélèvements jusqu'à la première campagne d'échantillonnage de 2024. Elles oscillent en moyenne entre 54 ± 33 ind. (Campagne1-2024) et 115 ± 69 ind. (Campagne1-2023) (Figure 22). Toutefois, lors de la seconde campagne de prélèvements en 2024, les abondances atteignent des valeurs significativement plus élevées, avec une moyenne de 1316 ± 1813 ind. (p -value $< 0,001$).

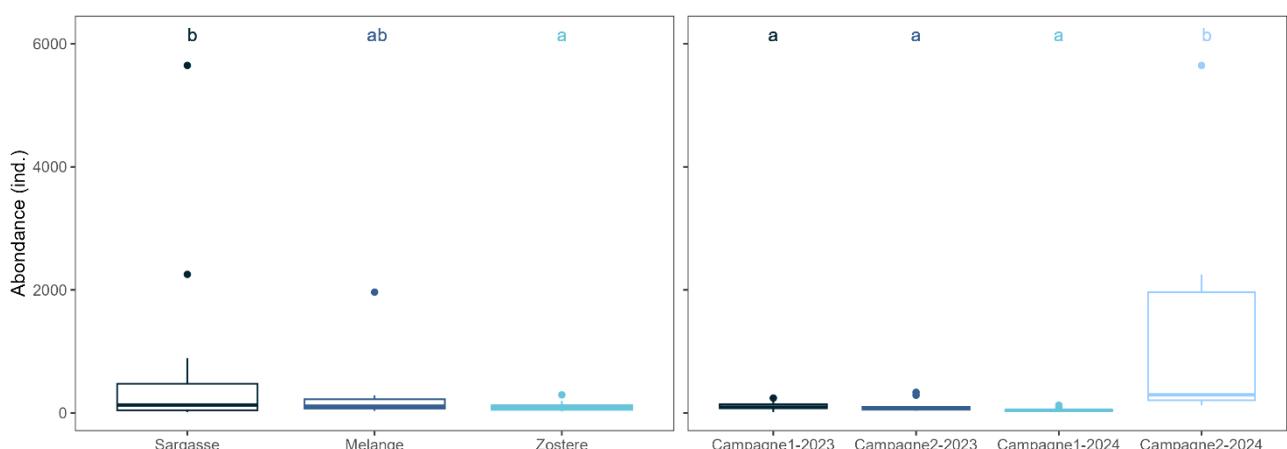


Figure 22. Effet de la zone (gauche) et de la campagne (droite) sur les abondances de macrofaune. Les lettres surimposées indiquent les différences statistiques entre les modalités des facteurs.

3.1.2. Richesse taxonomique

Un GLM Poisson est effectué sur les données de richesse taxonomique, en fonction des variables « campagne », « zone » et de leur interaction. Le modèle présentant le meilleur AIC retient l'effet de l'interaction entre la période et le zone. Les tests de Fisher révèlent que les facteurs « période » et « zone » ont un effet significatif sur la RS. 54 % de la déviance de la richesse taxonomique est expliqué à la fois par la période d'échantillonnage et le milieu (Tableau 5).

Tableau 5. Récapitulatif des résultats du modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution Poisson, au lien logarithmique (richesse taxonomique ~ période × zone).

Modalité	p-value	Niveau de significativité	R ²
Campagne	0.050	*	0,54
Zone	2.087×10^{-8}	***	
Campagne × zone	0.021	*	

Le milieu constitué de sargasses et celui en mélange présentent une richesse taxonomique significativement plus élevée que celui constitué de zostères (RS_Z : 15 ± 4 taxa < RS_S : 26 ± 10 taxa, p-value < 0,001 ; RS_Z < RS_M : 24 ± 6 taxa, p-value < 0,001). La période d'échantillonnage a également un effet significatif sur la richesse taxonomique (p = 0,05), avec une richesse nettement plus faible lors de la première campagne de 2024 (18 ± 4 taxa) par rapport aux autres campagnes de prélèvements.

L'interaction entre ces deux facteurs influence de manière significative la richesse taxonomique (p-value = 0,021) (Tableau 5 ; Figure 23). Lors de la seconde campagne de 2023, la richesse taxonomique est nettement plus faible dans la zone à zostères (RS_{Z-campagne2-2023} : 12 ± 3 taxa) par rapport à celles constituées de sargasses (RS_{S-campagne2-2023} : 26 ± 7 taxa) et en mélange (RS_{M-campagne2-2023} : 29 ± 4 taxa), avec de très hauts niveaux de significativités statistiques (p-value < 0,001). De même, lors de la seconde campagne en 2024, la zone à sargasses présente une richesse taxonomique significativement supérieure à celle observée dans la zone à zostères (RS_{Z-campagne2-2024} : 16 ± 7 taxa < RS_{S-campagne2-2024} : 31 ± 12 taxa) (p-value = 0,019).

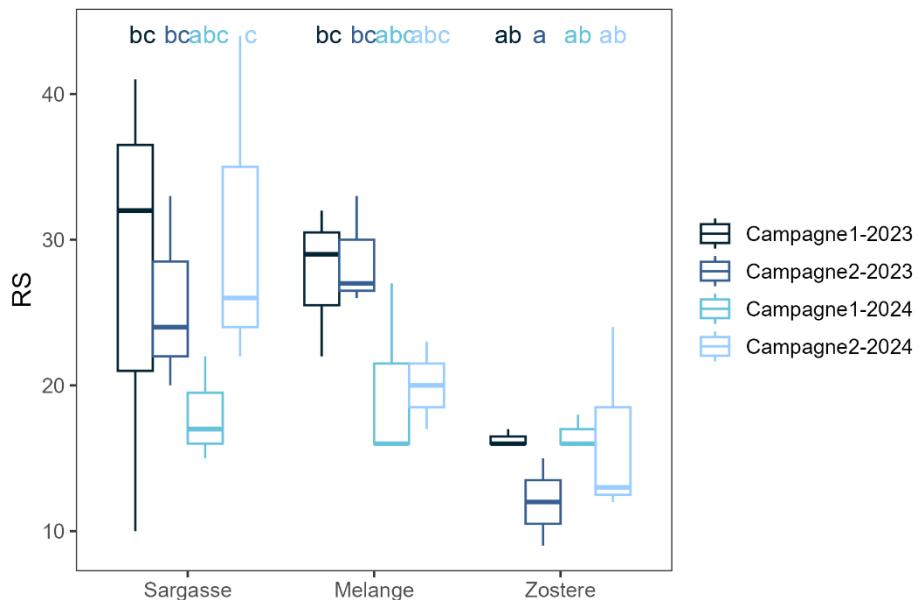


Figure 23. Effet de l'interaction zone-campagne d'échantillonnage sur la richesse taxonomique de la macrofaune. Les lettres surimposées indiquent les différences statistiques entre les modalités des facteurs.

3.1.3. Indices de Shannon et de Pielou

Les analyses de variances des indices de Shannon et de Pielou montrent les mêmes tendances. Les tests multifactoriels n'indiquent aucun effet significatif de la zone ni de son interaction avec la variable campagne pour ces deux indices. Seule la campagne d'échantillonnage influence de manière significative la variabilité des indices, expliquant respectivement 72 %

et 73 % des variations des indices de Shannon et de Pielou. Ces observations sont appuyées par des p-value hautement significatives (p-value < 0,001) (Tableau 6).

Tableau 6. Récapitulatif des résultats du modèle ANOVA à 1 facteur, de la variable explicative « campagne » pour les indices de Shannon et de Pielou ([indice de diversité] ~ période).

Indice	p-value	Niveau de significativité	R ²
Shannon	1.163×10 ⁻⁹	***	0,72
Pielou	5.938×10 ⁻¹⁰	***	0,73

L'indice de Shannon est significativement plus faible lors de la seconde campagne de prélèvements de 2024, avec une valeur de $0,77 \pm 0,34$, indiquant une faible diversité taxonomique des communautés de macrofaune. Ce résultat présente un haut degré de significativité statistique (p-value < 0,001) (Figure 24). En revanche, pour les autres campagnes d'échantillonnage, l'indice varie entre $2,05 \pm 0,5$ (campagne2-2023) et $2,35 \pm 0,29$ (campagne1-2024), traduisant des communautés de macrofaune plus diversifiées.

L'indice de Pielou est significativement plus faible lors de la seconde campagne d'échantillonnage de 2024, avec une valeur de $0,27 \pm 0,13$, indiquant un déséquilibre dans la répartition des abondances entre les espèces. Ce résultat est hautement significatif statistiquement (p-value < 0,001) (Figure 24). En comparaison, pour les autres périodes de prélèvements, l'indice varie entre $0,69 \pm 0,17$ (campagne2-2023) et $0,82 \pm 0,08$ (campagne1-2024), reflétant une répartition plus uniforme des individus entre les espèces.

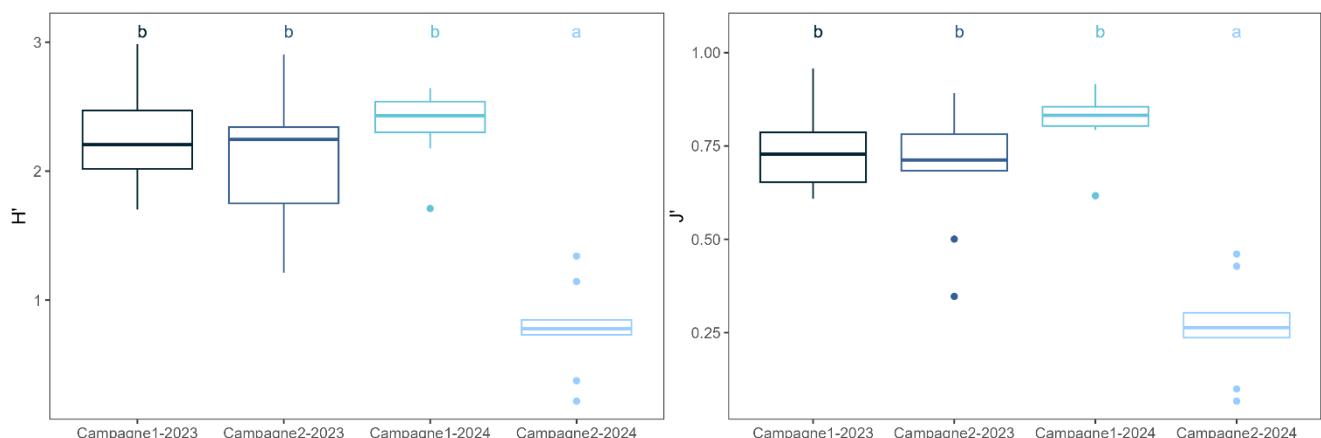


Figure 24. Effet de la campagne sur les indices de Shannon (H') (gauche) et de Pielou (J') (droite). Les lettres surimposées indiquent les différences statistiques entre les modalités des facteurs.

Synthèse

Le milieu constitué de zostères se distingue significativement de celui des sargasses et de la zone en mélange par une richesse taxonomique et une abondance en macrofaune benthique plus faibles. La présence de sargasses semble favoriser la diversité et l'abondance des espèces benthiques (épifaune et faune vagile).

L'interaction « zone » et « campagne d'échantillonnage » a un effet significatif sur la richesse taxonomique. Lors des secondes campagnes de prélèvements (2023 et 2024) le milieu contenant des sargasses présente des richesses taxonomiques supérieures à celui dominé par les zostères.

Lors de la seconde campagne de prélèvements de 2024, les abondances de macrofaune benthique sont significativement plus élevées par rapport aux autres périodes d'échantillonnage. Néanmoins les indices de Shannon et Pielou sont significativement plus faibles. Ces résultats suggèrent qu'à cette campagne, les communautés de macrofaune sont dominées par une ou quelques espèces.

3.2. Structure des communautés benthiques

Les taxa observés, leur autorité et Aphia ID sont disponibles en Annexe 2. La méthode du TPA permet de conserver 147 taxa sur les 169 identifiés, pour les analyses de la structure des communautés taxonomiques à l'échelle de la zone d'étude, et 141 sur les 169 pour les analyses effectuées à l'échelle du réplicat.

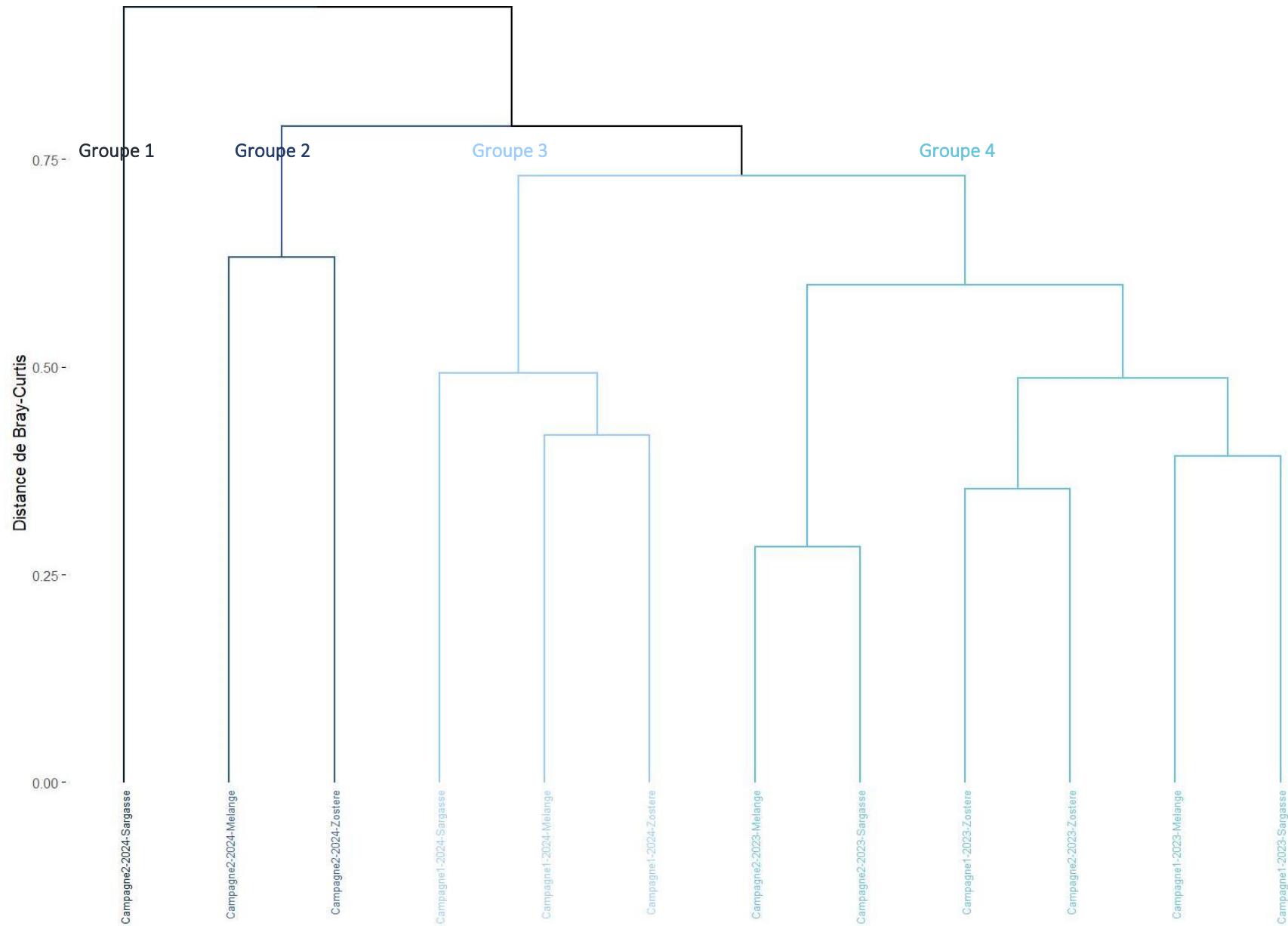
Les effets seuls de la zone d'étude ($p\text{-value} < 0,01$) et de la campagne d'échantillonnage ($p\text{-value} < 0,001$) sont significatifs sur la structure des communautés benthiques (Tableau 7). Le facteur « campagne » explique 35 % des déviations de la structure des communautés tandis que le facteur « zone » 9 %. L'effet de l'interaction entre ces deux facteurs a une tendance proche de la significativité statistique ($p\text{-value} = 0,08$). Le test de comparaison multiple montre une différence de structure de communautés entre la zone constituée de sargasses et celle constituée de zostères ($p\text{-value} = 0,03$). Les structures des communautés taxonomiques diffèrent significativement entre toutes les campagnes d'échantillonnage ($p\text{-values} < 0,01$), sauf entre celles des campagnes 1 et 2 réalisées en 2023.

Tableau 7. Récapitulatif des résultats de l'analyse multivariée des variances par permutations (PERMNOVA) (tableau de contingence \sim campagne \times zone). $n = 9999$ permutations.

Modalités	p-value	Niveau de significativité	R ²
Campagne	1×10^{-4}	***	0.35
Zone	0,002	**	0.09
Campagne \times zone	0.08	.	0.14

L'analyse de regroupement révèle 4 groupes distincts, sur la base des communautés benthiques (Figure 25). Les zones échantillonnées en 2023 sont regroupées dans un seul cluster (groupe 4) tandis que celles de 2024 se répartissent en trois groupes. Les relevés réalisés lors de la première campagne d'échantillonnage de 2024 sont tous associés au groupe 3. A la dernière campagne de 2024, la zone à sargasses forme un groupe distinct (groupe 1), alors que les deux autres sont regroupées dans le groupe 2 (Zostères, Mélange).

D'après la Permanova, les communautés benthiques de ces groupes diffèrent statistiquement ($p\text{-value} < 0,001$), expliquant 62 % des déviations observées ($R^2 = 0,62$). Les différences de communautés se situent entre le groupe 2 (campagnes 2023-2024 : Mélange et Zostères) et le groupe 4 (campagnes 2023) ($p\text{-value} < 0,05$).



Les analyses réalisées pour caractériser les assemblages d'espèces regroupent les stations en fonction de leurs similarités en termes de composition faunistique. À partir des données faunistiques, une représentation multidimensionnelle (nMDS) est générée pour positionner les stations échantillonnées. Le stress est de 0,05, ce qui indique que la représentation des éléments dans l'espace est bonne. Les dispersions des stations par zone et campagne de prélèvements y sont représentées (Figure 26).

Cette représentation révèle une distinction des communautés de macrofaune selon la zone. En effet, les communautés benthiques diffèrent entre les zones d'études, formant un gradient : les stations sont situées en haut pour la zone à zostères, en bas pour la zone à sargasses et occupent une position intermédiaire pour la zone en mélange (Figure 26A). Ces dernières sont plus proches de la zone à sargasses.

La représentation montre également une distinction des stations en fonction des campagnes de prélèvements. Les stations suivies en 2023 se positionnent au centre, celles de la première campagne de 2024 à gauche, et celles de la dernière campagne de 2024 à droite (Figure 26B). Les communautés taxonomiques observées lors des deux campagnes de 2023 sont relativement similaires, tandis que celles de 2024 sont plus distinctes.

La représentation permet de visualiser distinctement les relevés réalisés lors de la seconde campagne d'échantillonnage de 2024 (Figure 26B). Les données associées aux zostères sont situées plus bas que les deux autres zones, montrant une divergence des communautés à cette période.

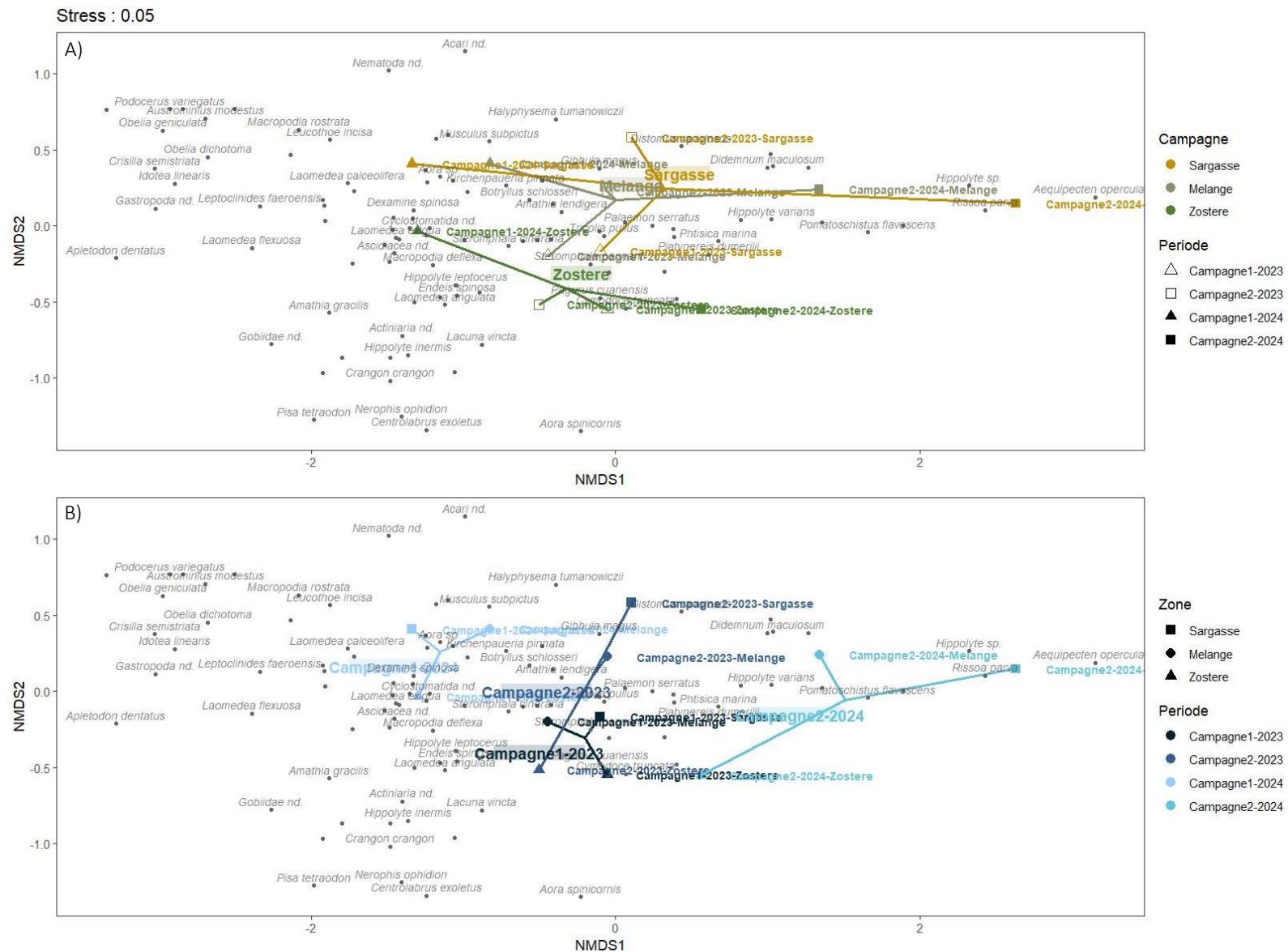


Figure 26. Représentation des plans issus d'un positionnement multidimensionnel à 2 dimensions pour les communautés de macrofaune benthique. La représentation par zone (A) et campagne d'échantillonnage (B) a été réalisée séparément pour faciliter la lecture.

Synthèse

Les communautés taxonomiques de macrofaune benthique présentent des différences spatio-temporelles, avec une influence significative des campagnes d'échantillonnage et des zones d'étude :

- Les communautés taxonomiques observées lors des campagnes de 2023 sont relativement homogènes (PERMANOVA). Ils forment un groupe distinct, illustrant une stabilité des communautés taxonomiques à cette période (CAH, nMDS).
- En 2024, les communautés diffèrent fortement de celles de 2023, reflétant des conditions écologiques ou dynamiques différentes (PERMANOVA, CAH, nMDS).
- Les zones à zostères et à sargasses présentent des structures de communautés distinctes (PERMANOVA, nMDS). Lors de la seconde campagne d'échantillonnage de 2024, la zone à sargasses se différencie davantage de la zone à zostères (CAH, nMDS).
- L'interaction des facteurs « campagne » et « zone » a un effet presque significatif sur la structure des communautés (PERMANOVA).

3.3. Espèces structurantes des communautés benthiques

Les analyses IndVal et de corrélations apportent des éléments complémentaires à la représentation de la nMDS (Figure 26), permettant d'identifier les espèces qui structurent le plus les communautés taxonomiques des zones et des campagnes.

3.3.1. Espèces associées aux zones d'études

Les résultats de l'analyse IndVal permettent d'identifier 12 taxa significativement associés aux zones ($p\text{-value} < 0,05$) et 10 autres proches du seuil de significativité (Tableau 8). Parmi ces taxa, les ascidies et les malacostracés sont les classes les plus représentées, avec 5 taxa chacun. Ils sont suivis par les bryozoaires (4 taxa), les téléostéens (3 taxa), les hydrozoaires (2 taxa) puis par un polychète, un foraminifère et un gastéropode.

a. La zone à sargasses

L'espèce *Palaemon serratus* est un indicateur significatif de la zone à sargasses ($p\text{-value} = 0,047$) (Tableau 8). Les réplicats dans lesquels elle est observée proviennent majoritairement de cette zone ($A = 0,93$), bien qu'elle ne soit pas présente dans tous les réplicats de cette zone ($B = 0,33$).

Quatre autres taxa montrent une association avec la zone à sargasses, avec des p -values proches du seuil de significativité. Parmi eux, *Syphodus melops* ($p\text{-value} = 0,073$) est majoritairement présent dans cette zone ($A = 0,73$), bien que son occurrence soit moyenne ($B = 0,42$) (Tableau 8). Par ailleurs, *Gammaridae* nd. ($p\text{-value} = 0,089$), *Halyphysema tumanowiczii* ($p\text{-value} = 0,093$) et *Pomatoschistus flavesiens* ($p\text{-value} = 0,097$) sont exclusivement observés dans cette zone, mais seulement dans 25 % des relevés réalisés. Le taxon *Gammaridae* nd. n'a pas été déterminé jusqu'à l'espèce puisque les individus prélevés étaient majoritairement des juvéniles. Sa forte dominance n'a pas de signification écologique par rapport aux autres espèces, puisqu'il pourrait correspondre à plusieurs espèces différentes.

Parmi les 9 taxa les plus associés aux zones à sargasses et en mélange, 4 sont des ascidies, 3 des bryozoaires et 2 des hydrozoaires. Parmi ces taxa, 7 montrent une association significative avec ces deux zones. Ils sont présents dans au moins 67 % des réplicats ($B \geq 0,67$) et au moins 83 % de leurs individus ($A \geq 0,83$) sont exclusivement observées dans ces deux zones (Tableau 8). Ils correspondent aux bryozoaires *Celleporina caliciformis*, *Electra pilosa* et *Amathia lendigera*, aux hydrozoaires *Kirchenpaueria pinnata* et *Clytia hemisphaerica*, et aux tuniciers *Didemnidae* nd. et *Botryllus schlosseri*.

Globalement, les espèces les plus corrélées à la zone à sargasses seule, et aux zones à sargasses et en mélange, sont celles dont les résultats IndVal sont les plus élevés (Tableau 8 ; Tableau 9 ; Tableau 10). A noter que plusieurs espèces, indicatrices à la fois de la zone à sargasses et de la zone en mélange (Tableau 8), sont également les plus corrélées à la zone à sargasses seule (Tableau 9) : *Amathia lendigera*, *Celleporina caliciformis*, *Didemnidae* nd., *Kirchenpaueria pinnata*. Deux autres

espèces, non indiquées dans les principaux Indval sont corrélées positivement à cette zone : *Tricolia pullus* et *Endeis spinosa*. L'espèce *T. pullus* a un IndVal s'éllevant à 0,95 mais est observée dans toutes les zones, ne lui permettant pas d'être indicatrice d'une des zones. L'espèce *E. spinosa* est relativement associée à cette zone avec une valeur de l'IndVal de 0,48.

b. La zone à zostères

Pour la zone à zostères, deux espèces seulement présentent un IndVal supérieur à 0,50 : la crevette *Hippolyte inermis* (IndVal = 0,76 ; p-value = 0,003) et le syngnathe *Nerophis ophidion* (IndVal = 0,68 ; p-value = 0,007) (Tableau 8). La première est présente dans 75 % des prélèvements effectués dans la zone ($B = 0,75$), tandis que la seconde l'est dans 50 % ($B = 0,5$). De plus, 77 % des individus de *Hippolyte inermis* et 92 % de ceux de *Nerophis ophidion* observés dans l'étude, ont été échantillonnés dans cette zone.

Deux espèces sont fortement associées à la fois à la zone à zostères et celle en mélange : *Lacuna vincta* et *Philoceras fasciatus* (Tableau 8). La première l'est de façon significative (p-value = 0,012). Son IndVal s'élève à 0,82 s'expliquant par le fait que 90 % des individus soient présents dans ces deux zones, avec une occurrence de 75 %. La seconde atteint presque le seuil de la significativité (p-value = 0,06) avec un IndVal de 0,61. Tous les individus de cette espèce sont retrouvés dans les deux zones mais dans seulement 38 % des réplicats, montrant une forte spécificité mais une faible fidélité vis-à-vis de ces zones.

Les deux espèces associées à la zone à zostères sont également les plus corrélées à celle-ci, avec des valeurs supérieures à 0,500 (Tableau 11). Une troisième espèce, indicatrice à la fois de la zone à zostères et de la zone en mélange (Tableau 8), présente également une corrélation supérieure à 0,500 dans la zone à zostères seule : *Lacuna vincta* (Tableau 11).

De manière générale, les espèces les plus fortement corrélées à la zone à zostères sont également celles qui présentent une corrélation notable avec les zones à zostères et en mélange combinées (Tableau 12). Cependant, leur corrélation avec la zone en mélange seule est faible ou nulle, indiquant que c'est essentiellement leur lien avec la zone à zostères qui domine.

Synthèse

La zone à zostères se distingue par la forte association de certaines espèces, à la fois en tant qu'espèces indicatrices (via l'analyse IndVal) et en tant qu'espèces écologiquement liées (via les corrélations). Trois espèces ressortent clairement comme représentatives de cette zone : *Hippolyte inermis*, *Nerophis ophidion* et *Lacuna vincta*.

La zone à sargasses se caractérise par une diversité d'espèces, appartenant principalement aux hydrozoaires, bryozoaires et ascidies.

La zone en mélange présente une communauté taxonomique intermédiaire aux deux zones, avec une plus grande similarité avec la zone à sargasses.

Certaines espèces présentent des liens combinés avec plusieurs zones. Par exemple, certaines espèces indicatrices pour la zone à sargasses sont également corrélées avec les zones à zostère et en mélange.

Tableau 8. Résultat de l'analyse IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997), permettant d'identifier les espèces indicatrices des zones d'études. En gras : résultats significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10[). A : fréquence relative. B : fréquence d'occurrence.

Taxon	Phylum	Class	Order	Family	Sargasse	Mélange	Zostère	A	B
<i>Celleporella hyalina</i>	Bryozoa	Gymnolaemata	Cheilostomatida	Hippothoidae		0,58		1,00	0,33
Polyclinidae nd.	Chordata	Asciidae	Aplousobranchia	Polyclinidae		0,50		1,00	0,25
<i>Spirobranchus lamarcki</i>	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Serpulidae		0,50		1,00	0,25
<i>Macropodia rostrata</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Inachidae		0,50		1,00	0,25
<i>Palaemon serratus</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Palaemonidae	0,56			0,93	0,33
<i>Syphodus melops</i>	Chordata	Teleostei	Eupercaria incertae sedis	Labridae	0,54			0,71	0,42
Gammaridae nd.	Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Gammaridae	0,50			1,00	0,25
<i>Halyphysema tumanowiczii</i>	Foraminifera	Monothalamea	Astrorhizida	Halyphysemidae	0,50			1,00	0,25
<i>Pomatoschistus flavescens</i>	Chordata	Teleostei	Gobiiformes	Gobiidae	0,50			1,00	0,25
<i>Hippolyte inermis</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Hippolytidae			0,76	0,77	0,75
<i>Nerophis ophidion</i>	Chordata	Teleostei	Syngnathiformes	Syngnathidae			0,68	0,92	0,50
<i>Celleporina caliciformis</i>	Bryozoa	Gymnolaemata	Cheilostomatida	Celleporidae	0,79			0,94	0,67
<i>Electra pilosa</i>	Bryozoa	Gymnolaemata	Cheilostomatida	Electridae	0,90			0,88	0,92
Didemnidae nd.	Chordata	Asciidae	Aplousobranchia	Didemnidae	0,79			0,94	0,67
<i>Botryllus schlosseri</i>	Chordata	Asciidae	Stolidobranchia	Styelidae	0,74			0,93	0,58
<i>Kirchenpaueria pinnata</i>	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Kirchenpaueriidae	0,77			0,89	0,67
<i>Amathia lendigera</i>	Bryozoa	Gymnolaemata	Ctenostomatida	Vesiculariidae	0,77			0,89	0,67
<i>Clytia hemisphaerica</i>	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae	0,81			0,83	0,79
<i>Distomus variolosus</i>	Chordata	Asciidae	Stolidobranchia	Styelidae	0,68			1,00	0,46
<i>Botrylloides sp.</i>	Chordata	Asciidae	Stolidobranchia	Styelidae	0,58			1,00	0,33
<i>Lacuna vincta</i>	Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	Littorinidae		0,82		0,90	0,75
<i>Philoceras fasciatus</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Crangonidae		0,61		1,00	0,38

Tableau 9. Taxa les plus corrélés positivement ($> 0,400$) à la zone à sargasses.

Taxon	Mélange	Sargasse	Zostère
Didemnidae nd.	0,039	0,511	-0,551
<i>Kirchenpaueria pinnata</i>	0,000	0,471	-0,471
Gammaridae nd.	-0,213	0,426	-0,213
<i>Halyphysema tumanowiczii</i>	-0,213	0,426	-0,213
<i>Pomatoschistus flavescens</i>	-0,213	0,426	-0,213
<i>Palaemon serratus</i>	-0,227	0,408	-0,181
<i>Tricolia pullus</i>	-0,114	0,407	-0,293

Tableau 10. Taxa les plus corrélés positivement ($> 0,400$) aux zones à sargasses et en mélange.

Taxon	Mélange + Sargasse	Zostère
<i>Electra pilosa</i>	0,682	-0,682
Didemnidae nd.	0,551	-0,551
<i>Celleporina caliciformis</i>	0,551	-0,551
<i>Botryllus schlosseri</i>	0,478	-0,478
<i>Kirchenpaueria pinnata</i>	0,471	-0,471
<i>Amathia lendigera</i>	0,471	-0,471
<i>Clytia hemisphaerica</i>	0,45	-0,45

Tableau 11. Taxa les plus corrélés positivement à la zone à zostères ($> 0,300$)

Taxon	Mélange	Sargasse	Zostère
<i>Hippolyte inermis</i>	-0,174	-0,365	0,539
<i>Lacuna vincta</i>	-0,092	-0,422	0,514
<i>Nerophis ophidion</i>	-0,262	-0,238	0,501
<i>Bittium reticulatum</i>	-0,142	-0,268	0,411
Gobiidae nd.	-0,171	-0,171	0,343
<i>Inachus sp.</i>	-0,171	-0,171	0,343
<i>Laomedea sp.</i>	-0,171	-0,171	0,343
<i>Crangon crangon</i>	-0,027	-0,306	0,333

Tableau 12. Taxa les plus corrélés positivement aux zones à zostères et en mélange

Taxon	Sargasse	Mélange + Zostère
<i>Lacuna vincta</i>	-0,422	0,422
<i>Hippolyte inermis</i>	-0,365	0,365
<i>Crangon crangon</i>	-0,306	0,306
<i>Philocheras fasciatus</i>	-0,299	0,299

3.3.2. Espèces associées aux campagnes d'échantillonnage

Les résultats de l'analyse IndVal se concentrent uniquement sur les taxa associés aux prélèvements réalisés au cours de la première et de la seconde année, ainsi que sur ceux des campagnes 1 et 2 au sein de chaque année. Les comparaisons entre campagnes de différentes années (par exemple, campagne 1 de 2023 et campagne 2 de 2024) n'ont pas été retenues, car elles n'apportent pas d'informations pertinentes.

Les résultats de l'analyse IndVal identifient 13 taxa significativement associés aux campagnes d'échantillonnage ($p\text{-value} < 0,05$). Cependant, seuls 11 sont retenus, car ils sont spécifiquement associés aux prélèvements effectués au cours de la première et de la seconde année, ainsi qu'aux campagnes 1 et 2 au sein de chaque année. À cela s'ajoutent 9 autres taxa dont les valeurs se situent près du seuil de significativité (Tableau 13). Parmi ces taxa, les gastéropodes puis les malacostracés sont les plus représentés, avec respectivement 7 et 6 taxa. Ils sont suivis par les hydrozoaires (3 taxa), les bryozoaires (2 taxa) puis par un polychète, un téléostéen et un pychnogonide.

Parmi les espèces indicatrices des campagnes d'échantillonnage, trois se révèlent également indicatrices des zones (Tableau 8 ; Tableau 13). *Amathia lendigera* ($p\text{-value} = 0,027$) et *Lacuna vincta* ($p\text{-value} = 0,001$) sont significativement associées à la combinaison des campagnes de 2023 et de la campagne 2 de 2024. Quant à *Nerophis ophidion*, elle est presque indicatrice de la première campagne de 2023 ($p\text{-value} = 0,077$).

Campagnes 2023

Six espèces sont indicatrices de la première campagne d'échantillonnage effectuée en 2023. Parmi elles, trois sont significativement associées à cette campagne ($p\text{-values} < 0,01$) : les décapodes *Crangon crangon* et *Hippolyte leptocerus* et le polychète *Spirobranchus triquetus* (Tableau 13). Pour chacune, au moins 70 % des individus ont été observés à cette période ($A \geq 0,70$). L'espèce *H. leptocerus* est recensée dans l'ensemble des réplicats de cette campagne ($B = 1,00$). Les autres espèces présentent des occurrences inférieures à 50 % ($B < 0,50$). Ces résultats sont en accord avec les espèces les plus fortement corrélées à cette campagne.

L'espèce *Cerithiopsis tubularis* est presque indicatrice de la seconde campagne d'échantillonnage de 2023, avec une valeur proche du seuil de significativité ($p\text{-value} = 0,054$) (Tableau 13). Elle a uniquement été observée à cette période ($A = 1,00$) mais dans 33 % des prélèvements seulement ($B = 0,33$), lui permettant d'obtenir un résultat IndVal de 0,58. Elle est néanmoins l'espèce la plus corrélée à cette campagne (0,49).

Les résultats de l'IndVal indiquent que les espèces *Laomedea exigua* ($p\text{-value} = 0,052$) et *Macropodia deflexa* ($p\text{-value} = 0,054$) sont presque indicatrices des deux campagnes réalisées en 2023 (Tableau 13). *Laomedea exigua* a uniquement été observée en 2023 ($A = 1,00$) mais dans seulement 33 % des réplicats ($B = 0,33$). Elle est la seconde espèce la plus corrélée positivement à la deuxième campagne d'échantillonnage de 2023 (0,43) et est très faiblement corrélée à l'autre campagne (0,09).

Campagnes 2024

Un total de 4 taxa est indicateur de la première campagne d'échantillonnage réalisée en 2024. Ces taxa incluent les hydrozoaires du genre *Obelia*, *O. geniculata* ($p\text{-value} = 0,001$) et *O. dichotoma* (0,024), ainsi que le gastéropode *Crisilla semistriata* ($p\text{-value} = 0,01$) et l'isopode *Bopyridae* nd. ($p\text{-value} = 0,043$). A noter que ce dernier est uniquement observé sur des espèces du genre *Hippolyte*. Tous ont été observés exclusivement à cette campagne, à l'exception de *O. dichotoma* dont 80 % des individus ont été relevés à cette période. Ces espèces sont également celles qui sont les plus corrélées de cette campagne.

L'espèce *Steromphala umbilicalis* ($p\text{-value} = 0,015$) est indicatrice de la seconde campagne de 2024, avec un IndVal de 0,69. L'espèce *Hippolyte* sp. atteint presque le seuil de significativité, avec un IndVal de 0,55. Cela s'explique par une forte fréquence relative (0,92) mais une faible fréquence d'occurrence (0,33). Seule *Steromphala umbilicalis* est la plus corrélée à cette campagne. A noter que le taxon *Hippolyte* sp. peut correspondre à plusieurs espèces différentes, les individus n'ayant pas été déterminés jusqu'à l'espèce.

L'analyse IndVal ne révèle aucune espèce indicatrice pour la combinaison des deux campagnes de 2024. Cependant, elle met en évidence plusieurs espèces indicatrices pour la combinaison des trois premières campagnes (celles de 2023 et la campagne 2 de 2024), avec des valeurs d'IndVal supérieures à 0,75 : *Lacuna vincta* (p-value = 0,001), *Rissoa parva* (p-value = 0,001), *Steromphala cineraria* (p-value = 0,003) et *Amathia lendigera* (p-value = 0,027). Entre 94 % et 100 % des individus de ces espèces ont été observés lors de ces campagnes ($0,94 \leq A < 1,00$), avec des occurrences d'au moins 63 % ($B \geq 0,63$). Ces résultats concordent avec les résultats de corrélation qui montrent que *Lacuna vincta* et *Amathia lendigera* sont les plus négativement corrélées à la quatrième campagne (campagne 1 – 2024), avec des valeurs respectives de -0,483 et -0,449. En revanche, *Rissoa parva* est parmi les trois espèces les plus fortement corrélées à la campagne 2 de 2024 ($> 0,500$) malgré des corrélations relativement faibles aux campagnes de 2023. Cette espèce est principalement associée à la seconde campagne de 2024.

Enfin, *Dexamine spinosa* est presque indicatrice de la combinaison de la première campagne de 2023 et des deux campagnes de 2024, avec une valeur proche de la significativité (p-value = 0,082). Cette espèce est exclusivement présente sur ces campagnes ($A = 1,00$) et présente une occurrence de 44 % ($B = 0,44$).

Les espèces indicatrices de chaque campagne d'échantillonnage sont associées à l'une des zones d'étude. Les zones auxquelles elles sont les plus écologiquement liées sont indiquées dans le Tableau 14. Par exemple, *Crangon crangon* est liée à la zostère lors de la première campagne de 2023 (corrélation : 0,755), tandis que pour d'autres espèces, comme *Lacuna vincta*, leur association est déduite à partir de leur présence sur plusieurs zones à une même période.

Synthèse

Les espèces indicatrices varient d'une campagne à une autre, mettant en évidence des dynamiques spatio-temporelles marquées dans les communautés benthiques. Quatre espèces indicatrices sont retrouvées systématiquement lors des campagnes (hormis à la première de 2024) : *L. vincta*, *R. parva*, *S. cineraria* et *A. lendigera*.

Les espèces indicatrices identifiées pour chaque campagne sont parmi les espèces plus corrélées à une ou plusieurs zones échantillonnées à cette période. Cela suggère que la zone, donc la zone à sargasses japonaises ou à zostères marines, a un rôle clé dans la présence de ces espèces.

La première campagne de 2023 se distingue par un nombre relativement élevé d'espèces indicatrices (significatives ou presque significatives), avec des corrélations claires à des zones spécifiques. Les campagnes de 2024 montrent une plus grande variabilité dans les zones associées aux espèces indicatrices. Ces résultats sont en accords avec les observations figurant dans la partie §3.2 *Structure des communautés benthiques* qui montrent des structures de communautés plus distinctes en 2024.

Tableau 13. Résultat de l'analyse IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997), permettant d'identifier les espèces indicatrices des campagnes d'échantillonnage. En gras : résultats significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10]). A : fréquence relative. B : fréquence d'occurrence.

Taxon	Phylum	Class	Order	Family	2023		2024		A	B
					Camp. 1	Camp. 2	Camp. 1	Camp. 2		
<i>Crangon crangon</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Crangonidae	0,66				0,78	0,56
<i>Hippolyte leptocerus</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Hippolytidae	0,84				0,70	1,00
<i>Spirobranchus triquetus</i>	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Serpulidae	0,64				0,92	0,44
<i>Bittium reticulatum</i>	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda incertae sedis	Cerithiidae	0,63				0,71	0,56
<i>Nerophis ophidion</i>	Chordata	Teleostei	Syngnathiformes	Syngnathidae	0,58				0,61	0,56
<i>Endeis spinosa</i>	Arthropoda	Pycnogonida	Pantopoda	Endeidae	0,56				0,93	0,33
<i>Cerithiopsis tuberculatus</i>	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda incertae sedis	Cerithiopsidae		0,58			1,00	0,33
<i>Laomedea exigua</i>	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae	0,58				1,00	0,33
<i>Macropodia deflexa</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Inachidae	0,64				0,93	0,44
<i>Obelia geniculata</i>	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae			0,88		1,00	0,78
<i>Crisilla semistriata</i>	Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	Rissoidae			0,67		1,00	0,44
<i>Obelia dichotoma</i>	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae			0,60		0,80	0,44
<i>Bopyridae</i> nd.	Arthropoda	Malacostraca	Isopoda	Bopyridae			0,58		1,00	0,33
<i>Steromphala umbilicalis</i>	Mollusca	Gastropoda	Trochida	Trochidae				0,69	0,71	0,67
<i>Hippolyte</i> sp.	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Hippolytidae				0,55	0,92	0,33

Taxon	Phylum	Class	Order	Family	2023		2024		A	B
					Camp. 1	Camp. 2	Camp. 2	A		
<i>Lacuna vincta</i>	Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	Littorinidae		0,94			1,00	0,89
<i>Rissoa parva</i>	Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	Rissoidae		1,00			0,99	1,00
<i>Steromphala cineraria</i>	Mollusca	Gastropoda	Trochida	Trochidae		0,86			1,00	0,74
<i>Amathia lendigera</i>	Bryozoa	Gymnolaemata	Ctenostomatida	Vesiculariidae		0,77			0,94	0,63

Taxon	Phylum	Class	Order	Family	Camp. 2 - 2023	Camp. 2 - 2024	A	B
<i>Cradoscrupocellaria ellisi</i>	Bryozoa	Gymnolaemata	Cheilostomatida	Candidae	0,74		0,76	0,72

Taxon	Phylum	Class	Order	Family	2023		2024		A	B
					Camp. 1	Camp. 1	Camp. 2	A		
<i>Dexamine spinosa</i>	Arthropoda	Malacostraca	Amphipoda	Dexaminidae			0,67		1,00	0,44

Tableau 14. Zones les plus associées aux espèces indicatrices lors des campagnes, selon les résultats de corrélation. En gras : résultats IndVal significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10]).

Campagnes	Espèces indicatrices	Zones	Corrélation
Campagne1-2023	<i>Crangon crangon</i>	Zostères	0,722
	<i>Bittium reticulatum</i>		0,85
	<i>Hippolyte leptocerus</i>	Sargasses + Mélange	0,673
	<i>Spirobranchus triqueter</i>	Sargasses	0,627
	<i>Nerophis ophidion</i>		0,65
	<i>Endeis spinosa</i>		0,789
Campagne2-2023	<i>Cerithiopsis tubercularis</i>	Zostères	0,682
Campagne1-2023 & Campagne2 - 2023	<i>Laomedea exigua</i>	Mélange	0,4
	<i>Macropodia deflexa</i>	Zostères, Mélange	
Campagne1-2024	<i>O. dichotoma</i>	Zostères	0,46
	<i>Crisilla semistriata</i>	Zostères + Mélange	0,514
	<i>O. geniculata</i>	Sargasses + Mélange	0,91
	<i>Bopyridae nd</i>		0,647
Campagne2-2024	<i>Steromphala umbilicalis</i>	Sargasses + Mélange	0,511
	<i>Hippolyte sp.</i>	Sargasses	0,593
Campagne1-2024 & Campagne2 - 2024	Aucune		
Campagne1-2023 & Campagne2-2023 & Campagne2-2024	<i>Lacuna vincta</i>	Zostères	
	<i>Rissoa parva</i>	Sargasses	Principalement campagne2-2024
	<i>Steromphala cineraria</i>	Sargasses, Mélange	
	<i>Amathia lendigera</i>	Sargasses, Mélange	
Campagne 1 & Campagne 2 - 2024	<i>Cradoscrupocellaria ellisi</i>	Sargasses, Mélange, Zostères	
Campagne1-2023 & Campagne1-2024 & Campagne2-2024	<i>Dexamine spinosa</i>	Mélange	

3.3.3. Espèces indicatrices des zones selon les campagnes d'échantillonnage

Les résultats de l'analyse IndVal se concentrent uniquement sur les taxa associés aux prélèvements réalisés dans une même zone lors des différentes campagnes d'échantillonnage ou dans différentes zones lors d'une même campagne. Les espèces indicatrices des groupes combinant différentes zones à différentes campagnes (par exemple, campagne1-2023-Zostères et campagne2-2024-Sargasses) n'ont pas été retenues, car elles n'apportent pas d'informations pertinentes.

Les résultats de l'analyse IndVal identifient 16 taxa significativement associés aux couples zone-campagne d'échantillonnage ($p\text{-value} < 0,05$). Seuls trois sont retenus, car ils sont spécifiquement associés à un couple zone-campagne ou à une combinaison de couples issus d'une même campagne ou d'une même zone. À cela s'ajoutent quatre autres taxa dont les valeurs se situent près du seuil de significativité (Tableau 15). Parmi eux, les malacostracés et les hydrozoaires sont les plus représentés, avec deux espèces chacun. Ils sont suivis par un pycnogonide, un polychète et une ascidie.

Des espèces indicatrices émergent pour certaines combinaisons de couples échantillonnés au cours d'une même campagne. Ces combinaisons impliquent systématiquement la zone "Mélange" en association avec une autre zone :

- Campagne1-2023-Mélange et Campagne1-2023-Sargasses : la combinaison est caractérisée par l'espèce *Spirobranchus triqueter* ($p\text{-value} = 0,024$), également indicatrice de la première campagne de 2023 (Tableau 13).
- Campagne1-2023-Mélange et Campagne1-2023-Zostères : l'espèce *Crangon crangon* est indicatrice de cette combinaison ($p\text{-value} = 0,012$). Elle est également associée à la première campagne de 2023 (Tableau 13).
- Campagne1-2024-Mélange et Campagne1-2024-Sargasses : caractérisées par *Obelia geniculata* ($p\text{-value} = 0,001$). Celle-ci est aussi indicatrice de la première campagne de 2024 (Tableau 13).

Les couples individuels ont des espèces dont les p -values sont proches du seuil de significativité. À la première campagne d'échantillonnage en 2023, l'espèce *Endeis spinosa* est associée à la zone à sargasses ($p\text{-value} = 0,059$) tandis que *Inachus sp.* à la zone à zostères ($p\text{-value} = 0,071$). Lors de la seconde campagne d'échantillonnage de 2023, la zone à zostères est caractérisée par *Laomedea sp.* ($p\text{-value} = 0,061$). Enfin, à la dernière campagne de 2024, *Molgula manhattensis* est fortement associée à la zone à sargasses ($p\text{-value} = 0,057$) avec une corrélation de plus de 0,800. A noter que le niveau de détermination s'est arrêté au genre pour *Inachus sp.* et *Laomedea sp.*. Les individus associés à ces genres peuvent donc correspondre à plusieurs espèces différentes.

Pour chaque zone étudiée (Sargasses, Mélange et Zostères), les espèces les plus fortement corrélées ($> 0,400$) diffèrent d'une campagne à l'autre. Aucune de ces espèces parmi les plus corrélées n'est retrouvée lors des autres campagnes.

Synthèse

Peu d'espèces sont indicatrices pour chaque couple ou combinaison de couples « zone - campagne ». Cette observation est cohérente avec les résultats précédents qui montrent des structures de communautés significativement distinctes selon les facteurs « zone » et « campagne » seuls, ainsi qu'un effet presque significatif de leur interaction (**§3.2 Structure des communautés benthiques**).

La première campagne de 2023 présente, au sein de différentes zones ou combinaisons de zones, un nombre d'espèces indicatrices ou presque indicatrices plus important qu'aux autres campagnes.

Par ailleurs, les espèces indicatrices identifiées concernent systématiquement des combinaisons impliquant la zone « Mélange ». Une grande partie des espèces indicatrices se retrouvent parmi les espèces indicatrices déterminées à l'échelle de la campagne seule.

Tableau 15. Résultats de l'analyse IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997), permettant d'identifier les espèces indicatrices des zones lors des campagnes d'échantillonnage. En gras : résultats significatifs (p-value < 0,05). En romain : résultat proche du seuil de significativité (p-value : [0,05 ; 0,10]). A : fréquence relative. B : fréquence d'occurrence.

Taxon	Phylum	Class	Order	Family	IndVal	Campagne	Zone	A	B
<i>Endeis spinosa</i>	Arthropoda	Pycnogonida	Pantopoda	Endeidae	0,76	Camp.1-2023	Sargasses	0,86	0,67
<i>Inachus sp.</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Inachidae	0,82	Camp.1-2023	Zostères	1,00	0,67
<i>Spirobranchus triqueter</i>	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Serpulidae	0,78	Camp.1-2023	Mélange + Sargasses	0,92	0,67
<i>Crangon crangon</i>	Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Crangonidae	0,81	Camp.1-2023	Mélange + Zostères	0,78	0,83
Laomedea sp.	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae	0,82	Camp.2-2023	Zostères	1,00	0,67
<i>Obelia geniculata</i>	Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Campanulariidae	0,93	Camp.1-2024	Mélange + Sargasses	0,86	1,00
<i>Molgula manhattensis</i>	Chordata	Asciidiacea	Stolidobranchia	Molgulidae	0,82	Camp.2-2024	Sargasses	1,00	0,67

4. Discussion

Dans le cadre de l'évaluation de l'impact de la prolifération de *Sargassum muticum* sur la biodiversité de la macrofaune benthique de l'habitat à *Zostera marina*, le SMEL et le GEMEL-Normandie ont suivi la faune vagile et l'épifaune lors de campagnes d'échantillonnage. Elles ont été menées sur deux années consécutives, en 2023 et 2024 et sur des périodes distinctes pour coïncider avec les périodes de productivité de la sargasse japonaise et de la zostère marine, entre juin et août. Trois zones ont été suivies en fonction de la présence des végétaux : dominance de *Sargassum muticum* (zone « Sargasses »), dominance de *Zostera marina* (zone « Zostères ») et mélange des deux espèces (zone en « Mélange »).

Les paramètres de diversité, les communautés benthiques et les espèces structurant ces communautés ont été analysés au niveau spatio-temporel. Les résultats montrent un effet significatif des facteurs « zone » et « campagne » sur les communautés benthiques, que ce soit sur les abondances des individus, la richesse taxonomique, les indices de diversité ou encore la structure des communautés. L'interaction de ces deux facteurs influe également sur ces communautés mais de façon moins marquée.

4.1. Communautés benthiques à l'échelle spatiale

Les communautés benthiques des habitats à sargasses japonaises et à zostères marines présentent des structures distinctes. L'herbier de zostères est connu pour favoriser la diversité et l'abondance de la faune et la flore marines (Hily & Bouteille, 1999 *in* Angst *et al.*, 2014 ; Auby, 1991). Cependant, il semble être moins propice à la macrofaune par rapport à la sargasse japonaise. En effet, le milieu constitué de *Zostera marina* se distingue significativement de celui de *Sargassum muticum* et de la zone en mélange, par une richesse taxonomique et une abondance en macrofaune benthique plus faibles. À l'inverse, la sargasse japonaise semble favoriser une plus grande diversité et abondance taxonomique.

Les espèces indicatrices et écologiquement liées au milieu à *Sargassum muticum* sont plus diverses et plus nombreuses que celles du milieu à *Zostera marina*. La sargasse japonaise abrite une faune variée, appartenant principalement aux hydrozoaires, bryozoaires et ascidies. Elle est ainsi un support favorable aux développements d'épiphytes, en accord avec des études menées sur le genre *Sargassum* sur d'autres secteurs géographiques (Carral-Murrieta *et al.*, 2023 ; Weis *et al.*, 1968 ; Withers, 1975). Parmi les épiphytes associés à l'habitat *Sargassum muticum*, certains se développent également sur la faune, contribuant ainsi à accroître la richesse taxonomique de cet habitat. Par exemple, le bryozoaire *Amathia lendigera* peut se fixer sur des animaux sessiles tels que des ascidies, des hydraires ou d'autres bryozoaires, tandis que le foraminifère *Halyphysema tumanowiczii* colonise des hydraires dressés ou des ascidies. Dans notre étude, *Amathia lendigera* a été observé principalement sur les bryozoaires du genre *Cradoscrupocellaria* alors que *Halyphysema tumanowiczii* a été observé sur les algues de l'espèce *Sargassum muticum*. L'interaction des épiphytes, avec la faune et la sargasse japonaise, accentue ainsi la diversité spécifique de cet habitat. Les *Sargassum* tendent à être progressivement colonisées par un nombre croissant d'hydrozoaires à mesure qu'elles vieillissent (Alleyne *et al.*, 2023 *in* Carral-Murrieta, 2024). Il est possible que les sargasses japonaises suivies dans le cadre de ce présent projet soient installées depuis longtemps, favorisant l'abondance des épiphytes observés.

En plus des épiphytes, la faune mobile structure les communautés associées au milieu à *Sargassum muticum*. Ces observations concordent avec celles de Weis (1968), qui indique que les communautés associées au genre *Sargassum* sont généralement composées de deux groupes principaux : les épibiontes sessiles et la faune mobile. Parmi la faune mobile identifiée dans notre étude, certaines espèces sont fortement associées à la zone à *Sargassum muticum*, comme la crevette *Palaemon serratus*, le labridé *Syphodus melops* ou encore le gobie *Pomatoschistus flavescens*. Néanmoins dans la littérature et d'après les classifications existantes, dont NatHab-Atlantique, ces espèces sont associées aux herbiers à *Zostera marina* (MNHN & OFB, 2023). La présence d'espèces, initialement associées à la zostère marine, dans les deux milieux peut s'expliquer par des phénomènes naturels. D'une part, Norton & Besson (1983) indiquent qu'en automne, une grande partie de la faune de *Sargassum muticum* disparaît lors de la défoliation naturelle de l'algue et que sa recolonisation annuelle pourrait provenir des populations vivant dans les habitats à *Zostera marina* voisins. D'autre part, ces deux habitats pourraient présenter des fonctions écologiques partagées et similaires, d'autant plus qu'ils sont en compétition pour l'espace et les ressources alimentaires (Baffreau *et al.*, 2018). Comme pour l'herbier de zostères marines, la sargasse japonaise offrirait à la faune un refuge contre les prédateurs ainsi qu'une source de nourriture riche et diversifiée, grâce à

sa structure complexe et la présence d'épiphytes. La plasticité écologique de certaines espèces et leurs capacités d'adaptation à différentes conditions écologiques pourraient leur permettre d'exploiter ces deux habitats distincts. Ainsi, le milieu à *Sargassum muticum* pourrait offrir à certaines espèces des conditions environnementales proches de celles offertes par les herbiers de zostères, lui donnant un rôle structurant dans les milieux côtiers.

La zone à zostère marine se distingue par un nombre plus restreint d'espèces indicatrices comparé à la zone à sargasse japonaise, mais celles-ci présentent une forte association avec cet habitat. Parmi elles, trois espèces principales se démarquent : *Hippolyte inermis*, *Nerophis ophidion* et *Lacuna vincta*. *Hippolyte inermis*, également connue sous le nom de crevette des herbiers, le syngnathe *Nerophis ophidion*, et le gastéropode *Lacuna vincta* sont associés à l'habitat à *Zostera marina* (Auby 1991 ; Angst *et al.*, 2014 ; Fagerström *et al.*, 2019 ; MNHN & OFB, 2023 ; Pollom, 2015 ; Smith, 2023). Bien que *Nerophis ophidion* et *Lacuna vincta* soient communes dans l'habitat à zostère marine, elles peuvent également se retrouver dans d'autres milieux, notamment ceux constitués d'algues rouges ou brunes. A l'inverse, *Hippolyte inermis* montre une dépendance beaucoup plus marquée à cet habitat. Il vit presque exclusivement dans les herbiers de phanérogames marines ou de posidonies, ce qui en fait une espèce particulièrement caractéristique de l'habitat à zostère marine (Angst *et al.*, 2014 ; Noël, 2017).

Ces trois espèces montrent toutefois une forte affinité pour les zostères marines, bien qu'elles puissent également se retrouver dans d'autres habitats. Cette spécificité souligne l'importance des herbiers marins pour le maintien de leurs populations. Les herbiers de zostères sont fragiles face aux différentes pressions anthropiques et environnementales. Ils connaissent un déclin continu, avec une réduction estimée à 29 % en Europe entre 1879 et 2006 (Pollom, 2015). Ce dernier souligne que de nouveaux déclins de ces habitats pourraient rendre l'espèce *Nerophis ophidion* menacée à l'avenir, bien qu'elle soit classée comme « préoccupation mineure » à l'échelle mondiale. Ces observations soulignent l'importance de préserver ces habitats d'herbiers de zostères, pour limiter les risques accrus de vulnérabilité des espèces associées. Une surveillance continue des populations et de cet habitat reste nécessaire pour suivre leurs tendances et anticiper les évolutions. Ce point est d'autant plus crucial que certaines espèces invasives, comme la sargasse, se développent sur les herbiers de zostères dégradés (Angst *et al.*, 2014).

Enfin, la zone en mélange présente une communauté taxonomique intermédiaire entre ces deux habitats, bien qu'elle ait une similarité plus grande avec la zone à *Sargassum muticum*. Cette proximité pourrait tout d'abord s'expliquer par le fait que la zone de « Mélange » était dominée par les sargasses (cf. Volet 1). D'autre part, elle pourrait s'expliquer par l'apport important d'épiphytes par la sargasse japonaise, contrairement à la zostère, qui, en comparaison, abrite une diversité faunistique plus restreinte. Par ailleurs, les espèces indicatrices identifiées lors des différentes campagnes impliquent systématiquement la zone en mélange. Cependant, ces espèces varient selon les campagnes, suggérant qu'à un instant donné, certaines dominent sans qu'une structure stable et répétable ne se dégage. Cette dynamique pourrait être influencée par des facteurs biotiques et abiotiques qui influent sur les communautés benthiques. C'est notamment le cas des interactions écologiques entre la sargasse japonaise et la zostère marine, qui favoriseraient à un instant donné la présence d'espèces caractéristiques dans la zone en mélange.

L'espèce *Sargassum muticum* entre en compétition pour l'occupation de l'espace et la lumière avec les herbiers de *Zostera marina*. Son développement impacte ainsi celui de la zostère marine. La structure tridimensionnelle de l'algue permet d'accueillir de nombreuses espèces épiphytiques et favorise les espèces benthiques épigées (Cacabelos *et al.*, 2010a ; Jacobucci *et al.*, 2009 ; Leite *et al.*, 2007 ; Martin *et al.*, 2021) de par sa fonction de nourricerie, d'abri ou encore trophique. L'ensemble de ces caractéristiques permet de définir la sargasse japonaise comme étant une espèce ingénier, tout comme la zostère marine. Elle constitue un habitat spécifique (MNHN & OFB, 2023). Le développement de la sargasse japonaise, au détriment de la zostère marine, modifie l'habitat présent. Afin d'étudier les conséquences de ce changement d'habitat, il est nécessaire d'étudier toutes les communautés qui la structure (algues, faune vagile, endofaune, ...), la présence d'espèces influençant celle des autres.

Le remplacement de l'habitat à *Zostera marina* par l'algue pourrait affecter la faune associée en raison des différences phénologiques entre ces deux végétaux. En comparaison avec le cycle de vie de *Zostera marina*, *Sargassum muticum* se développe et entre en senescence plus tardivement. Ce décalage temporel pourrait défavoriser certaines espèces animales et végétales adaptées au cycle de la zostère, au profit d'espèces plus flexibles ou mieux adaptées à ces nouvelles conditions. Si la sargasse japonaise ne fournit pas les mêmes

caractéristiques fonctionnelles, son installation tardive pourrait compromettre le rôle de nurserie assuré par la zostère et impacter les espèces qui en dépendent.

4.2. Communautés benthiques à l'échelle temporelle

Les communautés taxonomiques observées lors des campagnes de 2023 sont relativement homogènes, formant un groupe distinct qui illustre une stabilité des communautés à ces périodes. En revanche, celles de 2024 se démarquent nettement, suggérant des changements écologiques entre les deux années. Ces différences interannuelles pourraient être liées aux dates des campagnes de prélèvements ou à des perturbations environnementales, notamment des événements climatiques.

En juillet et août 2023, la durée d'ensoleillement a été inférieure à la normale, avec un déficit de plus de 10 % dans le Cotentin (Météo France, 2023a ; 2024c). Cette baisse de luminosité a pu affecter la photosynthèse des végétaux, altérant ainsi les habitats et les communautés de macrofaune associées. En effet, une diminution de la lumière réduit la croissance et la productivité des herbiers de zostères (Angst *et al.*, 2014). Par ailleurs, ces périodes ont connu des précipitations excédentaires, atteignant parfois le double des normales saisonnières sur le Cotentin (Météo France 2023b ; 2024c). Ces précipitations ont pu entraîner une remise en suspension des sédiments, augmentant ainsi la turbidité et limitant la pénétration de la lumière nécessaire à la photosynthèse. Ainsi, les communautés de macrofaune associées aux herbiers de zostères marines et aux sargasses japonaises pourraient avoir été déstabilisées tout au long de l'été 2023, sans leur laisser le temps de se reconstituer au cours de cette période. Cela pourrait expliquer la similitude des communautés observées à ces deux périodes.

Dans les jours précédant la seconde campagne d'échantillonnage de 2023, la dépression Patricia a traversé le secteur de la Manche, engendrant de fortes rafales de vent, une élévation du niveau de la mer et de fortes vagues (Météo France, 2023c). Ces tempêtes provoquent des arrachages de végétaux, comme cela a été observé dans le Calvados (Lemesle, 2015 ; Lemoine *et al.*, 2022). Ces perturbations peuvent entraîner des modifications durables de la structure et de la dynamique des communautés algales (Renaud *et al.*, 1997 ; Dayton *et al.*, 1999 ; Valdivia *et al.*, 2005 ; Navarro *et al.*, 2011 *in* Lemesle, 2015). De plus, les houles et clapots provoqués par ces vents favorisent la remise en suspension des sédiments fins, ce qui a pu réduire la pénétration de la lumière et affecter le développement des herbiers de zostères marines et de sargasses japonaises. Ces phénomènes, survenus avant la seconde campagne de 2023, ont probablement contribué à homogénéiser les communautés benthiques en réduisant la dominance de certaines espèces, rendant ainsi l'identification d'espèces indicatrices plus difficile lors de cette campagne.

Malgré des conditions climatiques proches des valeurs de références régionales (Météo France 2024a-c ;), la première campagne de 2024 présente une richesse taxonomique significativement plus faible par rapport aux autres périodes de suivi. Cette faible diversité pourrait être liée à d'autres facteurs écologiques ou à des facteurs anthropiques, qui impactent le développement des végétaux. En effet, des variations locales de la structure des herbiers affectent la richesse taxonomique et l'abondance des macroinvertébrés associés (Githaiga *et al.*, 2019 ; Mannino & Montagna, 1997 *in* Blot, 2022). Or, la diversité de la faune présente a un effet sur les communautés. Blake & Duffy (2012) ont ainsi démontré que la présence et la richesse des crustacés brouteurs avaient un fort effet sur les biomasses des espèces faunistiques et algologiques. Dans cette perspective, Mateo Ramírez & García Raso (2012) ont étudié la phénologie de l'herbier marin *Cymodocea nodosa* en lien avec les décapodes et ont montré que la structure des assemblages, dominée par la famille des Hyppolitidae dont *Hypoponera leptocerus*, variait selon la période d'échantillonnage. Cet effet saisonnier est directement lié au cycle de vie des plantes, ainsi qu'aux interrelations et à la biologie des espèces associées à ces habitats. De la même manière, la faible diversité observée lors de la première campagne de 2024 pourrait s'expliquer par ces dynamiques écologiques, suggérant un impact du cycle de vie des plantes et des espèces qui en dépendent sur la structure des communautés benthiques.

Lors de la dernière campagne de l'étude, la diversité taxonomique est revenue à des valeurs comparables aux autres périodes d'échantillonnage. Néanmoins, les abondances de macrofaune benthique sont significativement plus élevées, en raison de la dominance de certaines espèces. Parmi elles, *Rissoa parva*, recensée en grande quantité dans l'ensemble des zones échantillonnées, avec une abondance particulièrement importante dans la zone à sargasse japonaise et la zone en mélange. Il est commun de retrouver cette espèce dans ces habitats puisque le genre *Rissoa* est associé à différentes espèces du genre *Sargassum* (Weis, 1968). Par ailleurs,

Hippolyte sp. n'a pas été déterminée jusqu'à l'espèce, contrairement aux autres campagnes, ce qui la rend caractéristique de cette campagne. L'ensemble de ces éléments a probablement influencé la structure des communautés benthiques de cette campagne, la distinguant nettement des campagnes précédentes.

Les résultats en 2024 mettent en évidence un effet saisonnier du cycle de vie des végétaux en lien avec les communautés benthiques, avec une diversité plus faible lors de la première campagne. L'hypothèse serait qu'une partie des épiphytes ne se soit pas encore développées sur les plantes à cette saison. En effet, une partie de la faune disparaît lors de la défoliation de l'algue (Norton & Besson, 1983). Les végétaux se développant entre le printemps et l'été, les épiphytes peuvent coloniser progressivement les thalles et les feuilles à partir de cette période. Ainsi, la diversité plus élevée observée à la fin de l'été (seconde campagne 2024) pourrait refléter le temps nécessaire à l'installation et à la stabilisation de ces communautés.

4.3. Communautés benthiques à l'échelle spatiotemporelle

La modification temporelle des communautés taxonomiques s'inscrit dans une dynamique spatio-temporelle, bien que l'interaction entre les facteurs « zone » et « campagne » ne montre pas d'effet significatif sur la structure des communautés (tout en étant proche du seuil de significativité). Pourtant, certains résultats suggèrent que cette interaction pourrait influencer la structuration des communautés. En effet, les espèces caractéristiques d'une même ou de plusieurs campagnes sont également associées à une zone spécifique. De plus, l'effet combiné des facteurs « campagne » et « zone » est particulièrement marqué lors des secondes campagnes d'échantillonnage, où la richesse taxonomique est plus élevée dans la zone à sargasses japonaises que dans celle à zostères marines. Cette tendance est encore plus prononcée lors de la seconde campagne d'échantillonnage de 2024, où les communautés benthiques de la zone à sargasse japonaise se différencient davantage de celles des zostères marines.

Ces résultats suggèrent néanmoins que la zone de prélèvement joue un rôle prédominant dans la structuration des communautés, atténuant légèrement l'effet de la campagne. L'influence marquée de la zone pourrait expliquer pourquoi l'interaction « zone × campagne » n'apparaît pas comme significative dans cette étude. L'effet prononcé de la zone a pu atténuer celui de la campagne et limiter la mise en évidence de l'effet d'une interaction entre ces deux facteurs. Par ailleurs, la proximité temporelle des campagnes de prélèvements de 2023 pourrait avoir contribué à atténuer l'effet du facteur « campagne » et de son interaction avec la zone. En effet, en 2024, un espacement plus important entre les prélèvements a permis de révéler des différences plus marquées entre les communautés. A l'inverse, en 2023, les communautés observées étaient homogènes, ce qui pourrait s'expliquer par la proximité temporelle des échantillonnages. Ces observations suggèrent que l'effet seul du facteur « campagne » pourrait être plus important que ce qui a été observé dans cette étude. De même, l'interaction entre les facteurs « campagne » et « zone » pourrait s'avérer plus prononcée dans un cadre expérimental différent. Ces observations sont cohérentes avec celles de Kristie *et al.*, (2023), qui indiquent que la composition des épiphytes dépendrait davantage de la morphologie des sargasses que des variations environnementales. Elles concordent également avec l'étude de Mateo Ramírez & García Raso (2012). Les auteurs montrent que la connectivité entre les habitats environnants est un facteur important dans la structure et la composition des communautés de décapodes présentes dans les herbiers marins de *Cymodocea nodosa*.

4.4. Limites de l'étude et perspectives

Les prélèvements de cette étude devaient initialement être réalisés en amont et en aval des pics de productivité des végétaux. Les contraintes météorologiques ont empêché le respect de ces périodes de prélèvements lors de la première année de suivi. Ils ont ainsi été réalisés à la même saison pouvant expliquer des résultats similaires entre les deux campagnes de 2023. Par conséquent, l'effet de la phénologie des végétaux sur les communautés de macrofaune, n'a pu être étudié que lors de l'année 2024, et a montré des tendances spatio-temporelles.

La méthodologie utilisée reste toutefois bien adaptée pour décrire les habitats des différents milieux (3 traits par zone et par campagne). Un nombre de réplicats plus élevé (9 traits par zone et par campagne) permettrait de mieux caractériser les communautés taxonomiques associées à chaque habitat. Au regard de l'ampleur du projet et des contraintes logistiques (nombres de marées, ...), le nombre de réplicat réalisé était le meilleur compromis pour assurer un échantillonnage rigoureux tout en assurant la faisabilité des prélèvements.

L'étude s'est concentrée sur la faune, mais également sur l'épifaune présente sur l'ensemble des plantes, sans distinguer les différentes parties où l'épifaune se développait. Un suivi comparant les parties de la sargasse et de la zostère sur lesquelles les épiphytes se développent pourraient être intéressant. Certaines espèces pourraient en effet privilégier les tiges, d'autres les feuilles ou le crampon, comme cela a été observé chez la sargasse par Withers (1975).

Les échantillonnages, réalisés en basses mers de vives-eaux, permettent d'inventorier les espèces présentes à cette période de marée. Toutefois, cette méthodologie offre une vision fragmentée de la fréquentation de ces milieux par la faune mobile, en particulier l'ichtyofaune. Il pourrait être envisagé de réaliser des prélèvements avec une autre méthodologie, également adaptée à de la faune plus mobile, qui serait appliquée à marée haute et/ou à un coefficient plus faible pour recueillir des données complémentaires.

La faune benthique vivant dans le substrat (endofaune) n'a pas été prise en compte dans cette étude. L'intégration de cette faune benthique permettrait de comparer plus finement les assemblages d'espèces entre habitats et d'affiner leur caractérisation. Par ailleurs, les herbiers de zostères marines servent de support à certaines algues (Auby 1991). Il serait donc pertinent d'inclure les communautés de macroalgues épiphytes associées à la *Zostera marina* et *Sargassum muticum*. Les algues fixées au substrat pourraient également faire l'objet d'un suivi, bien que leur identification nécessiterait une détermination *in situ* lors des échantillonnages.

Dans cette étude, la zone à zostère marine présentait des pousses de sargasse japonaise, ce qui empêchait de la considérer comme un habitat totalement « pur ». Cette co-existence pourrait expliquer la raison pour laquelle le nombre d'espèces indicatrices et associées *Zostera marina* était plus limité. La présence de sargasses dans cet habitat pourrait ainsi modifier la dynamique des communautés et influencer leur structuration. Les prospections préalables aux prélèvements n'avaient pas permis d'identifier d'herbier de zostères marines exempt de prolifération de sargasses japonaises. Dans le cas où une étude comparative de ces deux milieux devait être réitérée, il serait pertinent de choisir un site d'étude où la zone à *Zostera marina* serait moins colonisée par *Sargassum muticum*. Les données issues du volet 4 « programme de sciences participatives » permettront d'identifier des secteurs potentiels plus adaptés (cf. Volet 4. Sciences participatives, extension du suivi et pérennisation).

5. Conclusion

Les communautés benthiques diffèrent significativement entre les habitats à *Sargassum muticum* et à *Zostera marina*. Les espèces associées à *Sargassum muticum* sont plus variées, incluant des hydrozoaires et des bryozoaires, tandis que les zones à *Zostera marina* présentent une richesse taxonomique et une abondance plus faibles. La présence d'épiphytes sur *Sargassum muticum* contribue fortement à cette diversité.

L'étude montre un lien entre les communautés benthiques et la phénologie des plantes, avec une diversité plus importante à la suite des pics de productivité des végétaux.

Une étude axée sur la faune vagile pourrait être envisagée pour voir l'effet de ces deux habitats sur ce type de communautés.

L'étude rappelle l'importance de préserver les herbiers de zostères, menacés par des perturbations du milieu (développement de la sargasse japonaise, pressions anthropiques, ...) notamment pour leur rôle écologique mais surtout pour les espèces qui en dépendent (ressources alimentaires, abris, reproduction, ...).

VOLET 3 : CARACTÉRISATION DE LA RÉSILIENCE DE *S. MUTICUM* ET *Z. MARINA* AU CHANGEMENT CLIMATIQUE ET IMPACT SUR LES HABITATS

1. Principe

L'objectif de ce volet est d'évaluer la résilience de l'espèce invasive, *Sargassum muticum* et de l'espèce indigène protégée, *Zostera marina*, aux conditions environnementales imposées par le changement climatique. Plus précisément, l'étude vise à caractériser la réponse physiologique de chaque espèce au réchauffement et à l'acidification de l'eau de mer, attendus d'ici la fin du siècle dans les eaux côtières normandes. Cette étude a été réalisée au moyen d'expérimentations écophysiologiques en conditions contrôlées de laboratoire. Elles ont consisté à cultiver les espèces d'intérêt en mono-culture selon différentes conditions de température et de pH, et à suivre l'évolution de leur croissance et de leurs capacités photosynthétiques. Ces observations n'ont pas pour but de prédire le paysage benthique de demain mais de tester le potentiel d'adaptation des espèces cibles à des variations environnementales qui s'établiront progressivement à l'échelle de plusieurs décennies.

2. Matériels et méthodes

2.1 Définition des scénarios prévisionnels à tester

Depuis 1998, REMONOR propose une évaluation de la croissance, de la mortalité et de la qualité des huîtres en élevage (2 classes d'âge standardisées : naissain et 18 mois issu du captage naturel d'Arcachon) permettant ainsi une comparaison inter-site et inter-annuelle dans les différents bassins de production normands. Sept sites sont actuellement suivis (Figure 27). Dans le cadre de ce réseau, la température est mesurée par des sondes, haute fréquence, placées au sein des poches à huîtres du suivi. Le réseau REMONOR est complémenté par le réseau HYDRONOR, qui permet depuis 2000 le suivi de 14 paramètres hydrobiologiques (dont la température et le pH) à une fréquence bi-mensuelle et sur 14 stations réparties sur le littoral Est et Ouest Cotentin (Figure 27).



Figure 27. Carte des stations REMONOR (point bleu) et HYDRONOR (point jaune).

Le SMEL, en charge de la coordination de ces deux réseaux, a mis à disposition ces données historiques au niveau du site de Lingreville, Blainville, Chausey et Saint-Germain, sur la période s'écoulant de février 1998 à septembre 2023 pour le réseau REMONOR et de juin 2000 à juillet 2023 pour le réseau HYDRONOR (Tableau 16).

Tableau 16. Données de température (février 1998-septembre 2023) et de pH (juin 2000-juillet 2023) fournies par le SMEL et issues des réseaux REMONOR et HYDRONOR.

Sites	Données de température	Données de pH
Lingreville	8412 REMONOR et HYDRONOR	454 HYDRONOR
Blainville	8451 REMONOR	-
Chausey	7777 REMONOR	-
St-Germain	7853 REMONOR	-

Pour chacun des sites, les tendances d'évolution de la température et du pH ont été déterminées en suivant la méthodologie de Niu *et al.* (2013). Cette évaluation a consisté à soustraire aux données journalières de température et de pH, la moyenne mensuelle correspondante estimée sur la période 1998-2023 ou 2000-2023. Soustraire la moyenne saisonnière permet de s'affranchir de la saisonnalité et de mettre en évidence les anomalies de température et de pH. La tendance d'évolution de ces anomalies a ensuite été estimée à partir de régressions linéaires (Figure 28 et Figure 29).

L'amplitude de la température des eaux de surface mesurée à Lingreville, Blainville, Chausey et Saint-Germain est typique des régions océaniques tempérées, avec des valeurs hivernales variant de 3-8 °C et des valeurs maximales estivales de 20-23 °C. Sur la période 1998 à 2023, une augmentation significative de l'eau de mer a été mise en évidence sur les quatre sites, avec une tendance positive estimée en moyenne à $0,045 \pm 0,001$ °C/an ($p < 0,001$; Figure 28). Cette tendance d'évolution suggère qu'en 2100, la température de l'eau de mer des eaux normandes aura augmenté de 3,4 °C. Cette tendance rejoint les prévisions réalisées à l'échelle globale (Fox-Kemper *et al.*, 2021; Kwiatkowski *et al.*, 2020; Lee *et al.*, 2021), qui annoncent une augmentation de la température de l'eau de mer comprise entre 2,0 et 4,0 °C selon le scenario le plus pessimiste (SSP5-8.5). Par ailleurs, la tendance d'augmentation de la température des eaux normandes est similaire à celle estimée dans les eaux bretonnes par Gac *et al.* (2021). À partir de l'analyse des données de température acquises par trois bouées SOMLIT sur la période 2008-2017, les auteurs évaluent une augmentation annuelle de la température de l'eau de mer de 0,06 à 0,08 °C au niveau de Brest et de Roscoff.

Le pH de l'eau de mer enregistré à Lingreville de juin 2000 à juillet 2023 a oscillé d'un minimum à 7,89 à un maximum de 8,42. L'analyse des anomalies de pH démontre une tendance à la diminution du pH depuis 2000 de 0,007 unité par an ($p < 0,001$;Figure 29), soit de 0,58 unité en 2100. Cette diminution apparaît plus importante que ce qui a été estimé dans les eaux bretonnes (- 0,003 unité/an ; Gac *et al.* 2021) et à l'échelle globale ($-0,44 \pm 0,005$ unités en 2100 selon le scenario le plus pessimiste (SSP5-8.5) ; Fox-Kemper *et al.*, 2021 ; Kwiatkowski *et al.*, 2020 ; Lee *et al.*, 2021).

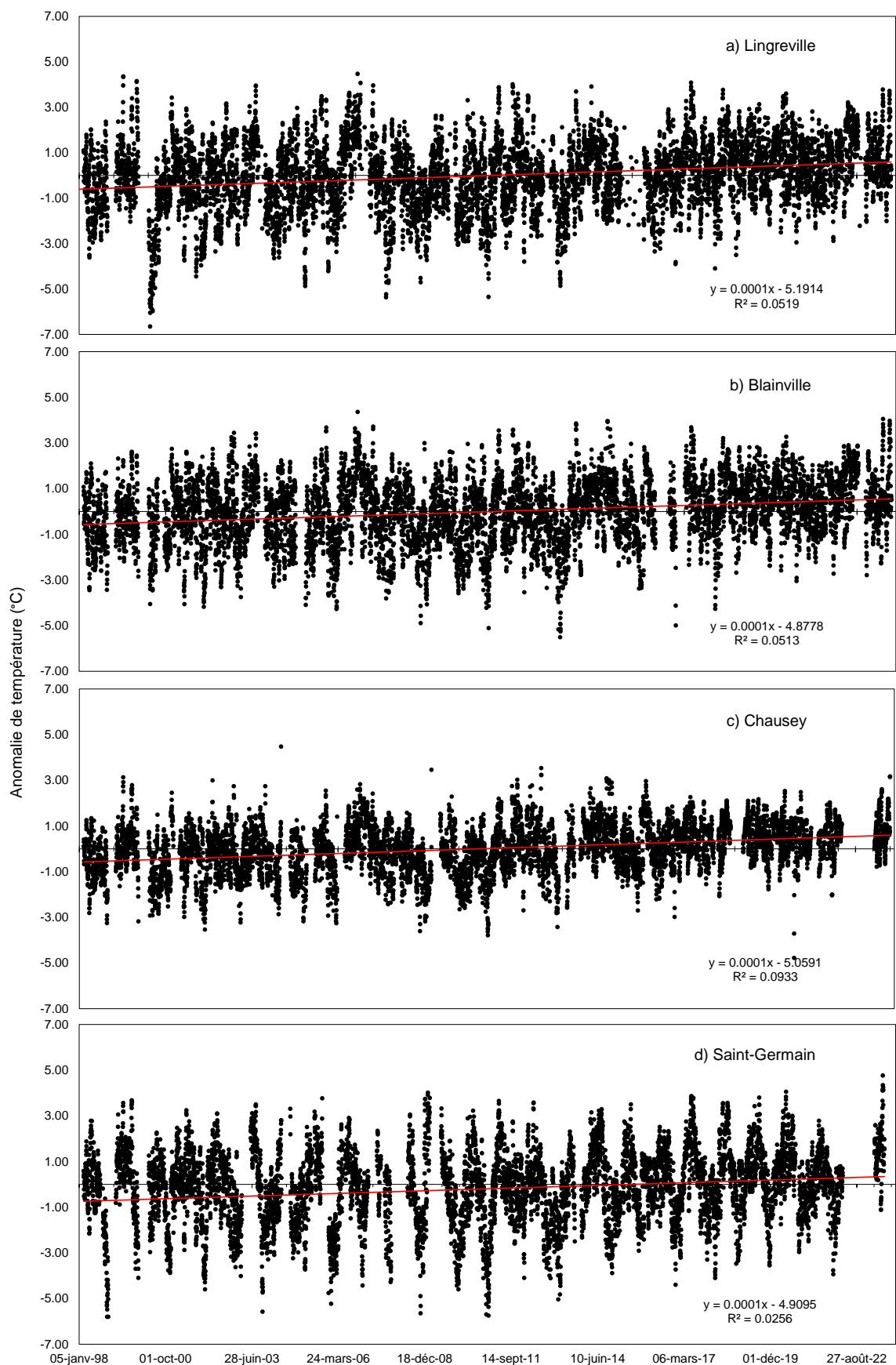


Figure 28. Anomalies de température estimées de février 1998 à septembre 2023 à partir des données des réseaux REMONOR et HYDRONOR au niveau de Lingreville (a), Blainville (b), Chausey (c) et Saint-Germain (d).

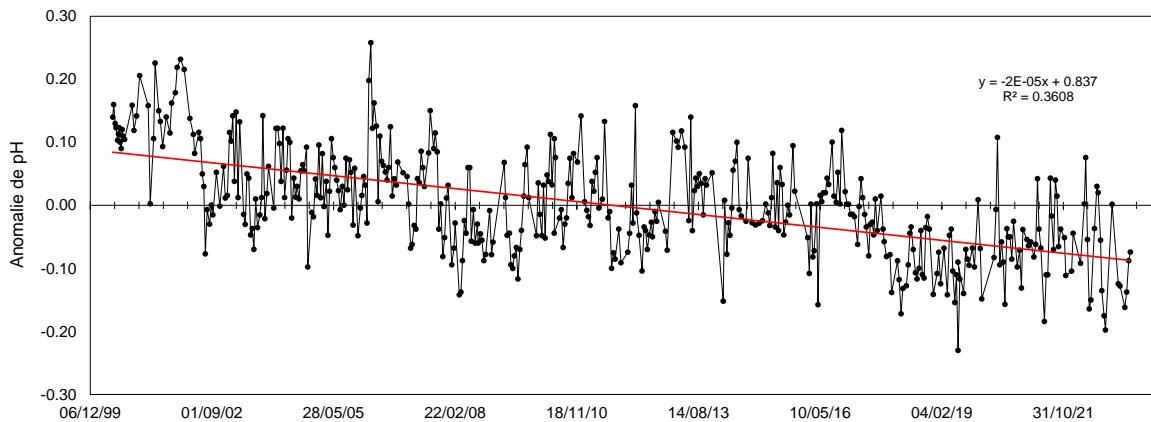


Figure 29. Anomalies de pH estimées de juin 2000 à juillet 2023 à partir des données du réseau HYDRONOR au niveau de Lingreville.

Les scénarios prévisionnels ont été définis sur la base des estimations d'évolution de la température et du pH à l'échelle locale, qui sont en accord avec les estimations faites à l'échelle globale. Les moyennes saisonnières de température et de pH du mois du prélèvement (début mai) ont été déterminées pour définir les **conditions actuelles** sur les 10 dernières années, soit **15 ± 1 °C et 8,2 ± 0,1** respectivement. Les **conditions futures** ont ensuite été calculées en ajoutant à ces moyennes saisonnières la tendance d'évolution et l'écart-type estimé, soit une **température de 19 °C et un pH de 7,6**.

2.2 Prélèvement *in situ* et acclimatation aux conditions de laboratoire

Sargassum muticum

Douze thalles de *S. muticum* ont été collectés le 07 mai 2024 dans la zone de mélange Sargasses + Zostères (48°54'15.87"N, 1°35'29.30"O ; Figure 30). Les individus en bon état (e.g. non-fragmentés, non-blanchis), les moins épiphytés possible et possédant une morphologie relativement similaire ont été sélectionnés. La mesure des capacités photosynthétiques des individus par fluorimétrie (Diving-PAM II, Walz ; méthode non-destructive) a permis de confirmer leur bon état physiologique. Les biomasses de sargasses ont été légèrement essorées et maintenues dans une glacière à l'obscurité le temps du transport jusqu'au laboratoire du CEVA.

Zostera marina

Zostera marina étant une espèce protégée, une demande d'autorisation de dérogation à l'interdiction de récolte, d'utilisation et de transport de spécimens d'espèces végétales protégées a été réalisée auprès du Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel (CSRPN) de Normandie le 17 octobre 2023 (Cerfa n°11633*02). Le CSRPN a délivré un avis favorable sous conditions à cette demande, le 06 mai 2024 (Arrêté n°SRN/UAPP/2024-00703-051-001 ; <https://www.normandie.developpement-durable.gouv.fr/les-arretes-de-derogation-dans-la-manche-a3146.html>).

Au total, quinze plants ont été prélevés le 07 mai au sein d'un herbier localisé dans les parcs ostréicoles (Figure 30, 48°54'36.10"N, 1°35'20.72"O) au large de la commune de Bricqueville-sur-Mer. Il était initialement prévu de prélever les zostères dans la même zone que les sargasses. Les conditions météorologiques ont néanmoins limité le retrait de la mer dans la zone, ce qui nous a contraint à trouver une zone accessible plus haut sur l'estran.

Les plants ont été prélevés avec leur système racinaire conservé dans le sédiment d'origine. Les individus en bon état (e.g. non-atteints par la maladie du dépérissement) et les moins épiphytés possible ont été sélectionnés. La mesure des capacités photosynthétiques des individus par fluorimétrie (Diving-PAM II, Walz ; méthode non-destructive) a permis de confirmer leur bon état physiologique. Les zostères étant sensibles à la dessication, les plants ont été transportés immersés dans de l'eau de mer et à l'obscurité jusqu'au laboratoire du CEVA.

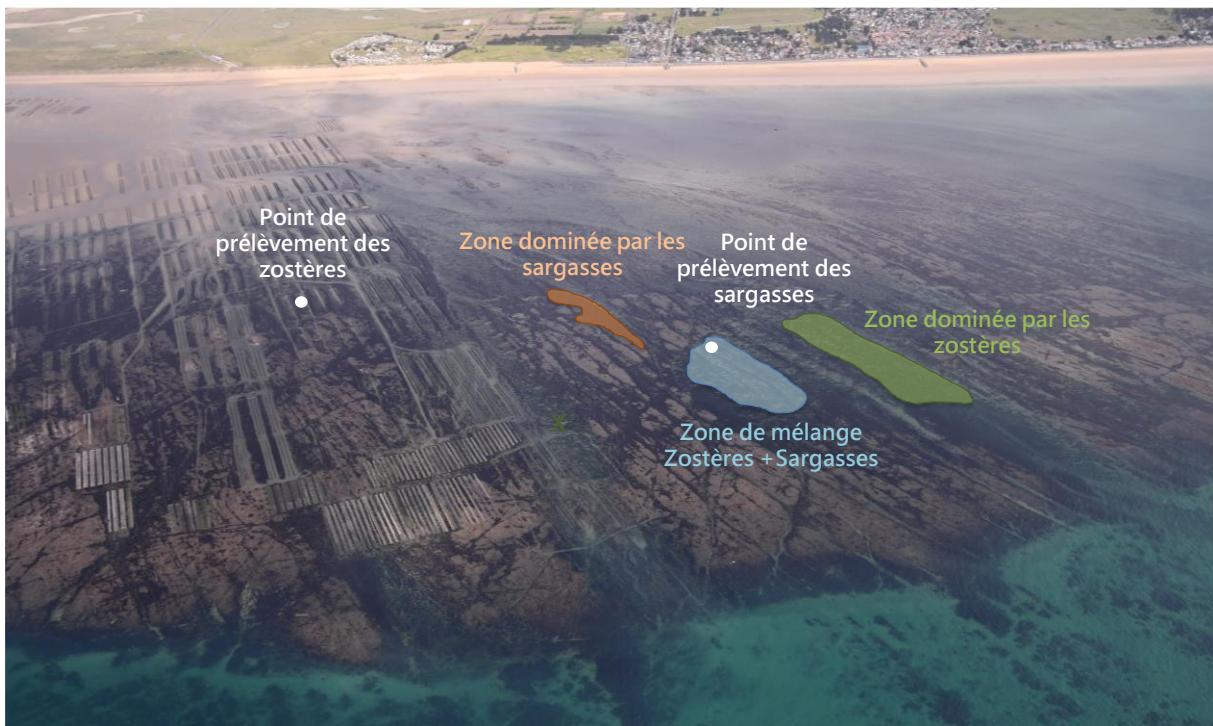


Figure 30. Localisation des points de prélèvement des spécimens de sargasses et de zostères pour l'expérimentation écophysiologique (points blancs) sur le site d'étude comprenant trois zones distinctes. Photographie aérienne prise le 5 mai 2023 (RCS/RCO SN, CEVA).

De retour au laboratoire du CEVA, les thalles de sargasses et plants de zostères ont été minutieusement lavés à l'eau de mer filtrée ($1 \mu\text{m}$), pour supprimer au maximum les épiphytes, les résidus de sable, de débris végétaux ou d'animaux. Ils ont été ensuite placés dans des bassins d'acclimatation sous conditions contrôlées de lumière (intensité lumineuse à $150 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, cycle de photopériode J : N 15 : 9) et de température (15°C) pendant une semaine. Les bassins ont été enrichis journalièrement en nitrates ($8 \mu\text{mol.L}^{-1}$) et phosphates ($1,5 \mu\text{mol.L}^{-1}$).

2.3 Protocole et dispositif expérimental

Les deux espèces, *S. muticum* et *Z. marina*, ont été cultivées en mono-culture sous conditions contrôlées de laboratoire, selon les conditions de température et de pH actuelles et extrêmes attendues localement d'ici 2100 dans les eaux normandes (cf. 2.1. Définition du site d'étude et du plan d'échantillonnage). Au total, quatre modalités ont été testées afin d'étudier l'impact de chaque paramètre, ainsi que leur effet combiné, sur les réponses physiologiques des deux espèces (Figure 31) :

- **Modalité 1 (T pH)** : incubation à la température et au pH *in situ* actuels ($T = 15^\circ\text{C} | \text{pH} = 8,2$).
- **Modalité 2 (T pH-)** : incubation à la température *in situ* actuelle et au futur pH ($T = 15^\circ\text{C} | \text{pH} = 7,6$).
- **Modalité 3 (T+ pH)** : incubation à la température future et au pH *in situ* actuel ($T = 19^\circ\text{C} | \text{pH} = 8,2$).
- **Modalité 4 (T+ pH-)** : incubation à la température et au pH futurs ($T = 19^\circ\text{C} | \text{pH} = 7,6$).

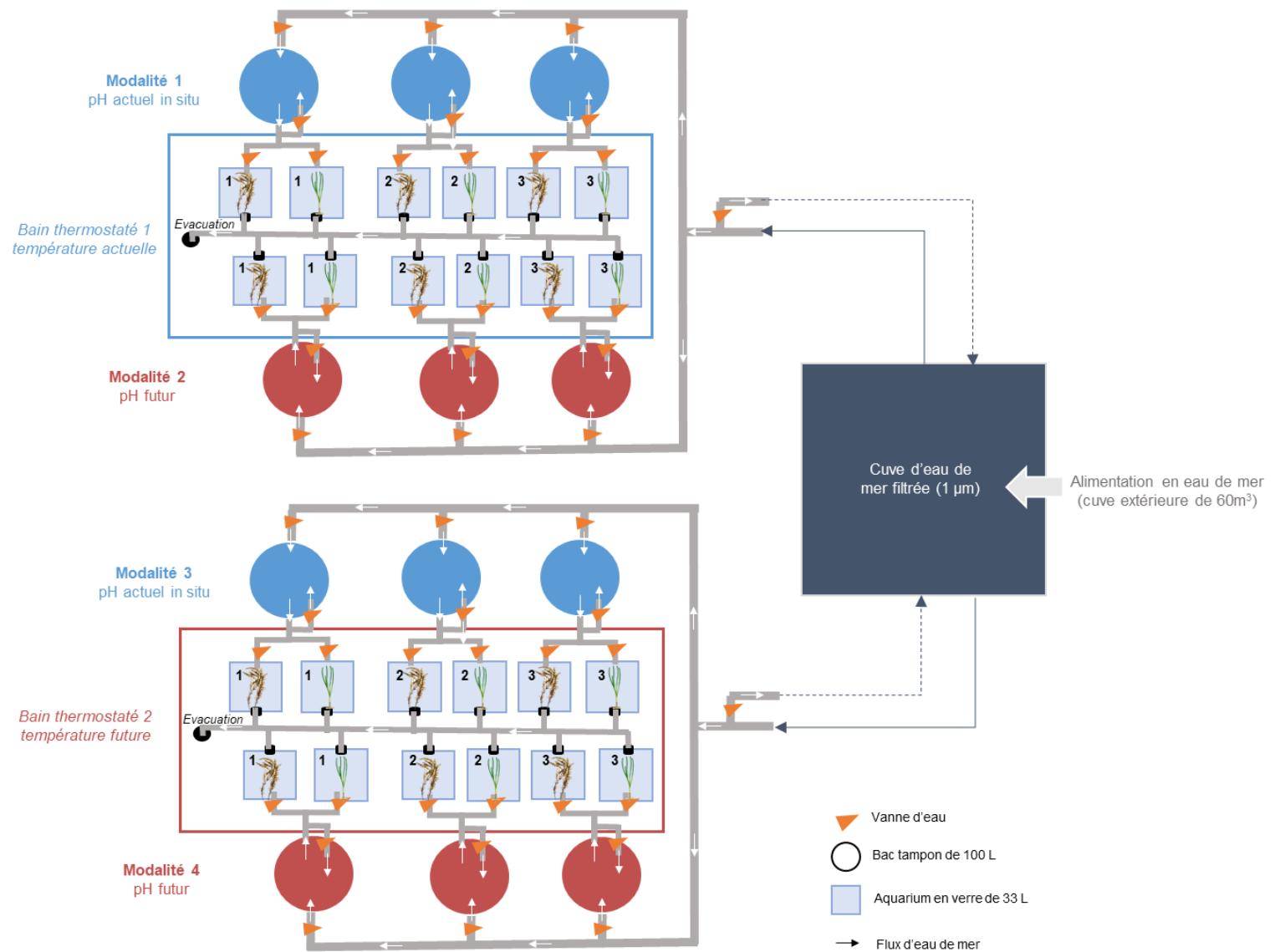


Figure 31. Schéma du dispositif expérimental développé

Chacune des conditions testées a été répliquée trois fois ($n = 3$) afin d'augmenter la significativité des résultats. Les aquariums de 33 L ont été alimentés en eau de mer filtrée (1 μm) en circuit ouvert. La régulation de la température et du pH a été réalisée automatiquement dans des bacs tampon de 100 L en amont des aquariums, au moyen de deux systèmes IKS (Aquastar). Cette régulation a été mise en place de manière à ce que l'évolution journalière du pH soit la même entre les conditions de pH actuelles et les conditions futures. Chaque réplicat a été alimenté par un bac tampon particulier afin de créer des réplicats indépendants. Les bacs tampons ont été alimentés par une cuve d'eau de mer filtrée, elle-même alimentée en continu par une cuve de 60 m^3 localisée à l'extérieur du bâtiment et régulièrement remplie d'eau de mer issue du milieu. Une irradiance de 150 $\mu\text{mol de photons.m}^{-2}.s^{-1}$ et un cycle J : N 15 : 9 ont été appliqués (Moreno-Marín, Brun et Pedersen 2018 ; Yan *et al.*, 2021). Une pompe de brassage a été installée dans chaque aquarium afin de permettre une bonne oxygénation de l'eau.



Figure 32. Photographie d'une partie du design expérimental développé

Après la période d'acclimatation, chaque plant de zostère ou de sargasse a été placé dans un aquarium individuel (Figure 31). Les différentes modalités ont été appliquées graduellement sur une période de 72 heures afin de limiter le stress associé aux modifications des conditions du milieu d'incubation. À l'issue de ces 72 heures, l'expérimentation a débuté pour une période de 28 jours.

Les capacités photosynthétiques de chaque individu ont été mesurées au moyen de la fluorimétrie PAM (Diving-PAM II) en début d'expérimentation puis tous les 7 jours. Le rendement quantique maximal F_v/F_m a été estimé à la fin de la phase nocturne du cycle de photopériode, à l'obscurité. Puis, des RLC ont été acquises après 4-5 heures d'acclimatation à la lumière, afin de déterminer le taux de transport relatif des électrons maximal (rETRmax), la pente aux faibles éclairements (α) et l'intensité minimale saturante (E_k) de chaque individu.

La croissance des deux espèces a été suivie selon des protocoles différents :

- Pour les **sargasses**, un suivi biométrique et les poids humides ont été évalués en début d'expérimentation puis tous les 7 jours. Le suivi biométrique a consisté à déterminer le nombre et la longueur de branches primaires et secondaires de chaque individu (Yoshida *et al.*, 2015). Les taux de croissance ont été déterminés à partir des masses humides.
- Pour les **zostères**, la croissance a été estimée à partir de l'elongation et la production de nouvelles feuilles (Palacios et Zimmermann, 2007). Un suivi biométrique a ainsi été réalisé en début d'expérimentation puis tous les 7 jours, et a consisté à déterminer la longueur et la largeur des feuilles de chaque plant ainsi qu'à compter le nombre de feuilles vivantes et sénescentes. La surface foliaire totale de chaque plant a été

estimée en sommant la surface foliaire (largeur x longueur) de chaque feuille. Puis le taux de croissance a été calculé en normalisant la surface foliaire nouvellement créée par l'intervalle de temps entre les deux suivis et la surface foliaire totale initiale. Le plastochrone, correspondant au temps nécessaire à la production d'une nouvelle feuille, a également été évalué à l'issue des 28 jours d'expérimentation en divisant la durée de l'expérimentation par le nombre total de feuilles nouvellement produites à l'issue de cette période.

Les paramètres physico-chimiques des milieux d'incubation (pH, température, oxygène, salinité) ont été contrôlés régulièrement, afin de s'assurer de la stabilité du milieu. Les épiphytes qui se développaient dans les aquariums et sur les individus en culture ont été régulièrement retirés lorsque cela était possible sans détériorer les thalles/feuilles.

2.4 Analyses statistiques

Des analyses statistiques ont été réalisées à un niveau de confiance de 95 % pour comparer les différentes variables (*i.e.* paramètres photosynthétiques, taux de croissance, nombre et longueur de branches produites pour *S. muticum*, nombre de feuilles produites et mortes et plastochrone pour *Z. marina*) en fonction du temps et des modalités de température et de pH. Des tests de Shapiro-Wilks et de Levene ont été dans un premier temps appliqués pour tester la normalité et l'homoscédasticité des différentes variables. Les distributions de l'ensemble des variables étant normales et les variances étant homogènes, des analyses de variance (ANOVA) à un facteur (temps) ou deux facteurs (température x pH) ont été effectuées. Lorsque des différences significatives ont été détectées par les ANOVA, des tests *post hoc* Turkey HSD (Honestly Significant Difference) ont été utilisés pour identifier ces différences. Ces tests statistiques ont été réalisés au moyen du logiciel Statistica 14.0.1.25 (TIBCO).

3. Résultats

Une forte variabilité inter-individus a été observée au cours de l'expérimentation en termes de taux de croissance ainsi que de nombre et de longueur de nouvelles branches/feuilles créées (Figure 33 à Figure 36). Bien qu'une attention ait été portée sur la sélection d'individus morphologiquement similaires, ces différences de réponse peuvent résulter de leurs propriétés biologiques spécifiques (*e.g.* stade de développement, histoire biologique). Les individus ne présentaient pas une taille ni un nombre de branches/feuilles parfaitement identiques, impliquant potentiellement des stades de développement et des taux de croissance différents. Les plus petits individus de *S. muticum* (31 – 35 cm) sont en effet ceux qui ont montré les plus forts taux de croissance et le plus grand nombre de branches produites. Par ailleurs, il a été choisi pour *Z. marina* de conserver le système racinaire intact dans le sédiment d'origine tout au long de l'expérimentation, afin de limiter le stress lié au prélèvement. L'état initial et la dimension de ce système racinaire n'était pas connu à T0.

3.1. Sargasses

Croissance

Une forte croissance des sargasses a été observée au cours des deux premières semaines d'expérimentation (T0-T14), les taux de croissance atteignant $4,6 \pm 0,4$, $3,7 \pm 1,4$, $3,4 \pm 3,2$ et $5,1 \pm 1,8$ % MH.j⁻¹ pour les modalités T pH, T pH-, T+ pH et T+ pH- respectivement (Figure 33a). Cette croissance s'est traduite par une production de nouvelles branches (25 ± 16 , 56 ± 40 , 40 ± 41 et 23 ± 20 pour les modalités T pH, T pH-, T+ pH et T+ pH- respectivement ; Figure 33b) et par une élévation des branches ($624,5 \pm 163,8$, $487,3 \pm 275,4$, $365,6 \pm 195,1$ et $361,4 \pm 142,3$ cm pour les modalités T pH, T pH-, T+ pH et T+ pH- respectivement ; Figure 33c). Les nouvelles branches produites étaient majoritairement des branches secondaires (à $90 \pm 5,6$ %), qui représentaient plus de 95 % de la longueur totale de thalles produits.

La semaine suivante (T14 à T21), un ralentissement de la croissance a eu lieu : les taux de croissance ainsi que le nombre et la longueur de branches nouvellement produites sont restés relativement constants (ANOVA, $p > 0,05$).

De T21 à T28, plusieurs individus ont perdu une partie de leurs branches secondaires. Ce phénomène a été particulièrement marqué pour les sargasses incubées sous conditions de température élevée (T+ pH et T+ pH- ;

Figure 33b). Cette fragmentation des branches secondaires explique la diminution des taux de croissance pour les modalités T pH ($2,6 \pm 1,4 \text{ \%}\cdot\text{j}^{-1}$) et T+ pH- ($4,0 \pm 2,0 \text{ \%}\cdot\text{j}^{-1}$), même si ces différences ne sont statistiquement pas significatives (Figure 33a ; ANOVA, $p > 0,05$). Les taux de croissance des modalités T pH- et T+ pH se sont maintenus à $4,7 \pm 2,3 \text{ \%}\cdot\text{j}^{-1}$ et $4,0 \pm 3,4 \text{ \%}\cdot\text{j}^{-1}$ respectivement. La longueur de branches produites n'a pas non plus évolué depuis T14 (Figure 33c ; ANOVA, $p > 0,05$).

Les analyses statistiques menées sur les taux de croissance, le nombre de branches créées et la longueur de branches produites indiquent que ces paramètres étaient globalement similaires entre les quatre modalités à chaque pas de temps (Tableau 17 ; ANOVA, $p > 0,05$). La seule différence significative a été observée en fin d'expérimentation (T28) pour le nombre de nouvelles branches créées entre les modalités T+ pH- (0,7 ± 3,5) et T pH (33 ± 7 ; Tukey HSD, $p < 0,05$). Ce résultat s'explique par le fait qu'à T28, la fragmentation des sargasses était plus prononcée sous conditions de température élevée, et en particulier sous conditions de pH acidifié.

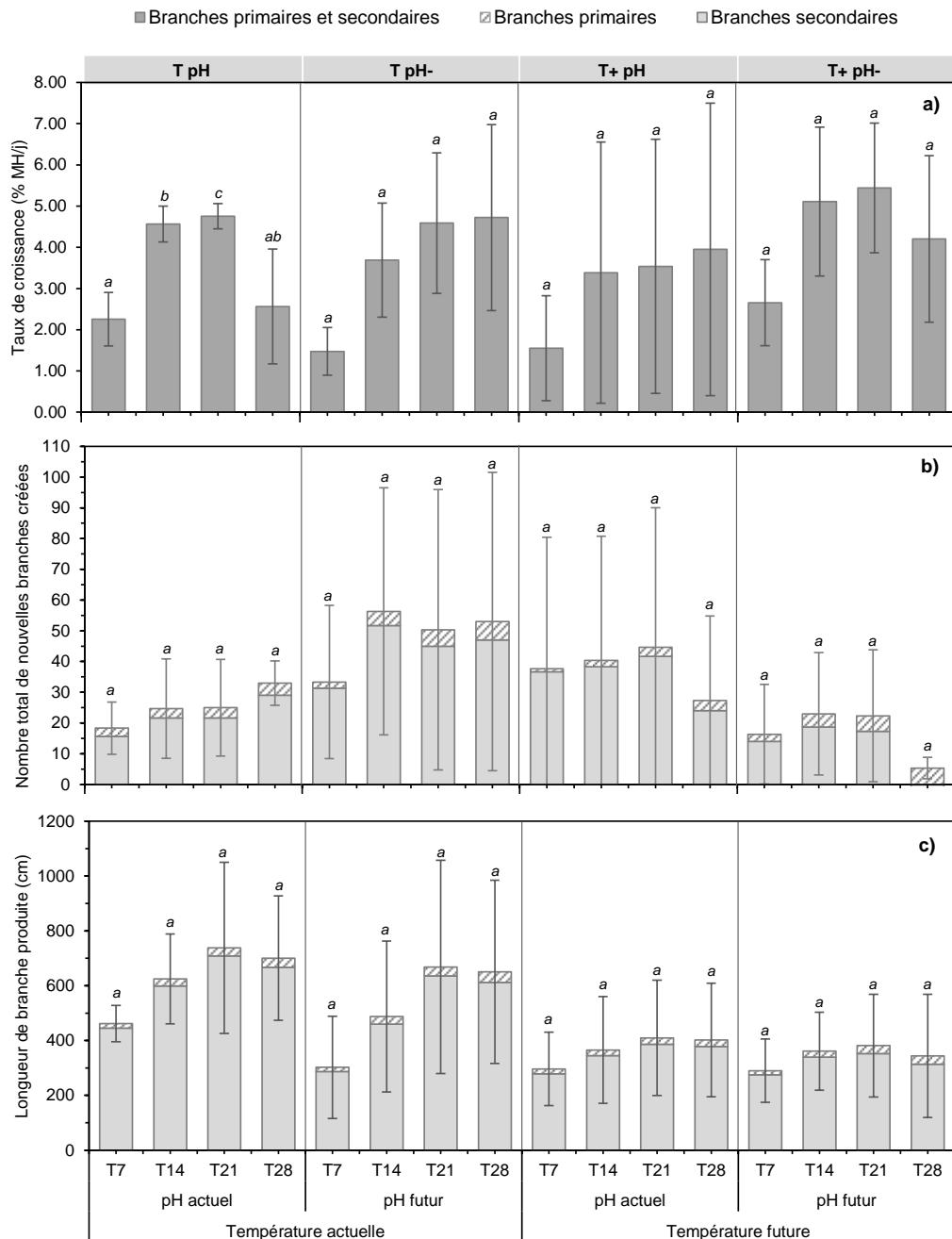


Figure 33. Evolution du taux de croissance (a), du nombre de nouvelles branches (b) et de la longueur des branches produites pour les sargasses incubées selon quatre modalités de température et de pH au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n = 3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés. Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre sont significativement similaires (test de Tukey HSD ; $p > 0,05$).

Tableau 17. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH ; $\alpha=0,05$) sur le taux de croissance (% MH.j⁻¹) des sargasses, le nombre et la longueur de nouvelles branches produites à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours). Les effets significatifs sont indiqués en rouge ($p < 0,05$).

Paramètre	Facteur de variation	Degré de liberté	Carré moyen (MS)	F _{3,6}	p-value
Taux de croissance (% MH.j ⁻¹)	Température	1	0,57	0,10	0,765
	pH	1	4,35	0,73	0,416
	Température x pH	1	2,72	0,46	0,517
	Error	8	5,93		
Nombre de branches produites	Température	1	2523	3,18	0,112
	pH	1	33	0,04	0,843
	Température x pH	1	1633	2,06	0,049
	Error	8	793		
Longueur de branches produites	Température	1	274640	4,28	0,072
	pH	1	8716	0,14	0,722
	Température x pH	1	46	0,00	0,979
	Error	8	64097		

Capacités photosynthétiques

Le rendement quantique maximal (Fv/Fm), initialement à $0,710 \pm 0,027$ (Figure 34 a), a diminué dès la première semaine d'expérimentation et atteignait en moyenne $0,545 \pm 0,046$ à l'issue des 28 jours d'incubation pour l'ensemble des quatre modalités (Annexe 3 ; Tukey HSD, $p < 0,05$).

Le taux de transport d'électrons maximum rETRmax est resté relativement constant au cours de l'expérimentation ($40,1 \pm 6,3$ $\mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Figure 34 b). Une diminution significative a été néanmoins mise en évidence pour la modalité T pH- entre les temps T14 ($44,5 \pm 4,5$ $\mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et T28 ($33,2 \pm 3,7$ $\mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) ainsi qu'une augmentation significative pour la modalité T+ pH entre T0 ($37,3 \pm 2,4$ $\mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et T14 ($48,2 \pm 1,8$ $\mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Annexe 3 ; Tukey HSD, $p < 0,05$).

La pente α s'est maintenue à une valeur moyenne de $0,488 \pm 0,072$ pour les quatre modalités au cours des 28 jours d'expérimentation (Figure 34 c).

L'intensité minimale de saturation (Ek) est restée constante sur les 28 jours d'expérimentation pour les modalités T pH et T+ pH- ($85,5 \pm 14,8$ $\mu\text{mol de photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Annexe 3 ; ANOVA, $p > 0,05$). Une augmentation significative des Ek a été mise en évidence pour les modalités T pH- et T+ pH de T0 ($62,6 \pm 11,6$ $\mu\text{mol de photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à T21 ($95,3 \pm 12,6$ $\mu\text{mol de photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

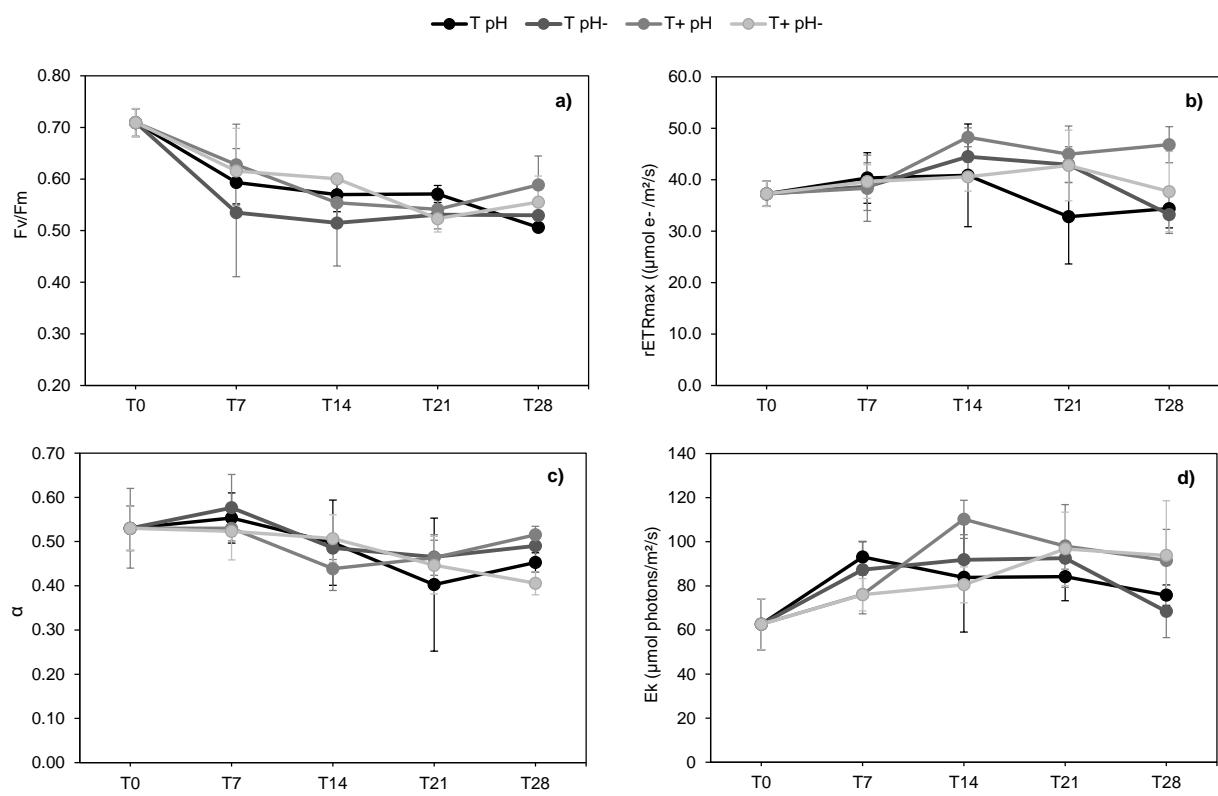


Figure 34. Evolution temporelle du rendement quantique maximal (a), du taux de transport relatif maximum des électrons (b), de la pente aux faibles éclairages (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) pour les quatre modalités de température et de pH testées au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n=3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés.

Aucune différence significative de capacités photosynthétiques n'a été mise en évidence entre les quatre modalités de T0 à T21 (ANOVA, $p > 0,05$). À l'issue des 28 jours d'expérimentation, les analyses statistiques ont mis en évidence un effet positif de l'augmentation de la température sur le Fv/Fm et rETRmax des sargasses, qui atteignaient en moyenne $0,572 \pm 0,051$ et $42,2 \pm 7,4 \mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les modalités T+ pH et T+ pH- contre $0,518 \pm 0,020$ et $33,8 \pm 3,4 \mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les modalités T pH et T pH- (Tableau 18).

Tableau 18. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH; $\alpha=0,05$) sur les paramètres photosynthétiques (Fv/Fm, rETRmax, α et Ek) des sargasses à l'issue des 28 jours d'incubation. Les effets significatifs sont indiqués en rouge ($p < 0,05$).

Paramètre	Facteur variation	de	Degré de liberté	Carré moyen (MS)	F _{4,5}	p-value
Fv/Fm	Température		1	0,00875	5,60	0,046
	pH		1	0,00007	0,05	0,832
	Température x pH		1	0,00241	1,54	0,250
	Error		12	0,00156		
rETRmax ($\mu\text{mol electrons.m}^{-2}.s^{-1}$) ¹⁾	Température		1	213,8	8,49	0,019
	pH		1	79,1	3,14	0,114
	Température x pH		1	47,7	1,89	0,206
	Error		12	25,2		
α	Température		1	0,00036	0,31	0,594
	pH		1	0,00393	3,35	0,105
	Température x pH		1	0,00221	2,84	0,106
	Error		12	0,00117		
Ek ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.s^{-1}$)	Température		1	1268,3	5,18	0,052
	pH		1	19,4	0,08	0,785
	Température x pH		1	69,2	0,28	0,609
	Error		12	244,7		

3.2. Zostères

Taux de croissance

Le taux de croissance des zostères marines a significativement augmenté pour la modalité T pH- au cours des 28 jours d'incubation (ANOVA, $p > 0,05$; Figure 35), atteignant $2,1 \pm 0,5 \%.j^{-1}$ à T7 puis $6,3 \pm 0,8 \%.j^{-1}$ à T28. Pour les trois autres modalités, une tendance à l'augmentation a également été observée mais aucune différence significative n'a été mise en évidence statistiquement entre T7 et T28, dû à la variabilité inter-individus. Sur les 28 jours d'expérimentation, les taux de croissance étaient de $7,9 \pm 3,9 \%.j^{-1}$, $7,3 \pm 4,7 \%.j^{-1}$ et $13,9 \pm 1,4 \%.j^{-1}$ pour les modalités T pH, T+ pH et T+ pH- respectivement.

Les analyses statistiques menées sur les taux de croissance indiquent un effet significatif de l'augmentation de la température combinée à la diminution du pH à chaque pas de temps (Tableau 19 ; ANOVA, $p > 0,05$) : les taux de croissance des zostères de la modalité T+ pH- ($13,9 \pm 1,4 \%.j^{-1}$) étaient significativement supérieurs à ceux des trois autres modalités ($7,2 \pm 3,2 \%.j^{-1}$) à l'issue des 28 jours d'expérimentation. À l'inverse, la température et le pH seuls n'ont pas eu d'effet significatif sur les taux de croissance (ANOVA, $p < 0,05$).

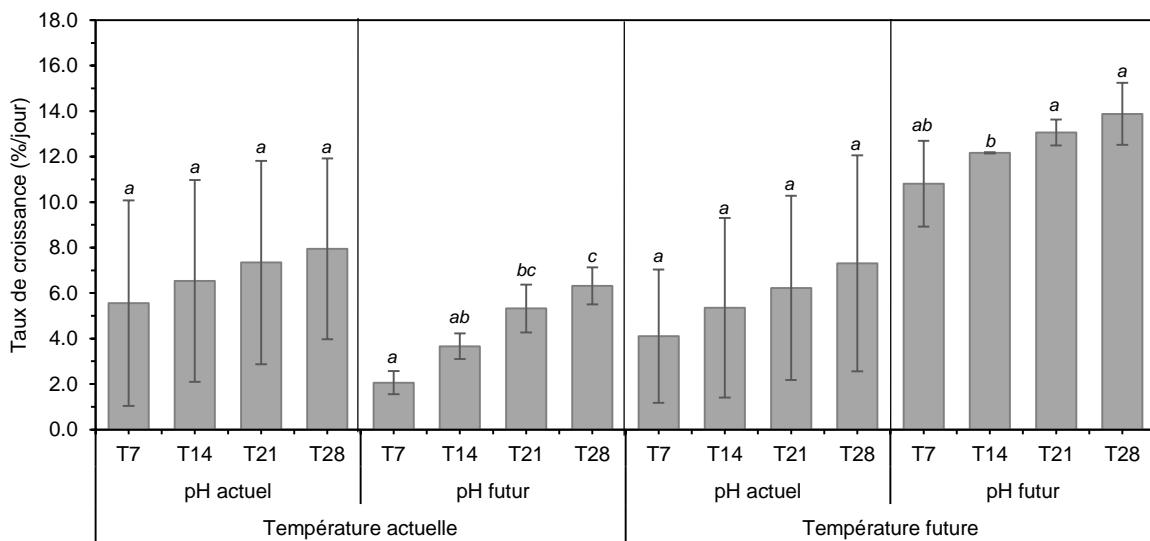


Figure 35. Evolution temporelle du taux de croissance des zostères ($\% \cdot j^{-1}$) incubées selon quatre modalités de température et de pH au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n=3$ valeurs. Les barres verticales sont les écarts-types associés. Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre sont significativement similaires (test de Tukey HSD; $p > 0,05$; $n=3$).

Tableau 19. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH; $\alpha=0,05$) sur le taux de croissance ($\% \cdot j^{-1}$) des zostères à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours). Les effets significatifs sont indiqués en rouge.

Temps	Facteur de variation	Degré de liberté	Carré moyen (MS)	$F_{3,6}$	p-value
T7	Température	1	40,38	4,95	0,057
	pH	1	7,53	0,92	0,365
	Température x pH	1	77,30	9,48	0,015
	Error	8	8,16		
T14	Température	1	40,15	4,52	0,066
	pH	1	11,68	1,31	0,285
	Température x pH	1	70,38	7,92	0,023
	Error	8	8,89		
T21	Température	1	32,84	3,48	0,099
	pH	1	17,36	1,84	0,212
	Température x pH	1	58,77	6,22	0,037
	Error	8	9,45		
T28	Température	1	35,85	3,51	0,098
	pH	1	18,35	1,80	0,217
	Température x pH	1	50,38	4,94	0,047
	Error	8	10,21		

Développement foliaire et mortalité

En plus de l'augmentation de la surface des feuilles de zostères existantes, la production de nouvelles feuilles a été observée pour l'ensemble des modalités tout au long de l'expérimentation (Figure 36a). Le nombre de feuilles

produites tous les 7 jours était variable pour chaque modalité et aucune tendance d'évolution temporelle n'a été mise en évidence (ANOVA $p > 0,05$). À l'issue des 28 jours d'expérimentation, le nombre de feuilles produites par les zostères incubées selon les modalités T pH, T pH-, T+ pH et T+ pH- atteignait $5,0 \pm 1,7$, $6,0 \pm 2,0$, $8,7 \pm 0,6$ et $8,3 \pm 3,2$ respectivement. Les plastochnones associés s'élevaient respectivement à $6,0 \pm 1,7$, $5,1 \pm 1,8$, $3,2 \pm 0,2$ et $3,7 \pm 1,2$ jours (Figure 36b).

Un effet significatif de la température a été mis en évidence sur le nombre de nouvelles feuilles produites et le plastochrone (Tableau 20 ; ANOVA $p > 0,05$) : les conditions de températures futures favorisant le développement de nouvelles feuilles en comparaison des conditions de températures actuelles. En particulier, les zostères cultivées selon la modalité T pH ont produit significativement moins de feuilles et avaient un plastochrone plus long que les zostères incubées selon la modalité T+ pH (Figure 36b ; Tukey HSD, $p < 0,05$).

La sénescence des feuilles était plus lente que la production de nouvelles feuilles au cours de l'expérimentation et variable entre les différents plants de zostères. À l'issue des 28 jours d'incubation, le nombre de feuilles mortes a été estimé à $3,0 \pm 1,0$, $2,0 \pm 1,0$, $3,0 \pm 1,0$ et $1,3 \pm 0,6$ pour les modalités T pH, T pH-, T+ pH et T+ pH- respectivement (Figure 36c). Les analyses statistiques ont révélé un effet du pH sur le nombre de feuilles mortes, le pH acidifié futur atténuant le phénomène de sénescence en comparaison du pH actuel quelle que soit la température appliquée (Tableau 20; ANOVA $p > 0,05$).

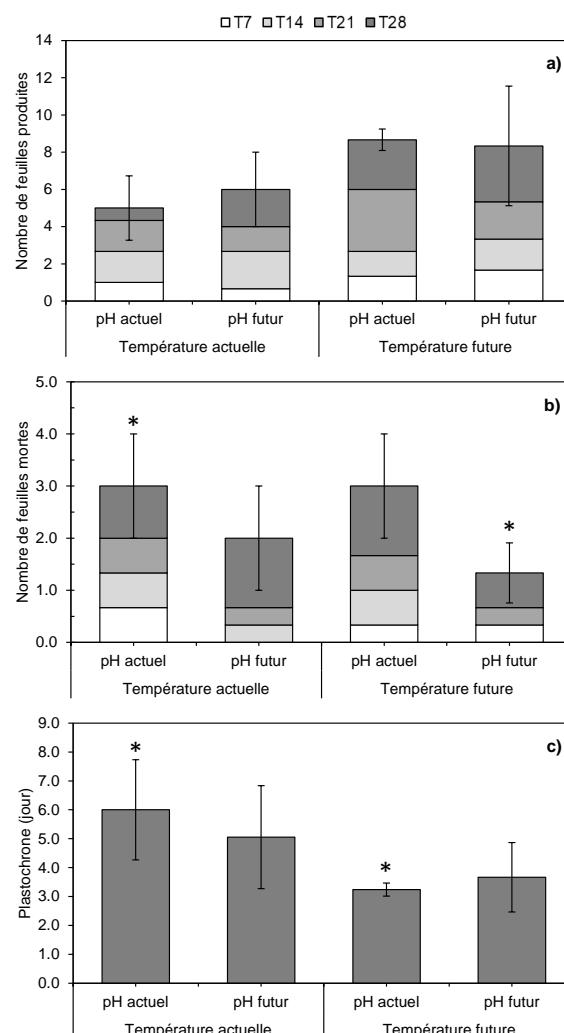


Figure 36. Nombre de nouvelles feuilles produites (a), nombre de feuilles mortes (b) et plastochrone (c) estimés à l'issue des 28 jours d'expérimentation pour les zostères incubées selon quatre modalités de température et de pH. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur 3 valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés. Les différences significatives (test de Tukey HSD ; $p < 0,05$; $n=3$) ont été signalées par un astérisque.

Tableau 20. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH ; $\alpha=0,05$) sur le nombre de feuilles produites, le plastochrone (jours) et le nombre de feuilles mortes estimés pour les zostères à l'issue des 28 jours d'expérimentation. Les effets significatifs sont indiqués en rouge ($p < 0,05$).

Paramètres	Facteur de variation	Degré de liberté	Carré moyen (MS)	F _{3,6}	p-value
Nombre de feuilles produites	Température	1	27,00	6,11	0,039
	pH	1	0,33	0,08	0,790
	Température x pH	1	1,33	0,30	0,598
	Error	8	4,42		
Plastochrone (jours)	Température	1	12,91	6,73	0,032
	pH	1	0,20	0,11	0,754
	Température x pH	1	1,41	0,73	0,416
	Error	8	1,92		
Nombre de feuilles mortes	Température	1	0,33	0,40	0,545
	pH	1	5,33	6,40	0,035
	Température x pH	1	0,33	0,40	0,545
	Error	8	0,83		

3.2.1. Capacités photosynthétiques

Le rendement quantique maximal (F_v/F_m ; Figure 37a), initialement à $0,785 \pm 0,011$ s'est maintenu à $0,753 \pm 0,029$ sur les 28 jours d'expérimentation pour l'ensemble des modalités (Annexe 4; ANOVA $p > 0,05$). De la même manière la pente aux faibles éclairements α (Figure 37b), s'élevant à $0,580 \pm 0,050$ en début d'expérimentation, n'a pas montré d'évolution significative au cours du temps (Annexe 4; ANOVA $p > 0,05$), atteignant en moyenne $0,682 \pm 0,112$ de T7 à T28. Le taux de transport d'électrons maximum rETRmax (Figure 37c) a augmenté de T0 à T28 pour l'ensemble des modalités excepté T+ pH- (Annexe 4; Tukey HSD $p < 0,05$), passant de $29,3 \pm 2,3 \mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $49,1 \pm 3,5$ pour la modalité T pH, à $44,5 \pm 9,3 \mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour la modalité T pH- et à $45,5 \pm 3,6 \mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour la modalité T+ pH. Seules les zostères incubées selon la modalité T+ pH- ont conservé un rETRmax constant jusqu'à la fin de l'expérimentation ($36,0 \pm 11,1 \mu\text{mol d'électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Annexe 4; ANOVA $p > 0,05$). L'intensité minimale de saturation E_k , initialement de $55,2 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Figure 37d), a globalement diminué jusqu'à T21 atteignant des valeurs comprises entre $23,5 \pm 10,9$ et $29,3 \pm 15,3 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour l'ensemble des modalités (Annexe 4; Tukey HSD $p < 0,05$). De T21 à T28, une augmentation significative des E_k a ensuite été relevée pour les quatre modalités (Annexe 4; Tukey HSD $p < 0,05$), les valeurs de E_k atteignant respectivement $88,0 \pm 7,8$, $68,6 \pm 13,3$, $73,7 \pm 9,1$ et $59,4 \pm 12,4 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les modalités T pH, T pH-, T+ pH et T+ pH-.

Aucune différence significative de F_v/F_m , de rETRmax et de α n'a été mise en évidence entre les quatre modalités au cours de l'expérimentation de 28 jours (ANOVA, $p > 0,05$). De la même manière, les zostères de l'ensemble des modalités ont présenté des E_k significativement similaires de T0 à T21 (ANOVA, $p > 0,05$). Néanmoins, en fin d'expérimentation à T28, un effet des deux paramètres combinés a été mis en évidence sur ce paramètre (Tableau 21; ANOVA, $p < 0,05$) : l' E_k des zostères cultivées aux conditions de température et de pH actuels était significativement supérieur à celui des zostères incubées aux conditions de température et de pH futurs (Tukey HSD, $p < 0,05$).

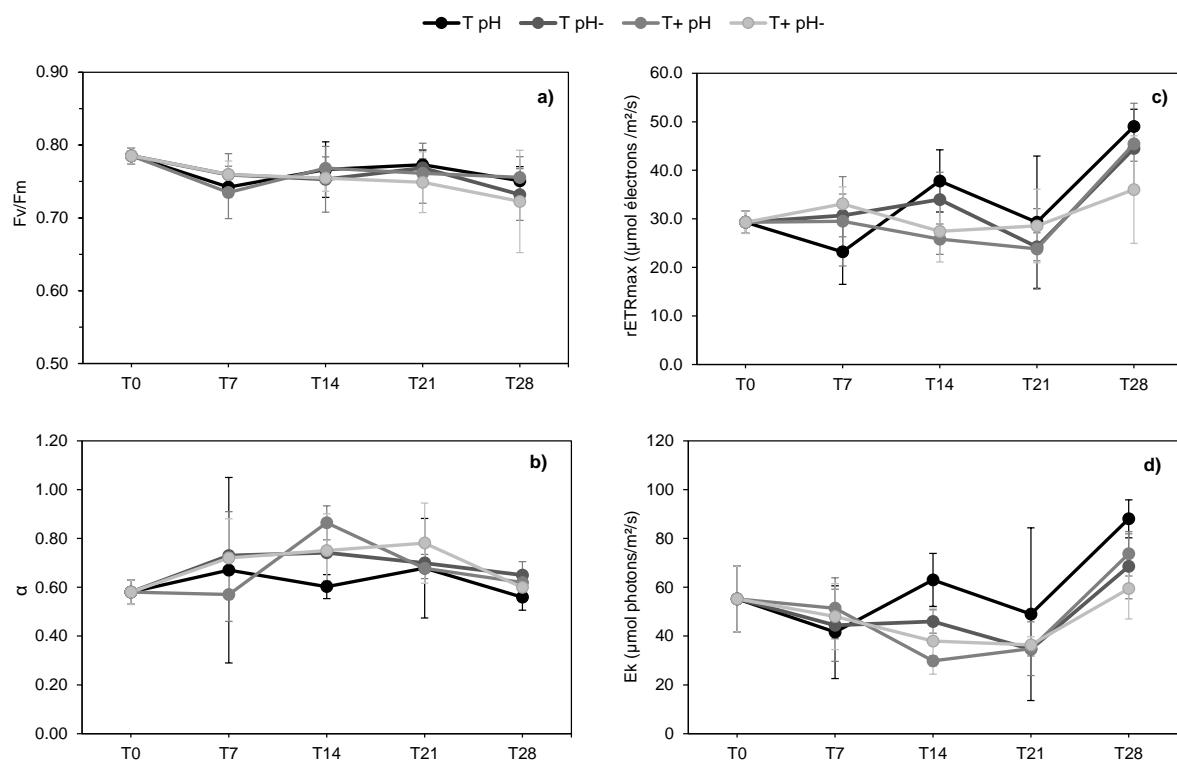


Figure 37. Evolution temporelle du rendement quantique maximal (a), de la pente aux faibles éclairements (b), du taux de transport relatif maximum des électrons (c) et de l'intensité lumineuse saturante minimale (d) pour les quatre modalités de température et de pH testées au cours de l'expérimentation de 28 jours. Les valeurs indiquées sont les moyennes estimées sur $n = 3$ valeurs. Les barres verticales sont les écart-types associés.

Tableau 21. Résultats de l'ANOVA à deux facteurs (température x pH ; $\alpha = 0,05$) sur l'intensité minimale saturante ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) des zostères à l'issue des 28 jours d'expérimentation. Les effets significatifs sont indiqués en rouge.

Temps	Facteur de variation	Degré de liberté	Carré moyen (MS)	$F_{1,8}$	p-value
T28	Température	1	413,46	3,48	0,099
	pH	1	20,33	0,17	0,690
	Température x pH	1	855,66	7,20	0,028
	Error	8	118,78		

4. Discussion

Le réchauffement et l'acidification des océans à l'échelle mondiale est susceptible d'impacter les macrophytes marines, particulièrement sensibles aux variations physico-chimiques du milieu, et notamment, aux variations de température et de pH (Coma et al. 2009 ; Marbà et Duarte, 2010). Chaque espèce possédant des capacités de résilience spécifiques à ces nouvelles conditions environnementales, une modification des communautés de macrophytes est attendue au cours des prochaines décennies (Gallon *et al.*, 2014 ; Wernberg *et al.*, 2016 ; Cavanaugh *et al.*, 2019). Afin de caractériser la résilience à court-terme de *S. muticum* et *Z. marina* au réchauffement et à l'acidification de l'eau de mer à des niveaux attendus d'ici 2100 dans les eaux normandes, les deux espèces ont été cultivées en mono-culture selon des modalités de température et de pH correspondant aux conditions printanières actuelles (15 °C et 8,2 respectivement) et futures (19 °C et 7,6 respectivement).

4.1. Réponses physiologiques de *Sargassum muticum*

La croissance de *Sargassum muticum* a été favorisée pour l'ensemble des conditions de température et de pH testées dans notre expérimentation jusqu'au 21^{ème} jour d'incubation. Cette croissance s'est traduite par le développement de nouvelles branches primaires et secondaires, par leur élongation et par une prise de biomasse. Par ailleurs, *S. muticum* a maintenu, quels que soient la température ou le pH appliqués, un bon état physiologique ainsi que des capacités photosynthétiques maximales et des intensités minimales de saturation relativement constantes au cours de l'expérimentation. La présente étude n'a donc pas mis en évidence d'impact de l'augmentation de la température et de l'acidification du milieu sur la physiologie de *S. muticum*. Cette espèce, en cohérence avec son caractère invasif, est en effet connue pour sa capacité à s'adapter à de fortes variations de température (7 à 30 °C) (Belsher et Pommellec, 1988 ; Hale et Fletcher 1990 ; Yoshida *et al.*, 2015 ; Ito *et al.*, 2021). La majorité des études documentent une température optimale de croissance supérieure à 19,5 °C et proche de 25 °C (Hale et Fletcher 1989 ; Ito *et al.*, 2021), tandis que d'autres ne mettent en évidence aucun effet significatif de la température sur une plage de valeurs allant de 10 à 30 °C (Yuan *et al.*, 2014 ; Yoshida *et al.*, 2015). D'autre part, un effet positif de l'acidification de l'eau de mer, à des niveaux similaires à ceux testés dans notre expérimentation, a été rapporté sur la croissance de plusieurs espèces de sargasses, dont *S. muticum* (Xu *et al.*, 2017 ; Yan *et al.*, 2024), *S. fusiforme* (Wen et Zou 2021), *S. vulgare* (Kumar *et al.*, 2017) ou encore *S. horneri* (Wu *et al.*, 2019). À de forts niveaux de CO₂ dans l'eau de mer, ces espèces n'utiliseraient pas leurs mécanismes de concentration en carbone (CCM), ce qui leur permettrait de réallouer l'énergie ainsi économisée aux processus de croissance (Stiger-Pouvreau *et al.*, 2023). Mais de manière générale, il est admis que les macroalgues ne seraient pas limitées par le CO₂ en milieu marin, car 80-90 % du carbone inorganique dissous absorbé proviendrait de la déshydratation de l'ion bicarbonate (HCO₃⁻), qui est la forme dominante du carbone dissous dans le milieu (Beer, 1996 ; Zeebe et Wolf-Gladrow 2001). Néanmoins, à des niveaux d'acidification plus extrêmes (pH < 6,7), un effet négatif a été mis en évidence sur la physiologie de différentes espèces de sargasses (Kumar *et al.*, 2017 ; Buit *et al.*, 2018). Une inhibition de la croissance en réponse à des conditions de pH faibles combinées à des températures élevées a été documentée pour des populations de *S. linearifolium* et *S. podacanthum*, en Australie (Bui *et al.*, 2018). Les scénarios de température et de pH futurs testés étaient particulièrement sévères (26-27 °C et 5,5-6,5 respectivement) en comparaison à nos conditions expérimentales (actuelles et futures). Enfin, Kumar *et al.* (2017) mettent en évidence un stress physiologique et des dommages oxydatifs pour une population de *S. vulgare*, initialement adaptée à un pH *in situ* de 8,2, transplantée dans un milieu naturellement acidifié (pH de 6,7).

Au cours de la dernière semaine d'expérimentation, les branches secondaires de la majorité des individus se sont détachées des branches primaires. Il s'agit d'un phénomène saisonnier communément observé à la fin d'été ou au début de l'automne, et qui permet aux frondes fertiles de se disperser sur de longues distances (Deysher et Norton, 1981). Un examen approfondi des thalles de sargasses a en effet permis d'identifier la présence de cellules de reproduction, appelées réceptacles (Figure 38).

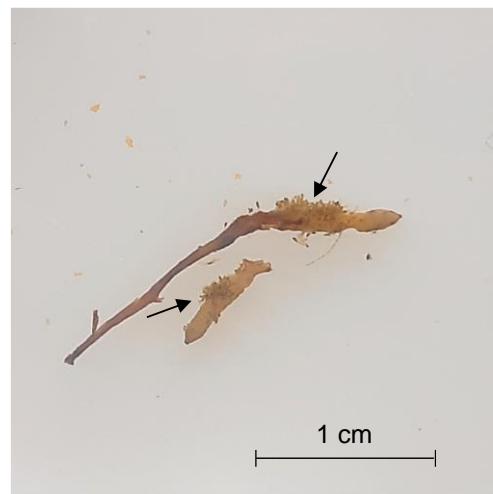


Figure 38. Réceptacles d'un thalle de *S. muticum* photographié à l'issue des 28 jours d'incubation dans un des aquariums simulant la modalité T+ pH. Les flèches noires indiquent la présence d'embryons à la surface des réceptacles.

La fécondation des gamètes femelles a lieu sur ces réceptacles (Fletcher et Fletcher, 1975). Les gamètes fécondés y restent pendant 24-48 h, le temps du développement des premiers stades cellulaires. Puis les embryons se détachent et se fixent sur un substrat (Fletcher, 1980). L'analyse de ces réceptacles a montré que l'extrusion des gamètes et le recrutement des embryons étaient déjà bien avancés au 28^{ème} jour de l'expérimentation, et que certains embryons possédaient des rhizoïdes. Ces rhizoïdes apparaissent généralement 3-7 jours après la fertilisation, et permettent la fixation de l'embryon à un substrat (Fletcher, 1980 ; Bouchemousse, 2010). Ce phénomène était particulièrement prononcé pour les individus incubés à la température future de 19 °C quel que soit le pH. Il a en effet été montré que la température de l'eau de mer était un facteur clé contrôlant l'émission de gamètes chez *S. muticum* (Hales et Fletcher, 1990 ; Bouchemousse, 2010). La température future appliquée dans notre expérimentation, correspondait à des températures de fin de saison dans les eaux normandes, ce qui a pu déclencher précocement les processus de reproduction des sargasses et la fragmentation des thalles. Dans ces conditions de température élevée, les sargasses présentaient de bonnes capacités photosynthétiques. Ce résultat conforte l'idée que les fragments, une fois dispersés par les courants, peuvent continuer à se développer jusqu'à la fin de la période saisonnière.

Le fait que des cellules de reproduction aient été également observées pour des individus incubés à la température actuelle, suggère que la température n'est pas le seul facteur de contrôle de ce phénomène. La fragmentation des thalles de *S. muticum* pourrait également être une réponse à un stress lié à l'épiphytisme (Strong, 2003 ; Baer et Stengel 2014). Au cours de l'expérimentation, il a été noté une augmentation de l'épiphytisme associé principalement à une algue brune filamentuse de la famille des Ectocarpaceae (*Pylaiella* ou *Ectocarpus* sp.) et d'une moindre mesure par une algue rouge du genre *Ceramium* et d'une algue verte filamentuse du genre *Ulva*. Bien qu'un travail d'élimination de ces épiphytes ait été entrepris régulièrement, il a été difficile de supprimer totalement les algues brunes filamentuses sans sectionner les thalles de sargasses. Le taux de recouvrement de ces épiphytes étaient estimés à 5-10 % les 7 premiers jours, puis à 15-20 % les 15 jours suivants et enfin 35-45 % à la fin de l'expérimentation. Dans les eaux irlandaises, il a été montré que les Ectocarpaceae en épiphyte sur les thalles de *S. muticum* limitaient la croissance de cette espèce invasive, via des phénomènes de compétition à la lumière (Strong, 2003 ; Baer et Stengel 2014). Baer et Stengel 2014 ont estimé que l'épiphytisme par *Pylaiella littoralis* réduisait de 50 % l'accès à la lumière pour *S. muticum*, causant une fragmentation prématuée des frondes. Enfin, un stress lié aux conditions de laboratoire pourrait également avoir induit cette fragmentation. Bien que les conditions naturelles aient été reproduites au mieux, avec notamment un contrôle de l'éclairage, un bullage pour reproduire l'oxygénation par l'hydrodynamisme des courants marins. Ce changement d'environnement peut induire un stress pour les macrophytes, qui passent d'un milieu naturellement ouvert à un milieu confiné. La diminution des Fv/Fm pour l'ensemble des modalités dès la première semaine d'expérimentation pourrait éventuellement traduire ce stress.

4.2. Réponses physiologiques de *Zostera marina*

Un effet synergique de l'augmentation de la température et de la diminution du pH a été mis en évidence sur le taux de croissance de *Z. marina*, et l'elongation de ses feuilles. Aucun impact négatif de ces deux paramètres n'a par ailleurs été observé sur les capacités photosynthétiques et la physiologie des plants de l'expérimentation. Nos résultats sont en accord avec les études de Yan *et al.* (2023) et (2024) qui démontrent une stimulation de la croissance (*i.e.* elongation des feuilles et augmentation de la biomasse) de *Z. marina* en réponse à des températures et niveaux de CO₂ plus élevés (25 °C et 1000 µatm respectivement) qu'en conditions actuelles *in situ* (20°C et 410 µatm respectivement).

Les zostères marines sont des organismes eurythermes, tolérants à une large gamme de températures allant de 4 à 25 °C (Philips et Backman, 1983 ; Orth et Moore, 1986 ; Nejrup et Pedersen, 2008 ; Kaldy *et al.*, 2014). Mais la température optimale de croissance de *Z. marina* est typiquement située entre 15 et 20°C (Lee *et al.*, 2007). Les deux températures testées dans la présente étude (15 °C et 19 °C) sont comprises dans cette gamme de valeurs optimales, expliquant l'absence d'effet négatif liée à la température sur la croissance et les capacités photosynthétiques des plants. Au contraire, l'augmentation de la température a significativement stimulé la production de nouvelles feuilles dans notre étude. Kaldy *et al.* (2014) démontrent également une relation linéaire entre la croissance de *Z. marina* et l'augmentation de la température de 10 à 25 °C. Des températures excédant 25 °C ont en revanche un effet délétère sur la physiologie des zostères marines, qui se traduit par une augmentation de la mortalité, une diminution de la production de nouvelles feuilles et de l'elongation des feuilles ainsi qu'une détérioration de l'efficacité photosynthétique (Greve *et al.*, 2003 ; Nejrup et Pedersen, 2008 ; Hammer *et al.*, 2018 ; Moreno-Marìn, 2018 ; Kim *et al.*, 2020). Ces fortes températures peuvent également impacter la reproduction des zostères marines, en limitant l'apparition des fleurs et la production de graines (Walker *et al.*, 2001 ; Larkum *et al.*, 2006). Au-delà de 30 °C, la température de l'eau de mer peut être létale pour *Z. marina* (Nejrup et Pedersen, 2008 ; Lee *et al.*, 2007).

Les études concernant l'impact de l'acidification de l'océan sur les herbiers marins convergent majoritairement vers un même paradigme : l'augmentation des teneurs en CO₂ de l'eau de mer stimulerait les taux de croissance et l'efficacité photosynthétique de ces macrophytes (Zimmerman *et al.*, 1997 ; Palacios et Zimmerman 2007 ; Alexandre *et al.*, 2012 ; Zimmermans *et al.*, 2017 ; Repolho *et al.*, 2017). Contrairement à la plupart des macroalgues marines, *Z. marina* est une espèce qui serait limitée par la disponibilité en carbone inorganique dissous (Zimmerman *et al.*, 1995; Beer et Koch, 1996). Les zostères marines utilisent préférentiellement le CO₂ aqueux et ont une capacité limitée à utiliser la forme dominante du carbone présente dans l'eau de mer, le bicarbonate (Beer et Koch, 1996 ; Palacios et Zimmerman, 2007). Dans notre étude, l'augmentation de CO₂ dissous dans le milieu (utilisée pour simuler les conditions de pH futur) a eu un effet positif sur la croissance de *Z. marina* soumise à une élévation de température prévue d'ici 2100 selon la tendance actuelle, ce qui pourrait traduire une limitation de la croissance des zostères par la disponibilité en CO₂ dissous dans ces conditions de température futures. Ce résultat rejoint les observations de Zimmerman *et al.* (2017), qui rapportent, en fin d'été un doublement du nombre de feuilles de zostères lorsque les concentrations en CO₂ et la température de l'eau de mer (approchant 20°C) sont les plus élevées de la saison dans l'état de Virginie, aux États-Unis. La concentration en CO₂ dissous n'a néanmoins pas été estimée dans notre expérimentation, ne permettant pas de comparer les niveaux de CO₂ à ceux documentés dans la littérature. Notre étude a également mis en évidence une diminution de la mortalité de *Z. marina* lorsque le pH diminue dans le milieu. Selon Kaldy *et al.* (2022), les milieux caractérisés par de faibles concentrations en CO₂ induisent une limitation en carbone interne chez *Z. marina*, et donc la senescence des feuilles. Dans notre expérimentation, la diminution de pH du milieu est induite par une augmentation des concentrations en CO₂ dans le milieu constituant ainsi une source de carbone supplémentaire exploitable pour les plantes marines.

4.3. Projection des réponses physiologiques au réchauffement et à l'acidification de l'eau à l'échelle de la saison

L'expérimentation de courte durée menée en fin de printemps sur les populations de *Z. marina* et *S. muticum* de Saint-Martin-de-Bréhal permet de montrer que les deux espèces ont été particulièrement résilientes aux conditions de température et de pH attendues d'ici 2100 dans les eaux littorales normandes. L'augmentation de la température du milieu et son acidification ont en effet été favorables à la croissance de *Z. marina* et n'ont pas eu d'effet négatif sur celle de *S. muticum*.

Les réponses physiologiques des espèces à l'acidification et au réchauffement de l'eau de mer sont dépendantes de la période de la saison (Longhuijt *et al.*, 2013 ; Breiter *et al.*, 2024). Au cours de la saison, la physiologie des organismes évolue en fonction du stade de développement et d'autres paramètres environnementaux importants tels que la lumière ou la concentration en nutriments dans le milieu (Yan *et al.*, 2024). En particulier, la température est un facteur qui impacte fortement la phénologie des macrophytes : elle contrôle l'émission des gamètes chez *S. muticum* (Hales et Fletcher, 1990 ; Bouchemousse, 2010) ainsi que la floraison, la maturation des graines et l'apparition des jeunes plants chez *Z. marina* (Block *et al.* 2018). En début de saison, l'augmentation de la température saisonnière aurait pour conséquence d'affaiblir la croissance des jeunes plants de *Z. marina* (Wang *et al.*, 2023) et de déclencher la floraison des plants précocement (Sawall *et al.*, 2021). À l'inverse, ce réchauffement du milieu en début de saison serait prolifique pour les premiers stades de développement de *S. muticum* (De Wreede 1978 ; Hales et Fletcher, 1990) et stimulerait les épisodes de reproduction (Fletcher et Fletcher, 1975 ; Hales et Fletcher, 1990).

En période estivale, les deux espèces pourraient être soumises à des températures supérieures à leur gamme de tolérance. Dans les eaux normandes de l'Ouest-Cotentin, la température de l'eau de mer atteindrait en moyenne $23,5 \pm 0,5$ °C aux mois de juillet-août d'ici 2100 (la moyenne saisonnière étant de $20 \pm 0,5$ °C d'après la base de données REMONOR et HYDRONOR au niveau du site de Lingreville). D'après la littérature, les deux espèces *S. muticum* et *Z. marina* ne seraient, en théorie, pas impactées négativement par ces valeurs de températures (Yoshida *et al.*, 2015 ; Nejrup et Pedersen, 2008). Néanmoins, l'analyse des séries de données collectées par le réseau REMONOR et HYDRONOR sur la côte du Ouest Cotentin indique que des températures supérieures à la moyenne saisonnière sont régulièrement atteintes en plein été, parfois sur plusieurs semaines. Ces phénomènes d'une durée supérieure à 3 semaines sont communément définies comme des vagues de chaleur. Par exemple, du 11 juillet au 30 août 2022, la température de l'eau atteignait des valeurs comprises entre 21,0 et 22,6 °C. Cela implique, qu'en 2100, ce genre d'évènement pourrait soumettre les deux espèces à des températures variant de 24,5 à 26,1°C. Or, à ces températures supérieures à 25 °C des effets délétères pourraient être observés pour *Z. marina* uniquement (Nejrup et Pedersen, 2008), les sargasses japonaises étant tolérantes à une gamme de températures plus étendue (jusqu'à 30 °C ; Yoshida *et al.*, 2015). La température semble être le facteur de stress le plus déterminant sur la survie et les performances physiologiques des zostères (Repolho *et al.*, 2017 ; Yan *et al.*, 2024). Plusieurs études prédisent d'ailleurs une migration vers le nord de la limite d'occupation des herbiers de zostères en lien avec le réchauffement global des océans (Valle *et al.*, 2014 ; Wilson et Lotze 2019 ; Xu *et al.*, 2022). Bien qu'elles ne durent que quelques semaines, les vagues de chaleurs peuvent également impacter la photophysiologie des zostères, réduire leur croissance et augmenter la mortalité des plants (Winters *et al.*, 2011 ; Moore *et al.*, 2014 ; Sawall *et al.*, 2021 ; Berger *et al.*, 2024). Moore *et al.* (2013) et Berger *et al.* (2024) ont observé *in situ* un déclin des herbiers de *Z. marina* suite à une vague de chaleur en début d'été. Les vagues de chaleurs attendues d'ici 2100 dans les eaux normandes seraient à l'inverse bénéfiques pour *S. muticum* : Atkinson *et al.* (2020) montrent, au moyen d'une expérimentation en mésocosme de 14 jours, que les sargasses japonaises soumises à une élévation de la température du milieu (de 1,5 °C, 2 °C et 3,5 °C) en période estivale voyait leurs performances photosynthétiques et de croissance s'accroître. L'acidification de l'eau de mer pourrait atténuer le stress des zostères, induit par l'augmentation de la température de l'eau, à des valeurs élevées, sans pour autant pouvoir le contre-balance (Zimmerman *et al.*, 2017 ; Yan *et al.*, 2023, 2024). Néanmoins, dans les zones de cohabitation des deux espèces, il est probable que la diminution du pH du milieu soit limitée en période diurne par l'activité photosynthétique de *S. muticum*. Cette espèce opportuniste se caractérise par de fortes vitesses de croissance et d'absorption en carbone (Longhuijt *et al.*, 2013), qui engendrent localement une baisse rapide de la concentration en CO₂ du milieu et donc du pH. Au début de notre expérimentation, nous avions en effet pu constater une augmentation de 0,35 unités de pH au cours des 12 premières heures du cycle diurne dans les milieux de culture de *S. muticum*, ce qui nous avait contraint à augmenter le taux de renouvellement de l'eau et ajuster les consignes de régulation automatisée du pH. Un tel résultat a été précédemment mis en évidence par Mvungi *et al.* (2012) à partir d'expérimentation en conditions contrôlées de laboratoire, impliquant *Ulva sp.* et *Z. marina* en co-culture. Les auteurs démontrent que la présence d'*Ulva sp.* augmenterait le pH du milieu d'incubation, résultant en une diminution des performances photosynthétiques de *Z. marina*.

4.4. Evolution des communautés de *S. muticum* et *Z. marina* dans l'Ouest Cotentin

L'ensemble de ces résultats suggère que *S. muticum* serait plus résiliente que *Z. marina* aux futures conditions de température attendues au cours des prochaines décennies dans les eaux normandes. En cas de déclin ou de diminution des biomasses de *Z. marina* dans une zone où le substrat est caractérisé par un mélange de sable et de graviers, la surface libérée pourrait être rapidement colonisée par *S. muticum*, empêchant toute recolonisation par *Z. marina* (Hartog 1997 ; Tweedley *et al.*, 2008). *S. muticum* interfèrerait en effet avec le cycle de régénération des herbiers de zostères, mais les mécanismes impliqués ne sont à ce jour pas identifiés. *S. muticum* pourrait empêcher la croissance de *Z. marina* par des phénomènes d'ombrage induit par la taille des thalles (Ambrose et Nelson, 1982) ou de compétition à la ressource (Palacios et Zimmermans 2007). La colonisation par *S. muticum* des espaces libérés par les zostères serait par ailleurs favorisée par ses performances de croissance (Belsher et Pommellec 1988) et de reproduction (Fletcher et Fletcher 1975), ainsi que par une faible pression de broutage (Cacabelos *et al.*, 2010b).

Ces conclusions doivent néanmoins être nuancées, les résultats discutés étant basés principalement sur des expérimentations à court terme. Ce type d'expérimentation, majoritairement utilisé par les études de la littérature, limite en effet l'interprétation des effets du changement climatique sur les macrophytes à plus long-terme (Palacios et Zimmermans, 2007 ; Kumar *et al.*, 2017 ; Breiter *et al.*, 2024), bien qu'il fournisse des informations de référence clé sur leurs capacités de résilience (Zimmerman *et al.*, 2021 ; Kaldi *et al.*, 2022). Dans une récente étude, *Z. marina* a été mise en culture pendant deux ans dans des bassins extérieurs à une température supérieure à la moyenne saisonnière (+5,6 °C ; Breiter *et al.* 2024). Les auteurs observent une amélioration des performances physiologiques des zostères (*i.e.* production et élongation des feuilles) liée à l'augmentation de la température, mais uniquement la première année. Les réponses physiologiques des macrophytes observées suite à une modification des conditions environnementales peuvent ainsi n'être que temporaires. Avec le temps, les macrophytes peuvent adopter des stratégies physiologiques et biochimiques leur permettant de s'adapter à l'évolution des conditions environnementales (Kumar *et al.*, 2017 ; Breiter *et al.*, 2024). Kumar *et al.* (2017) montrent que les populations de *S. vulgare* occupant actuellement des milieux naturellement acidifiés (pH de 6,7) à Castello Aragonese en Italie, sont parfaitement adaptées à ces conditions de pH. Les sargasses issues d'un milieu naturel non acidifié ont été transplantées dans cet environnement acidifié et ont subi un stress physiologique et des dommages oxydatifs. Augmenter le temps des expérimentations implique également une prise en compte de l'évolution saisonnière des réponses physiologiques des organismes (Sawall *et al.*, 2021 ; Breiter *et al.*, 2024). Sawall *et al.* (2021) ont étudié l'impact du réchauffement du milieu sur la physiologie de *Z. marina* dans le cadre d'une expérimentation de 9 mois couvrant la période hivernale, printanière et estivale. Ils estiment une réduction de la biomasse de 50 % pour les plants soumis aux conditions de températures élevées en comparaison des conditions normales à l'issue de l'expérimentation. L'augmentation de la température a accéléré la consommation des réserves d'énergie en fin d'hiver-début printemps, ce qui a eu pour conséquence de déclencher une floraison 1,5 mois plus tôt.

Par ailleurs, les résultats de la littérature concernent d'autres populations de *S. muticum* et de *Z. marina* que celles de l'Ouest Cotentin. Or une variabilité des réponses physiologiques est mise en évidence dans la littérature entre différents écotypes adaptés à des environnements spécifiques (Block *et al.*, 2008 ; Magaña-Gallegos *et al.*, 2023 ; Breiter *et al.*, 2024). Par exemple, des capacités de récupération différentes entre plusieurs populations de zostères ont été observées suite à un événement de vague de chaleur (Franssen *et al.*, 2011 ; Winters *et al.*, 2011). **La présente étude fournit donc des informations inédites sur les réponses physiologiques spécifiques aux populations locales des eaux normandes de l'Ouest Cotentin.**

Enfin, nos résultats ont été obtenus sur des cultures isolées de *S. muticum* et de *Z. marina*. Ils n'intègrent donc pas les interactions entre les deux espèces, ni entre les autres compartiments biologiques (*e.g.* épiphytes, brouteurs, pathogènes). Ainsi, les potentiels phénomènes de compétition à la lumière ou à l'absorption en nutriments (Palacios et Zimmermas 2007 ; Mvungi *et al.*, 2012) ne sont pas pris en compte. Par ailleurs, l'évolution des conditions environnementales peut également impacter l'ensemble des compartiments biologiques, qui eux-mêmes peuvent affecter les performances physiologiques des macrophytes (Strong, 2003 ; Baer et Stengel 2014 ; Breiter *et al.*, 2024). L'augmentation de la température du milieu aurait notamment pour effet de favoriser le développement du protiste *Labyrinthula zosterae*, responsable de la maladie de dépérissement, limitant de fait la croissance de *Z. marina* (Bull *et al.*, 2012 ; Kaldy *et al.*, 2014).

5. Conclusion & perspectives

L'expérimentation écophysiologique à court-terme menée en fin de printemps a permis de caractériser les capacités d'adaptation de *Z. marina* et de *S. muticum* à un épisode d'acidification et de réchauffement du milieu, à une période où les individus étaient matures et en pleine croissance.

Les résultats montrent que les conditions futures printanières seraient propices au développement de *Z. marina*, et qu'elles n'auraient pas d'impact sur la croissance de *S. muticum*. En revanche, ces conditions pourraient induire une fragmentation de thalles fertiles de *S. muticum* plus précocement au cours de la saison.

L'acidification et le réchauffement de l'eau pourraient ainsi modifier la phénologie des deux espèces, leurs réponses physiologiques pouvant être spécifiques à la période de la saison. D'après les données de la littérature, les vagues de chaleurs estivales futures dans les eaux normandes pourraient avoir un effet négatif sur la physiologie de *Z. marina*, et au contraire, des effets bénéfiques sur la croissance de *S. muticum*. L'impact des conditions futures sur les premiers stades de développement des deux espèces reste encore peu documenté.

Plusieurs types d'expérimentations pourraient être menées pour compléter les résultats obtenus: (1) des expérimentations à court-terme ciblant d'autres stades de développement, et notamment les premiers stades (*i.e.* plantules, jeunes plants/thalles) qui conditionnent le succès de croissance des individus au cours de la saison ; (2) des expérimentations de plus longue durée (> 1 an), afin d'intégrer les capacités d'adaptation des espèces sur plusieurs cycles de vie ; (3) des expérimentations de co-culture afin de suivre des phénomènes de compétition sur les deux espèces. La combinaison de ces expérimentations à des monitoring environnementaux sur le long-terme serait par ailleurs idéale pour mettre en lumière les tendances d'évolution.

Afin de supprimer les problèmes d'épiphytisme rencontrés dans notre étude, une solution serait de produire en laboratoire des individus issus de la reproduction *in vitro* de thalles fertiles prélevés *in situ*. Cette étape de culture permettrait par ailleurs de limiter la variabilité de réponses physiologiques inter-individus qui a été observée pour les deux espèces dans notre expérimentation.

VOLET 4 : SCIENCES PARTICIPATIVES, EXTENSION DU SUIVI ET PÉRENNISATION

Dans le cadre du projet SARZO, un volet spécifique a été mis en place pour la réalisation d'un programme participatif permettant une collecte à plus large échelle des données d'observation des zones de coexistence des deux espèces sur le littoral de l'Ouest Cotentin. Ce programme participatif constitue également un outil d'intérêt pour la démocratisation des pratiques scientifiques et offre l'opportunité aux citoyens de s'impliquer activement dans un programme de recherche.

1. Elaboration d'un protocole d'observation, outils « coup de pouce » et voies de diffusion

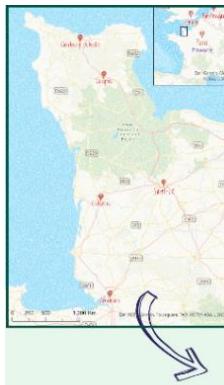
Deux versions du protocole ont été établies. **La première est** une version simplifiée destinée à l'ensemble des usagers du littoral munis d'un appareil photo avec géolocalisation (Figure 39). **La seconde version**, « pour aller plus loin », est destinée aux structures associatives et éducatives destinées à la sensibilisation à la protection des milieux naturels (Figure 40). Ce protocole s'oriente vers une démarche scientifique que l'on peut définir comme conventionnelle, à travers des relevés d'observations sur un périmètre d'étude défini à l'aide d'un quadrat. Des fiches de suivi ont été préalablement préparées afin d'enregistrer les observations sur le terrain (Figure 41).

Pour aider à l'utilisation du protocole, des clés d'identification des espèces *Zostera marina* et *Sargassum muticum* ont été réalisées, et accompagnent le protocole d'observation (Annexe 5 et Annexe 6)

A partir des inventaires DCE sur les herbiers de zostères et les observations du SMEL, une cartographie a été réalisée pour porter à connaissance les zones où la probabilité d'observer les deux espèces en coexistence est non nulle et ainsi « aiguiller » les citoyens pour appliquer le protocole d'observation (Figure 42). L'ensemble de ces documents sont téléchargeables sur le site du CEVA à l'adresse suivante : <https://www.ceva-algues.com/document/projet-sarzo/>

Une page Facebook « Projet SARZO » a également été créée afin de diffuser les actualités du programme et être alimentées par les observations collectées (photographies par exemple).

Le programme participatif SARZO est référencé dans le réseau des Sentinelles de la Mer Normandie, et une rubrique est ainsi consultable sur l'onglet « j'observe sur le littoral » : <https://sentinellesdelamer-normandie.fr/jobserve-sur-le-littoral/>. Celui-ci a été également référencé sur le site « Open Sciences Participatives » : <https://www.open-sciences-participatives.org/actu/450>.



Projet SARZO



Késako ?



Observations participatives

Le projet SARZO, financé par l'Agence de l'Eau Seine Normandie, a pour objectif de caractériser l'impact des proliférations de *Sargassum muticum* sur l'habitat endémique de *Zostera marina* et sa biodiversité, ainsi que la résilience de ces espèces au changement climatique.

Mise en place d'un programme de sciences participatives pour collecter à plus grande échelle des données d'observation des zones de coexistence des deux espèces sur le littoral de l'ouest Cotentin.

Protocole

1

Prendre connaissance des fiches "Clé d'identification" de *Sargassum muticum* et *Zostera marina*

(téléchargeables sur le site du CEVA "rubrique documentation" et page facebook "Projet SARZO")

2

Si vous observez ces espèces sur l'estran, seules ou en mélange :
A vos appareils photos !

Prenez une photo plan large (aperçu de l'environnement) + une photo de la zone d'observation + une photo zoomée (espèce/substrat)

N'oubliez pas de noter les coordonnées GPS
du lieu d'observation, la date et l'heure.

3

Renseignez vos observations directement à :

✉ sarzo.ceva@gmail.com

🌐 page Facebook "Projet SARZO"



**eau
SEINE
NORMANDIE**
ÉTABLISSEMENT PUBLIC DE L'ÉTAT

Smel
Synergie Mer et Littoral
Recherche & développement
GEMEL
NORMANDIE

CEVA <https://www.ceva-algues.com/>

Figure 39 : Protocole d'observation version simplifiée destiné à l'ensemble des usagers du littoral



Projet SARZO

Pour aller plus loin

Lors des grands coefficients de marée !!

1 Besoin en matériel :

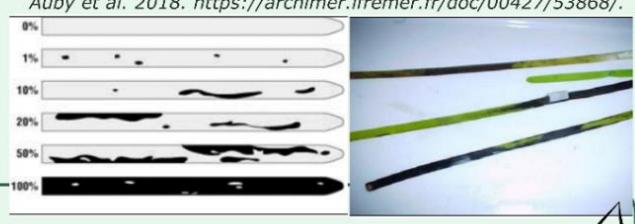
- Cordelettes et sardines / tubes PVC pour matérialiser un quadrat de 1m²
- Etiquettes plastifiées et numérotées (de 1 à 5) pour l'identification des quadrats



Exemple de quadrat

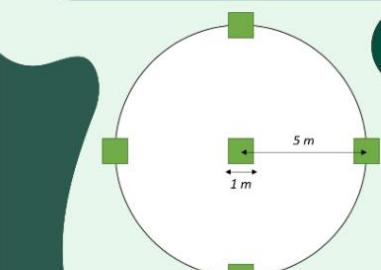
2 Prendre en photo l'ensemble du quadrat

Auby et al. 2018. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00427/53868/>.



3 Noter :

- Pourcentage de recouvrement (0-25-50-75-100%) de *Zostera marina* dans le quadrat
- Evaluation de la maladie de dépérissement sur *Zostera marina* dans le quadrat (%) moyennée sur l'ensemble des feuilles pour chaque pied (5 pieds minimum) - Prendre une photo zoomée
- Pourcentage de recouvrement (0-25-50-75-100%) de *Sargassum muticum* fixée dans le quadrat



4 Répéter l'opération dans 4 quadrats espacés de 5 mètres chacun

5 Renseignez vos observations





Figure 40 : Protocole d'observation version « pour aller plus loin » destiné aux structures associatives et éducatives

OBSERVATIONS TERRAIN - PROJET SARZO																																									
POUR ALLER PLUS LOIN : utilisation de quadrats																																									
<u>quadrat N°1</u>	date et heure :																																								
	latitude	longitude																																							
localisation - coordonnées GPS :																																									
libellé photographie du quadrat :																																									
<table border="1"> <thead> <tr> <th></th> <th>0%</th> <th>< 25%</th> <th>25 - 50 %</th> <th>50 - 75 %</th> <th>75 - 100 %</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td>Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> </tbody> </table>							0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %	Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :						Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :																							
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %																																				
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :																																									
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :																																									
<table border="1"> <thead> <tr> <th>Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i></th> <th>0%</th> <th>< 25%</th> <th>25 - 50 %</th> <th>50 - 75 %</th> <th>75 - 100 %</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>Plant N°1</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td>Plant N°2</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td>Plant N°3</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td>Plant N°4</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td>Plant N°5</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> </tbody> </table>						Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %	Plant N°1						Plant N°2						Plant N°3						Plant N°4						Plant N°5					
Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %																																				
Plant N°1																																									
Plant N°2																																									
Plant N°3																																									
Plant N°4																																									
Plant N°5																																									

Figure 41 : Exemple de fiche pour les relevés d'observation

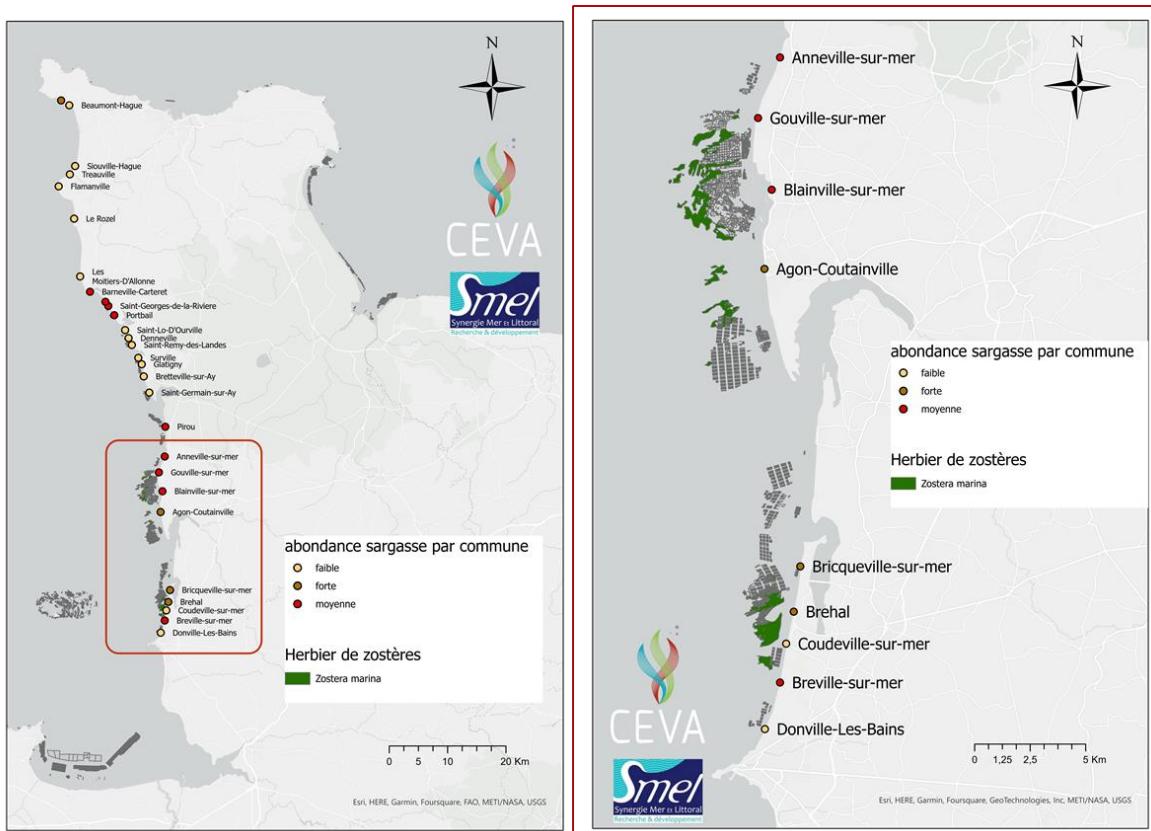


Figure 42. Cartographie des herbiers de zostères marines sur le littoral Ouest Cotentin et des probabilités de présence de sargasse (faible, forte, moyenne) par commune selon les prospections effectuées par le SMEL (programme SNOTRA 1 et 2)

2. Les ateliers de formation

Deux ateliers ont été organisés le 12 mars 2024 et le 10 avril 2024 afin de présenter dans un premier temps le projet SARZO et ses enjeux (au sein des locaux du SMEL à Blainville-sur-Mer) et dans un second temps de prendre en main le protocole d'observations participatives version « pour aller plus loin » au cours d'une sortie terrain sur l'estran à marée basse. Ces ateliers s'adressaient en particulier aux associations, groupes d'enseignement, mais sont restés ouverts à tout citoyen curieux de découvrir ce projet. Initialement, un atelier avait été programmé le 02/08/2023, mais du fait des conditions météorologiques celui-ci avait dû être annulé.

Les participants aux deux ateliers étaient affiliés aux organismes suivants :

- L'Association pour la mise en Valeur des Rivières et les Initiatives Locales (AVRIL) : Maxime SPAGNOL et Melvine BROSSET.
- Le Syndicat Mixte Espaces Littoraux de la Manche (SyMEL) : Aurélie HAMELIN.
- L'Union Régionale des Centres Permanents d'Initiatives pour l'Environnement de Normandie (URCPIE Normandie) : Marie FRANCOU.
- L'Association pour une Pêche à Pied Respectueuse de la Ressource (APP2R) : Florence GRANDGUILLOTTE et Max LECAMPION.

Deux particuliers ont également participé dans un objectif de création d'une association, sur le territoire, destinée à la sensibilisation du public à l'environnement. L'occasion était pour eux de prendre connaissance des enjeux environnementaux du littoral, du programme participatif SARZO et les conditions de sa mise en pratique.

Une journaliste d'Ouest France (Carole Le Goff) a également participé au premier atelier, et cela a fait l'objet d'un article (Figure 43).



Le capture d'écran montre une page d'article sur le site d'Ouest-France. En haut à gauche, il y a un menu et le logo d'Ouest-France. En haut à droite, il y a des liens pour 'Accueil', 'Normandie' et 'Granville'. Le titre de l'article est 'Sur les côtes manchoises, les habitants invités à photographier l'estran pour aider la science'. En dessous du titre, il y a un résumé : 'Les sargasses sont de plus en plus observées sur les côtes manchoises. Le projet Sarzo, lancé en 2023, étudie l'impact de la prolifération de ces macroalgues brunes sur la biodiversité. La population peut, en se promenant sur l'estran, fournir de précieuses informations qui viendront enrichir cette étude scientifique. Un atelier était organisé mardi 12 mars 2024 pour expliquer aux volontaires le protocole à suivre.' Ensuite, il y a une photo de trois personnes portant des vestes de couleur (rouge, orange et bleue) qui sont accroupies sur un estran humide, examinant quelque chose dans l'eau. En dessous de la photo, il y a une légende : 'Justine Louis, du Centre d'études et de valorisation des algues de Pleubian (Côtes-d'Armor), a animé cet atelier en compagnie de Gwéndoline Guichard, du Smel. Un petit groupe est parti observer sargasses et zostères à Blainville-sur-Mer, le mardi 12 mars 2023. | OUEST-FRANCE'. Ensuite, il y a un bouton 'Abonnez-vous' et des boutons pour 'LIRE PLUS TARD' et 'PARTAGER'. Ensuite, il y a une section pour la 'Newsletter Granville' avec un formulaire pour entrer son e-mail et un bouton 'OK'. Enfin, il y a une citation : '« À votre avis, on peut dire que dans notre espace délimité, les sargasses sont présentes à plus ou moins de 25 % ? » Grisaille et pluie fine sont au rendez-vous, mardi 12 mars 2024, à Blainville-sur-Mer. Un petit groupe scrute avec attention l'estran, largement découvert, à proximité des parcs à huîtres où les ostréiculteurs s'activent en ce jour de grande marée. Il ne met pas longtemps à trouver ce qu'il est venu chercher : ici, cohabitent sargasses, macroalgues brunes originaires du Pacifique ouest, et zostères marines, une plante à fleurs aquatique, connue pour abriter une large biodiversité.'

Figure 43. Capture d'écran de l'article publié en ligne dans Ouest France suite à la réalisation du premier atelier organisé le 12 mars 2024.

La mise en pratique sur l'estran du protocole d'observation a été réalisée à proximité du SMEL dans la zone conchylicole de la plage de Gonnehville, à Blainville-sur-Mer (Figure 44).

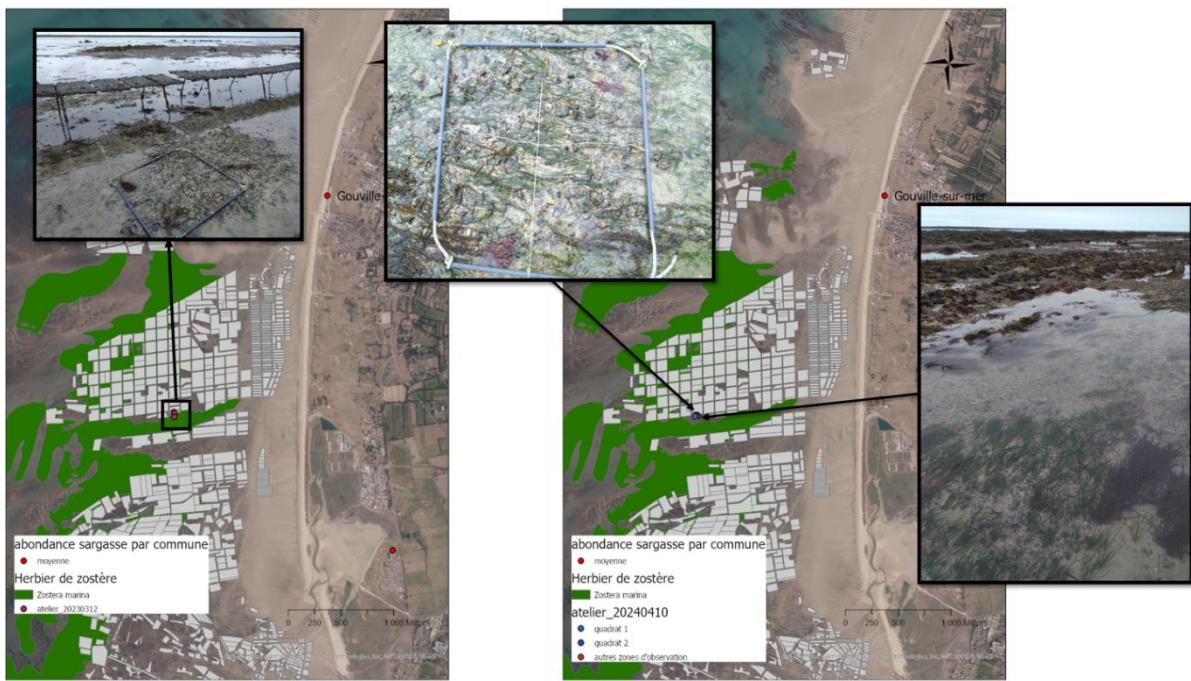


Figure 44. Localisation des sorties organisées lors des deux ateliers (à gauche : le 12/03/2024 ; à droite : le 10/04/2024).

L'ensemble des relevés réalisés lors des deux sorties sur l'estran sont présentés en Annexe 7.

Lors de l'atelier du mois de mars, sur les quatre quadrats répartis dans la zone d'étude, le taux de recouvrement par les zostères était < 25 % ; le taux de recouvrement par les sargasses était < 25 % dans deux quadrats, et compris entre 25 et 50 % pour les deux autres.

Lors de l'atelier du mois d'avril, sur les deux quadrats répartis dans la zone d'étude, les zostères et les sargasses avaient chacune un taux de recouvrement < 25 %. A noter l'observation de plants de zostère avec des longueurs de feuille plus grandes, en comparaison avec les observations faites lors de l'atelier du mois de mars. Des plants de zostère étaient également en floraison au cours de l'atelier du mois d'avril (Figure 45).



Figure 45. Photographie d'un plant de zostère en floraison (encadré rouge) lors de la sortie terrain de l'atelier du 10/04/2024

3. Quels retours ?

Plusieurs échanges ont eu lieu avec l'association AVRIL (interlocuteur : Maxime SPAGNOL) pour optimiser le protocole et le matériel dédié suite à des premiers tests effectués au cours de l'été 2023.

Des observations faites par l'association AVRIL en février, avril et octobre 2024 (Figure 46) nous ont également été transmises et ont permis d'établir des premières fiches terrain (Annexe 8, Annexe 9 et Annexe 10). La stratégie déployée était d'observer une potentielle coexistence entre les zostères et les sargasses via la présence de thalles de sargasses au sein de différents patchs de zostères.

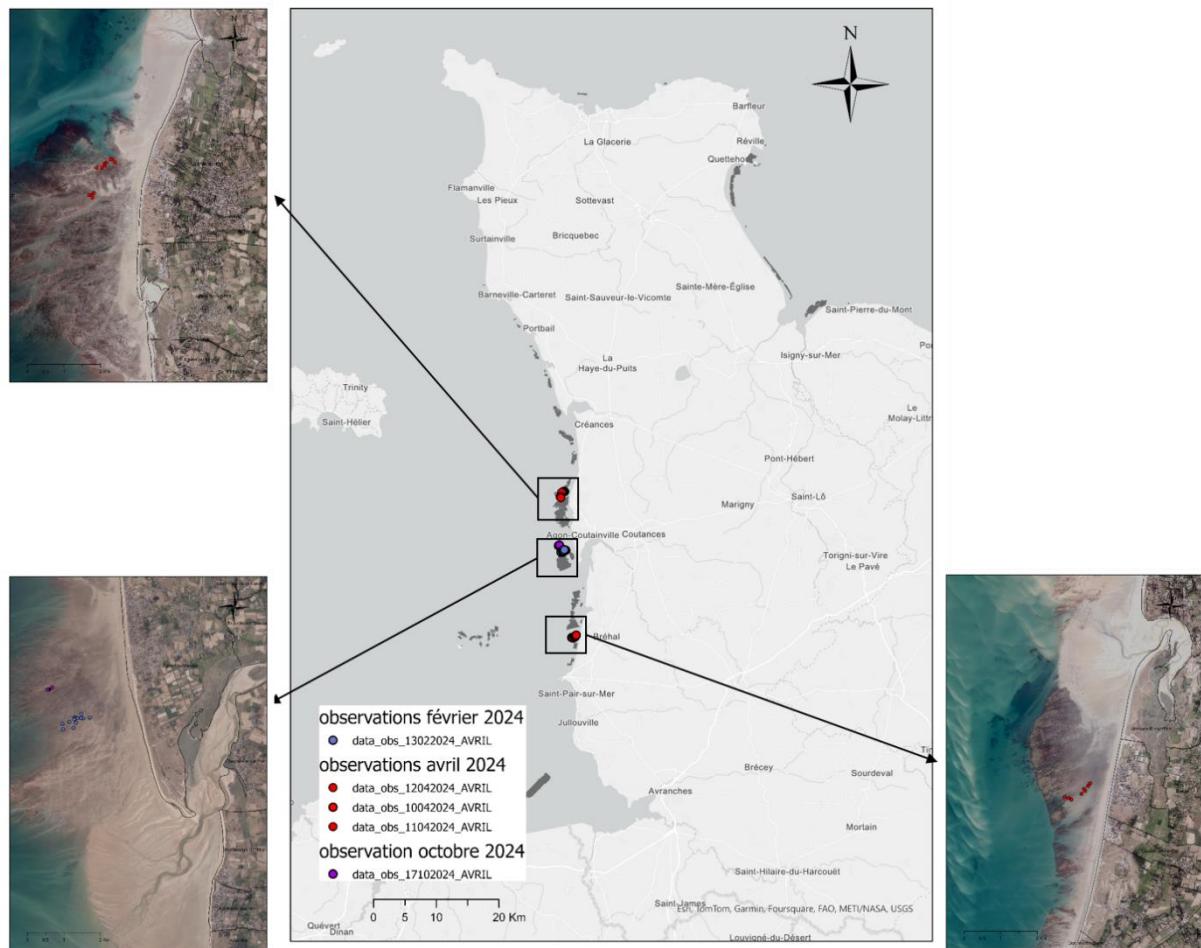


Figure 46 : Localisation des observations faites par l'association AVRIL au cours des mois de février et avril 2024

Les observations recueillies sont issues du protocole « simplifié » via des acquisitions photographiques.

Le choix d'avoir proposé deux versions du protocole participatif permet un nombre d'observations plus important, du fait d'une mobilisation « moins couteuse » en termes de temps dédié pour l'observateur et selon l'expérience de l'observateur. La version « pour aller plus loin » du protocole permet d'obtenir des données plus qualitatives, mais nécessite un effort de mobilisation via les structures associatives et/ou animateur du programme directement sur le terrain. Ces sorties terrain peuvent s'organiser dans le cadre de grands évènements, comme l'évènement « 48H tous Sentinelles de la Mer » organisé à la rentrée 2025 par l'URCPIE de Normandie.

Le facteur limitant majeur est l'accessibilité de la zone en bas d'estran découverte lors de grands coefficients de marée.

Pour sensibiliser davantage les naturalistes bénévoles, certaines espèces rares et/ou déterminantes identifiées dans les habitats de zostères seules pourraient faire l'objet d'une mise à jour du protocole, avec les clés d'identifications associées. Le volet 2 a permis de montrer que la crevette *Hippolyte inermis*, le poisson *Nerophis ophidion* et le gastéropode *Lacuna vincta* étaient des espèces typiques des herbiers de zostères du site de Bréhal (cf. Volet 2 : Caractérisation de l'impact de *S. muticum* sur la biodiversité de la faune benthique de l'habitat *Z. marina*). Bien que non prélevés dans le cadre de ce projet, des hippocampes ont également été observés dans les herbiers au cours des missions terrain du projet. Néanmoins, ces organismes, facilement identifiables, sont pour la majorité très discrets et furtifs, ce qui pourrait rendre les observations compliquées et disparates.

4. Intégration dans le paysage des sciences participatives Mer et Littoral de Normandie

Via le réseau Sentinelles de la Mer de Normandie porté par l'URCPIE de Normandie, l'objectif est désormais d'engager des actions pour pérenniser l'animation et la valorisation du protocole SARZO. Pour initier cela, le CEVA était présent à la 1^{ère} rencontre interprofessionnelle des sciences participatives Mer et Littoral organisée le 28 novembre 2024.

L'action prioritaire à développer concerne la bancarisation des données (photographies, données SIG). Une piste potentielle est l'outil MOSAIC (<https://mosaic.mnhn.fr/la-methode-mosaic/>), un centre de compétences dédié aux sciences participatives. Au-delà de la bancarisation des données, il serait à terme pertinent qu'un portail interactif soit développé, permettant une visualisation spatio-temporelle (carte et frise chronologique) des observations avec photographie et données quantitatives/qualitatives associées (fiche terrain). Un indice de couleur vis-à-vis de la coexistence des deux espèces *Z. marina* et *S. muticum* serait à déterminer.

La visualisation des données d'observation sur une plateforme en ligne s'inscrit dans une nécessité de valoriser les observations et les observateurs. Un autre outil, déjà déployé dans plusieurs programmes participatifs, est l'édition de newsletter. La limite de cet outil est qu'elle s'adresse uniquement aux observateurs déjà connus. Actuellement, le site Facebook créé pour le projet SARZO peut permettre la diffusion des données et « fidéliser » les observateurs.

Enfin, l'intégration du protocole SARZO sur l'ensemble du territoire Ouest Cotentin pourrait passer par un engagement auprès des communes littorales via des panneaux de sensibilisation vis-à-vis des herbiers de zostères à l'entrée des plages. La protection et l'intérêt d'observer un habitat naissent de sa connaissance. D'après les observations faites par l'association AVRIL, l'activité récréative de pêche à pied pour la palourde a été particulièrement importante au niveau de Bréhal. Cela peut représenter une pression non négligeable sur les herbiers de zostère. Il y a donc un enjeu majeur à sensibiliser les pêcheurs à pied et de les engager dans une action de science participative.

5. Conclusion

Dans le cadre du projet SARZO, ce quatrième volet a initié un protocole participatif à déployer au niveau du littoral Ouest Cotentin. Les actions mises en œuvre ont été :

- d'établir un protocole facilement utilisable en concertation avec l'association AVRIL et de le présenter/tester au sein d'ateliers.
- d'éditer des supports de communication et d'aide à l'observation.
- de s'intégrer dans le paysage des sciences participatives du littoral normand.

À ce jour, aucune observation citoyenne n'a été partagée. Les seules données d'observations ont été recueillies lors des ateliers et des prospections sur l'estran faites par l'association AVRIL. L'accessibilité de la zone en bas d'estran découverte uniquement lors de grands coefficients de marée peut être un frein à l'observation. Le format qui semble le plus adapté pour récolter des données reste l'action de structures relais associatives. La pérennité du programme participatif repose sur la capacité d'animation au sein du territoire et la gestion, traitement et valorisation des données d'observation.

Comme mentionné ci-dessus, des panneaux de sensibilisation vis-à-vis des herbiers de zostères à l'entrée des plages, pourraient également servir de support d'invitation auprès des usagers du littoral à photographier les herbiers, la coexistence avec les sargasses.

CONCLUSION GENERALE

Au cours des deux années successives 2023 et 2024, des suivis *in situ* des populations de *Sargassum muticum* et de *Zostera marina* ont été menés au large de Saint-Martin-de-Bréhal sur la côte Ouest du Cotentin, afin d'évaluer l'évolution saisonnière de leurs habitats respectifs (Volet 1) et de caractériser l'impact de la présence de la sargasse japonaise sur la biodiversité de la faune benthique des herbiers de zostères marines (Volet 2).

Les observations ont permis de montrer que *S. muticum* a fortement colonisé le site d'étude, les herbiers de *Z. marina* étant plus fragmentés. Des variations spatiales d'occupation des deux espèces ont néanmoins pu être mises en évidence. Ces variations spatiales d'occupation semblent impacter localement les dynamiques de prolifération des deux espèces, caractérisées par des phénologies distinctes. Dominantes, les sargasses japonaises peuvent limiter le développement optimal de *Z. marina* au cours du printemps été. Néanmoins, en fin d'été, la dégradation de l'état physiologique de *S. muticum* et la fragmentation de ses thalles fertiles permettent aux plants de *Z. marina* de poursuivre leur croissance jusqu'à l'automne. À l'inverse, dans la zone où les surfaces d'occupation des deux espèces étaient similaires, le développement des zostères marines n'a pas été impacté par la présence des sargasses japonaises ; au contraire, la croissance printanière de *Z. marina* en fin de printemps a eu un effet négatif sur la croissance de *S. muticum*, traduisant un avantage compétitif des herbiers de zostères marines dans certaines zones encore peu colonisées par la sargasse japonaise.

Les communautés benthiques associées aux habitats de *S. muticum* et *Z. marina* étaient significativement différentes. Les sargasses japonaises abritaient une faune plus variée, dominée par des hydrozoaires et des bryozoaires, que les herbiers de *Z. marina*, caractérisés par de plus faibles richesse taxonomique et abondance en macrofaune benthique. La diversité spécifique aux habitats de *S. muticum* était accrue par la présence d'épiphytes. La présence, dans les habitats colonisés par *S. muticum*, de faune mobile typiquement observée dans les herbiers de *Z. marina* (e.g. la crevette *Palaeomon serratus*, le labridé *Syphodus melop*, le gobie *Pomatoschistus flavescens*) suggère que les deux macrophytes pourraient présenter des fonctions écologiques similaires pour cette faune, tels qu'un refuge contre les prédateurs ou une zone nourricière. Néanmoins, trois espèces ont été identifiées comme spécifiques aux herbiers de *Z. marina* (i.e. la crevette *Hippolyte inermis*, le syngnathe *Nerophis ophidion*, et le gastéropode *Lacuna vincta*), indiquant le rôle clé que joue spécifiquement cet habitat dans la survie d'espèces benthiques particulières. Cette étude met ainsi en évidence l'importance de préserver les herbiers de *Z. marina* pour maintenir la biodiversité endémique, *S. muticum* n'offrant potentiellement pas les mêmes fonctions écologiques, pourtant nécessaires au cycle de vie de certaines espèces. Les deux années consécutives de suivi ont par ailleurs montré une variabilité inter-annuelle de dynamique de prolifération, spécifiquement pour *Z. marina*, attribuable aux variations des conditions climatiques. Ces dynamiques de prolifération ont eu un effet sur les communautés benthiques associées aux habitats des deux espèces, la diversité étant plus importante à la suite des pics de productivité des deux macrophytes. L'ensemble de ces résultats démontre que la structure des communautés benthiques est conditionnée par le développement des deux espèces à l'étude. Le projet SARZO souligne ainsi l'importance de préserver l'habitat endémique *Zostera marina*, dont les perturbations pourraient impacter les maillons trophiques supérieurs, et menacer l'équilibre écologique du milieu. La poursuite de la surveillance de ces populations reste donc primordiale pour évaluer les tendances d'évolution.

Les résultats obtenus dans la zone « Zostères » sélectionnée dans cette étude étaient colonisées à proportion égale de *S. muticum* et de *Z. marina*. Bien qu'elle ait permis de mettre en évidence des interactions entre les deux espèces dans ces conditions, cette cohabitation a pu impacter la structure des communautés benthiques. L'étude d'herbiers de *Z. marina* ne comportant pas de sargasses japonaises serait d'intérêt pour valider ces observations. Cela impliquerait de réaliser des observations *in situ* plus bas sur l'estran, et probablement en condition d'immersion. Afin de compléter la caractérisation des communautés de faunes benthiques dans ces deux habitats, des observations de l'endofaune et de la faune mobile à marée haute pourraient être entreprises. Par ailleurs, une identification des communautés de macroalgues en épiphytes sur les deux espèces permettrait d'affiner l'évaluation de la biodiversité portée par ces deux espèces.

Le Volet 3 du projet SARZO avait pour objectif d'évaluer la résilience de *Sargassum muticum* et *Zostera marina* au réchauffement et à l'acidification de l'eau de mer, attendus d'ici la fin du siècle dans les eaux côtières normandes. L'expérimentation de courte durée menée en fin de printemps sur les populations de *Z. marina* et *S. muticum* de Saint-Martin-de-Bréhal a montré que les deux espèces étaient particulièrement résilientes aux conditions de température et de pH attendues localement d'ici 2100. L'augmentation de la température du milieu et son

acidification ont en effet été favorables à la croissance de *Z. marina* et n'ont pas eu d'effet négatif sur celle de *S. muticum*, bien qu'elle pourrait engendrer la fragmentation précoce des thalles fertiles. Les conditions printanières futures testées dans l'expérimentation étaient en effet toujours comprises dans les gammes de tolérance de température et de pH des deux espèces. Néanmoins, notre étude fait l'hypothèse que les futures conditions estivales, qui impliqueront probablement des vagues de chaleur, pourraient avoir des effets délétères sur la physiologie de *Z. marina*, qui se caractérise par une température de tolérance maximale inférieure à celle de *S. muticum*. Des incertitudes persistent concernant l'impact du réchauffement et de l'acidification de l'eau de mer sur les premiers stades de développement des deux espèces, qui conditionneront ensuite le succès de croissance des individus au cours de la saison. Cette expérimentation à court-terme permet d'obtenir des informations de référence clés sur les capacités de résilience des populations de *Z. marina* et *S. muticum* des eaux normandes de l'Ouest Cotentin. Afin de caractériser les effets du changement climatique sur ces macrophytes à plus long-terme, des expérimentations plus longues à l'échelle de la saison voire de l'année devraient être entreprises afin d'intégrer la réponse physiologique des espèces à chaque étape de leur développement ainsi que l'adaptation progressive des populations aux conditions *in situ*.

Les photographies aériennes prises depuis 1972 sur Saint-Martin-de-Bréhal ont permis d'illustrer une régression importante des herbiers de *Z. marina* jusqu'en 2013, au profit de *S. muticum*, dont les caractéristiques physiologiques (*i.e.* croissance, reproduction, dissémination) lui ont permis de coloniser rapidement le substrat nouvellement libéré. Les raisons de ce déclin sont probablement liées à des perturbations environnementales (conditions climatiques non favorables, propagation de la maladie du déperissement) couplées à des impacts anthropiques locaux. La résilience de *Z. marina* à l'augmentation de la température de l'eau et la diminution du pH mise en évidence dans le Volet 3, suggère néanmoins que le réchauffement et l'acidification de l'océan à l'échelle globale n'ont pas eu d'effet négatif direct sur la croissance des herbiers. Au-delà de 2013, une certaine stabilité des habitats de *Z. marina* et *S. muticum* a été observée, questionnant l'atteinte d'un équilibre entre les deux espèces et, les potentiels leviers d'action à mettre en place afin de maintenir a minima cet équilibre et empêcher le déclin des herbiers de zostères marines. À notre échelle, la limitation des pressions anthropiques sur *Z. marina*, via la sensibilisation des usagers du littoral à la préservation de cette espèce protégée, constituerait le levier d'action à considérer.

Le Volet 4 s'est inscrit dans cette démarche d'impliquer les citoyens au suivi de l'évolution des habitats de *Z. marina* et de *S. muticum* à l'échelle du l'ouest Cotentin, par la mise en place d'un protocole d'observations participatif. Le projet SARZO a permis 1) d'établir deux protocoles différents, adaptables au niveau de l'observateur, pour recueillir des informations clés sur les zones de coexistence des deux espèces, ainsi que 2) d'initier leur intégration au sein des sciences participatives du littoral normand. Plusieurs pistes d'actions pour pérenniser ce programme ont été proposées, et impliquent la mise en place d'un système de bancarisation et de visualisation des données collectées, l'appropriation des protocoles par des structures associatives et la poursuite d'une animation au sein du territoire normand. Le déploiement de panneaux de sensibilisation à la protection des zostères marines constituerait également un moyen de communication sur ce programme participatif.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexandre, Ana; Santos, Rui; Serrao, Ester (2005) Effects of clam harvesting on sexual reproduction of the seagrass *Zostera noltii*. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 298, p. 115–122. DOI: 10.3354/meps298115.
- Alexandre, Ana; Silva, João; Buapet, Pimchanok; Björk, Mats; Santos, Rui (2012) Effects of CO(2) enrichment on photosynthesis, growth, and nitrogen metabolism of the seagrass *Zostera noltii*. In : *Ecology and evolution*, vol. 2, n° 10, p. 2625–2635. DOI: 10.1002/ece3.333.
- Ambrose, R. F.; Nelson, Bobette V. (1982) Inhibition of Giant Kelp Recruitment by an Introduced Brown Alga. In : 1437-4323, vol. 25, n° 6, p. 265–268. DOI: 10.1515/botm.1982.25.6.265.
- Angst, B., Philippe, M., Urien, M., Herry, J., Balle-Beganton,J., Pasco,R., Casse, M., Bailly, D. (2014) Synthèse des connaissances sur les herbiers de zostères en appui à leur gestion dans le golfe du Morbihan. Rapport AMURE et SIAGM.
- Atkinson, James; King, Nathan G.; Wilmes, Sophie B.; Moore, Pippa J. (2020) Summer and Winter Marine Heatwaves Favor an Invasive Over Native Seaweeds. In : *Journal of phycology*, vol. 56, n° 6, p. 1591–1600. DOI: 10.1111/jpy.13051.
- Aubin, S., & Latry, L. (2017). Suivi des herbiers à *Zostera marina* du secteur Ouest-Cotentin dans le cadre du contrôle de surveillance de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau (2000/60/CE).
- Aubin, Sébastien; Garcia, Aurelie (2018). Suivi des herbiers à *Zostera marina* du secteur Ouest-Cotentin dans le cadre du contrôle de surveillance de la Directive européenne Cadre sur l'Eau (2000/60/CE). En ligne : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00452/56358/>.
- Aubin S, Latry L., Curti C., Béguet B., Lafon V., Basuyaux O., Garcia A., 2018. CARIOZA – Comparaison des méthodes cartographiques par imagerie optique des herbiers de zostères marines de l'ouest Cotentin (Manche). Rapport d'Etude, MNHN – I-SEA – SMEL, pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine Normandie, 35 p.
- Auby I. (1991). Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon : dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux I. Vol. 1. 357 p.
- Auby I, Oger-Jeanneret H, Gouillieux B, Grall J, Janson A-L, Maguer M, Rigouin L, Rollet C, Sauriau P-G, Trut G (2018a). Protocoles de suivi stationnel des herbiers à zostères pour la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). *Zostera marina - Zostera noltei*. Version 3. ODE/UL/LER/AR/18.017
- Auby, I., Oger-Jeanneret, H., Trut, G., Ganthy, F., Rigouin, L., De Casamajor, M. N., ... & Timsit, O. (2018b). *Classement des masses d'eau du littoral Manche-Atlantique sur la base de l'indicateur DCE «Angiospermes»(2012-2016)* (Doctoral dissertation, IFREMER Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer).
- Baer; Stengel (2014) Can Native Epiphytes affect Establishment Success of the Alien Seaweed *Sargassum Muticum* (Phaeophyceae)? In : *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 114B, n° 1, p. 41. DOI: 10.3318/bioe.2014.05.
- Baffreau A., Pezy J.-P., Rusig A.-M., Mussio I., Dauvin J.-C. (2018). Les espèces marines animales et végétales introduites en Normandie. 348 p.
- Basuyaux O., Ravache M., Delécrin C., Lefebvre V., Baffreau A., Laisney N, Pezy JP., Moal S., Savary M., Dauvin J.C., 2018. Cartographie et interactions des zostères en secteur conchylicole sur la côte ouest du Cotentin. Rapport d'étude CIZO, AESN.
- Beer, Sven (1996) Photosynthesis of marine macroalgae and seagrasses in globally changing CO2 environments. In : *Marine Ecology Progress Series*. En ligne : https://www.academia.edu/104288101/Photosynthesis_of_marine_macroalgae_and_seagrasses_in_globally_changing_CO2_environments.
- Beer, Sven; Bjork, Mats; Hellblom, Frida; Axelsson, Lennart (2002) Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). In : *Functional plant biology* : FPB, vol. 29, n° 3, p. 349–354. DOI: 10.1071/PP01185.
- Belsher, Thomas; Pommellec, S. (1988) Expansion de l'algue d'origine japonaise *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, sur les côtes françaises, de 1983 à 1987. In : *Cah. Biol. Mar.*, vol. 29, p. 221–231. En ligne : https://side.developpement-durable.gouv.fr/GRDE/doc/OAI_6/_b64_b2FpLWFyY2hpWVYlmlmcmVtZXluZnltMjc1MDY=/expansion-de-l-algue-d-origine-japonaise-sargassum-muticum-yendo-fensholt-sur-les-cotes-francaises-d.
- Berger, A. C.; Berg, P.; McGlathery, K. J.; Aoki, L. R.; Kerns, K. (2024) Eelgrass meadow response to heat stress. II. Impacts of ocean warming and marine heatwaves measured by novel metrics. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 736, p. 47–62. DOI: 10.3354/meps14588.

- Berthelot, A.; Le ny, V.; Basuyaux, O. (2018) Protocole pour la restauration de l'herbier de *Zostera marina* sur l'Ouest Cotentin. Avec la collaboration de SMEL. Université de Caen, éd. En ligne : <https://www.smel.fr/wp-content/uploads/2019/02/Restauration-Zost%C3%A8res.pdf>, consulté le 10 novembre 2022.
- Blake R.E., Duffy J.E. (2012). Changes in biodiversity and environmental stressors influence community structure of an experimental eelgrass *Zostera marina* system. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 470. p.41-54
- Blok, S. ; B. Olesen; D. Krause-Jensen (2018) Life history events of eelgrass (*Zostera marina* L.) populations across gradients of latitude and temperature. In : *Marine Ecology Progress Series*. En ligne : [https://www.semanticscholar.org/paper/Life-history-events-of-eelgrass-\(Zostera-marina-L.\)-Blok-Olesen/f6679fec6673c295460becf1548e90f134ffaedd](https://www.semanticscholar.org/paper/Life-history-events-of-eelgrass-(Zostera-marina-L.)-Blok-Olesen/f6679fec6673c295460becf1548e90f134ffaedd).
- Blot C. (2012). Effet des herbiers marins sur les communautés de macoinvertébrés de l'écosystème marin du Saint-Laurent. Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.) en Ressources Renouvelables. 52 p
- Bouchemousse, Sarah (2010) Fécondité de l'espèce invasive *Sargassum muticum* (Fucles, Phaeophyceae). Université Pierre et Marie Curie, éd. Station biologique de Roscoff.
- Breiter, Avia L.; Sokoloski, Cameron T.; Yang, Sylvia; Gaekle, Jeffrey L. (2024) Effect of prolonged seawater warming on *Zostera marina* ecotypes of the northeast Pacific. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 578, p. 152036. DOI: 10.1016/j.jembe.2024.152036.
- Bui, Ha Thi Thu; Luu, Trong Quoc; Fotedar, Ravi (2018) Effects of Temperature and pH on the Growth of *Sargassum linearifolium* and *S. podacanthum* in Potassium-Fortified Inland Saline Water. In : *American Journal of Applied Sciences*, vol. 15, n° 3, p. 186–197. DOI: 10.3844/ajassp.2018.186.197.
- Bull, James C.; Kenyon, Emma J.; Cook, Kevan J. (2012) Wasting disease regulates long-term population dynamics in a threatened seagrass. In : *Oecologia*, vol. 169, n° 1, p. 135–142. DOI: 10.1007/s00442-011-2187-6.
- Burdick, David M.; Short, Frederick T.; Wolf, Jaimie (1993) An index to assess and monitor the progression of wasting disease in eelgrass *Zostera marina*. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 94, n° 1, p. 83–90. En ligne : <http://www.jstor.org/stable/24832697>.
- Cabaço, Susana; Alexandre, Ana; Santos, Rui (2005) Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 298, p. 123–129. DOI: 10.3354/meps298123.
- Cabaço, Susana; Santos, Rui (2007) Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 340, n° 2, p. 204–212. DOI: 10.1016/j.jembe.2006.09.003.
- Cacabelos, E., Olabarria, C., Incera, M., & Troncoso, J. S. (2010a). Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(1), 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.05.012>
- Cacabelos, Eva; Olabarria, Celia; Incera, Mónica; Troncoso, Jesús S. (2010b) Do grazers prefer invasive seaweeds? In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 393, n° 1-2, p. 182–187. DOI: 10.1016/j.jembe.2010.07.024.
- Cai, Jianping; Ni, Jiaxuan; Chen, Zeyu; Wu, Shiqi; Wu, Ruijie; He, Chuang et al. (2023) Effects of ocean acidification and eutrophication on the growth and photosynthetic performances of a green tide alga *Ulva prolifera*. In : *Frontiers in Marine Science*, vol. 10, p. 1145048. DOI: 10.3389/fmars.2023.1145048.
- Carral-Murrieta C.O., Marques A.C., Serviere-Zaragoza E., Estrada-Gonzalez M.C., Cunha A.F., Fernandez M.O., Mazariegos-Villarreal A., Leon-Cisneros K., Agüero J., Mendoza-Becerril M.A. (2023). A survey of epibiont hydrozoans on *Sargassum*. *PeerJ* 11, e15423. <https://doi.org/10.7717/peerj.15423>.
- Carral-Murrieta C.O, Serviere-Zaragoza E., Castañeda Rivero F.R., Marques A.C., Mendoza-Becerril M.A. (2024). *Sargassum* species as hydrozoans substrates: Key patterns of association or just availability ? *Aquatic Botany*. Vol. 191. Doi : 10.1016/j.aquabot.2023.103738
- Cavanaugh, Kyle C.; Dangremond, Emily M.; Doughty, Cheryl L.; Williams, A. Park; Parker, John D.; Hayes, Matthew A. et al. (2019) Climate-driven regime shifts in a mangrove-salt marsh ecotone over the past 250 years. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 116, n° 43, p. 21602–21608. DOI: 10.1073/pnas.1902181116.
- Coma, Rafel; Ribes, Marta; Serrano, Eduard; Jiménez, Eroteida; Salat, Jordi; Pascual, Josep (2009) Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 106, n° 15, p. 6176–6181. DOI: 10.1073/pnas.0805801106.
- Critchley, A. T. (1981) Observations on the colonisation of Warden Point, Isle of Wight, by the introduced brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. In : *Phycologia*, n° 20, p. 102.

- Critchley, A. T.; Dijkema, R. (1984) On the Presence of the Introduced Brown Alga *Sargassum muticum*, Attached to Commercially Imported *Ostrea edulis* in the S. W. Netherlands, vol. 27, n° 5, p. 211–216. DOI: 10.1515/botm.1984.27.5.211.
- Critchley, A. T.; Visscher, P. R. M. de; Nienhuis, P. H. (1990) Canopy characteristics of the brown alga *Sargassum muticum* (Fucales, Phaeophyta) in Lake Grevelingen, southwest Netherlands. In : Sandra C. Lindstrom et Paul W. Gabrielson, coord.: Thirteenth International Seaweed Symposium. Dordrecht, 1990. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 211–217.
- Dennison, William C.; Alberte, Randall S. (1982) Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ manipulations of light intensity. In : *Oecologia*, vol. 55, n° 2, p. 137–144. DOI: 10.1007/BF00384478.
- Desmonts, Diane; Fritz, Hervé; Cornulier, Thomas; Maheo, Roger (2009) Rise in human activities on the mudflats and Brent Geese (*Branta bernicla*) wintering distribution in relation to *Zostera* spp. beds: a 30-year study. In : *Journal of Ornithology*, vol. 150, n° 4, p. 733–742. DOI: 10.1007/s10336-009-0391-5.
- Deysher, Larry; Norton, Trevor A. (1981) Dispersal and colonization in *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 56, n° 2-3, p. 179–195. DOI: 10.1016/0022-0981(81)90188-X.
- Deysher, Lawrence E. (1984) Reproductive phenology of newly introduced populations of the brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. In : *Hydrobiologia*, vol. 116, n° 1, p. 403–407. DOI: 10.1007/BF00027710.
- Duarte, Bernardo; Martins, Irene; Rosa, Rui; Matos, Ana R.; Roleda, Michael Y.; Reusch, Thorsten B. H. et al. (2018) Climate Change Impacts on Seagrass Meadows and Macroalgal Forests: An Integrative Perspective on Acclimation and Adaptation Potential. In : *Frontiers in Marine Science*, vol. 5, p. 190. DOI: 10.3389/fmars.2018.00190.
- Dufrêne M, Legendre P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. Vol. 67, N°3, p. 345-366.
- Engelen, Aschwin H.; Primo, Ana L.; Cruz, Teresa; Santos, Rui (2013) Faunal differences between the invasive brown macroalga *Sargassum muticum* and competing native macroalgae. In : *Biological Invasions*, vol. 15, n° 1, p. 171–183. DOI: 10.1007/s10530-012-0276-z.
- Engelen, Aschwin H.; Alexandra Serebryakova, Put Ang, Kevin Britton- Simmons, Frédéric Mineur, Morten F. Pedersen, Francisco Arenas, Consolación Fernández, Henning Steen, Robin Svenson, Henrik Pavia, Gunilla Toth, Frédérique Viard & Rui Santos (2015). Circumglobal Invasion by the Brown Seaweed *Sargassum muticum* : *Oceanography and Marine Biology* (56).
- Fagerström V., Dykman L., Bates E. (2019). Effect of habitat cues on the swimming behavior of pre-competent *Lacuna vincta* larvae from Friday Harbor, WA, USA. 18 p.
- Farnham, W.; Murfin, C.; Critchley, A.; Morrell, S. (1981) International Seaweed Symposium (Xth). DISTRIBUTION AND CONTROL OF THE BROWN ALGA SARGASSUM MUTICUM. In : Tore Levrig, coord.: *Proceedings*, Göteborg, Sweden, August 11–15, 1980: De Gruyter, p. 277–282.
- Firth, Louise B.; Foggo, Andy; Watts, Thomas; Knights, Antony M.; DeAmicis, Stacey (2024) Invasive macroalgae in native seagrass beds: vectors of spread and impacts. In : *Annals of Botany*, vol. 133, n° 1, p. 41–50. DOI: 10.1093/aob/mcad143.
- Fletcher, R. L. (1980) Studies on recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. In : *Botanica Marina*, III. Periodicity in gamete release and 'incubation' of early germiling stages.
- Fletcher, R. L.; Fletcher, S. M. (1975) Studies on the Recently Introduced Brown Alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt I. Ecology and Reproduction. In : 1437-4323, vol. 18, n° 3, p. 149–156. DOI: 10.1515/botm.1975.18.3.149.
- Fox-Kemper, B., H.T. Hewitt, C. Xiao, G. Aðalgeirsdóttir, S.S. Drijfhout, T.L. Edwards, N.R. Golledge, M. Hemer, R.E. Kopp, G. Krinner, A. Mix, D. Notz, S. Nowicki, I.S. Nurhati, L. Ruiz, J.-B. Sallée, A.B.A. Slanger, and Y. Yu (2021) Ocean, Cryosphere and Sea Level Change. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Pean, S. Berger, et al., éds. : Cambridge University Press (Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth : Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change : Chapter 9).
- Franssen, Susanne U.; Gu, Jenny; Bergmann, Nina; Winters, Gidon; Klostermeier, Ulrich C.; Rosenstiel, Philip et al. (2011) Transcriptomic resilience to global warming in the seagrass *Zostera marina*, a marine foundation species. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 108, n° 48, p. 19276–19281. DOI: 10.1073/pnas.1107680108.
- Gac, Jean-Philippe; Marrec, Pierre; Cariou, Thierry; Grossstefan, Emilie; Macé, Éric; Rimmelin-Maury, Peggy et al. (2021) Decadal Dynamics of the CO₂ System and Associated Ocean Acidification in Coastal Ecosystems of the North East Atlantic Ocean. In : *Frontiers in Marine Science*, vol. 8. DOI: 10.3389/fmars.2021.688008.
- Gallon, Regis; Robuchon, Marine; Leroy, Boris; Le Gall, Line; Valero, Myriam; Feunteun, Eric (2014) Twenty years of observed and predicted changes in subtidal red seaweed assemblages along a biogeographical transition zone:

inferring potential causes from environmental data. In : *Journal of Biogeography*, vol. 41, n° 12, p. 2293–2306. DOI: 10.1111/jbi.12380.

Greve, Tina Maria; Borum, Jens; Pedersen, Ole (2003) Meristematic oxygen variability in eelgrass (*Zostera marina*). In : *Limnology and Oceanography*, vol. 48, n° 1, p. 210–216. DOI: 10.4319/lo.2003.48.1.0210.

Grosjean P., Ibanez F., Etienne E. (2024). *pastecs*: Package for Analysis of Space-Time Ecological Series. R package version 1.4.2. <https://CRAN.R-project.org/package=pastecs>

Guillaumont B, Hamon D, Lafond LR, Le Rhun J, Levasseur J, Piriou JY. Etude régionale intégrée du golfe normano-breton : carte biomorphosédimentaire de la zone intertidale au 1/25000 - Côte Ouest du Cotentin et Baie du Mont-Saint-Michel. 1987.

Hales, J. M.; Fletcher, R. L. (1990) Studies on the Recently Introduced Brown Alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. V. Receptacle Initiation and Growth, and Gamete Release in Laboratory Culture. In : 1437-4323, vol. 33, n° 3, p. 241–250. DOI: 10.1515/botm.1990.33.3.241.

Hammer, K. J.; Borum, J.; Hasler-Sheetal, H.; Shields, E. C.; Sand-Jensen, K.; Moore, K. A. (2018) High temperatures cause reduced growth, plant death and metabolic changes in eelgrass *Zostera marina*. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 604, p. 121–132. DOI: 10.3354/meps12740.

Hartog, C. den (1997) Is *Sargassum muticum* a threat to eelgrass beds? In : *Aquatic Botany*, vol. 58, n° 1, p. 37–41. DOI: 10.1016/S0304-3770(97)00007-7.

Hily C., Bouteille M. (1999). Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences De La Vie - Life Sciences*, v. 322, p.1121-1131.

Hily, C. (2006) Fiche de synthèse sur les biocénoses : Les herbiers de Zostères marines (*Zostera marina* et *Zostera noltii*). REBENT.

Ibanez F., Dauvin J.-C., Etienne M. (1993). Comparaison des évolutions à long terme (1977-1990) de deux peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix (Manche occidentale) : relations avec les facteurs hydroclimatiques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol. 169, N°2, p. 181-214.

Ito, Tomohiro; Borlongan, Iris Ann; Nishihara, Gregory N.; Endo, Hikaru; Terada, Ryuta (2021) The effects of irradiance, temperature, and desiccation on the photosynthesis of a brown alga, *Sargassum muticum* (Fucales), from a native distributional range in Japan. In : *Journal of Applied Phycology*, vol. 33, n° 3, p. 1777–1791. DOI: 10.1007/s10811-021-02425-z.

Jacobucci, G. B., Tanaka, M. O., & Leite, F. P. P. (2009). Temporal variation of amphipod assemblages associated with *Sargassum filipendula* (Phaeophyta) and its epiphytes in a subtropical shore. *Aquatic Ecology*, 43(4), 1031-1040 p. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9230-2>

Kaldy, James E. (2014) Effect of temperature and nutrient manipulations on eelgrass *Zostera marina* L. from the Pacific Northwest, USA. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 453, p. 108–115. DOI: 10.1016/j.jembe.2013.12.020.

Kaldy, James E.; Brown, Cheryl A.; Pacella, Stephen R. (2022) Carbon limitation in response to nutrient loading in an eelgrass mesocosm: influence of water residence time. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 689, p. 1–17. DOI: 10.3354/meps14061.

Kim, Minju; Qin, Le-Zheng; Kim, Seung Hyeon; Song, Hwi-June; Kim, Young Kyun; Lee, Kun-Seop (2020) Influence of Water Temperature Anomalies on the Growth of *Zostera marina* Plants Held Under High and Low Irradiance Levels. In : *Estuaries and Coasts*, vol. 43, n° 3, p. 463–476. DOI: 10.1007/s12237-019-00578-2.

Kim SH; Kim JH; Park SR; Lee KS (2014) Annual and perennial life history strategies of *Zostera marina* populations under different light regimes. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 509, p. 1–13. DOI: 10.3354/meps10899.

Kruskal J.B., Wish M. (1978). Multidimensional scaling. SAGE Publications, Inc. <https://doi.org/10.4135/9781412985130>

Kumar, Amit; AbdElgawad, Hamada; Castellano, Immacolata; Lorenti, Maurizio; Delledonne, Massimo; Beemster, Gerrit T. S. et al. (2017) Physiological and Biochemical Analyses Shed Light on the Response of *Sargassum vulgare* to Ocean Acidification at Different Time Scales. In : *Frontiers in plant science*, vol. 8. En ligne : <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2017.00570>.

Kwiatkowski, Lester; Torres, Olivier; Bopp, Laurent; Aumont, Olivier; Chamberlain, Matthew; Christian, James R. et al. (2020) Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary production decline from CMIP6 model projections. In : *Biogeosciences*, vol. 17, n° 13, p. 3439–3470. DOI: 10.5194/bg-17-3439-2020.

Larkum, A.; Orth, R.; Duarte, C. (2006) *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, éd. En ligne : <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4419-2983-7>, consulté le 23 septembre 2024.

Lee, Kun-Seop; Park, Sang Rul; Kim, Young Kyun (2007) Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. In : Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, vol. 350, n° 1-2, p. 144–175. DOI: 10.1016/j.jembe.2007.06.016.

Lee, June-Yi; Marotzke, Jochem; Bala, Govindasamy; Cao, Long; Corti, Susanna; Dunne, John P. et al. (2021) Future global climate: scenario-based projections and near-term information. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Pean, S. Berger, et al., éds. : Cambridge University Press (Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth : Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change : Chapter 4).

Leite, F. P. P., Tanaka, M. O., & Gebara, R. S. (2007). Structural variation in the brown alga *Sargassum cymosum* and its effects on associated amphipod assemblages. *Brazilian Journal of Biology*, 67(2), 215–221. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842007000200006>

Lemesle S. (2015). Bioindicateurs du milieu marin: utilisation des macroalgues comme outil d'évaluation de la qualité biologique des eaux marines: réponse à une problématique d'échouages d'algues. Thèse de doctorat. Université de Caen Basse-Normandie. EdNBISE 497. 365 p. + Annexes.

Lemoine A., Ollivier E., Timsit O., Baffreau A., Garcia A. (2022). FANFARE : Etude de la FAuNe et la Flore marines des plAtiers RochEux entre les aires marines protégées de la Falaise du Bessin Occidental et de la Falaise du Cap Romain. 181 p. + Annexes.

Longphuirt, S.; Eschmann, C.; Russell, C.; Stengel, D. B. (2013) Seasonal and species-specific response of five brown macroalgae to high atmospheric CO₂. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 493, p. 91–102. DOI: 10.3354/meps10570.

Magaña-Gallegos, Edén; Villegas-Muñoz, Eva; Salas-Acosta, Evelyn Raquel; Barba-Santos, M. Guadalupe; Silva, Rodolfo; van Tussenbroek, Brigitta I. (2023) The Effect of Temperature on the Growth of Holopelagic *Sargassum* Species. In : *Phycology*, vol. 3, n° 1, p. 138–146. DOI: 10.3390/phycology3010009.

Martin, L. M., Taylor, M., Huston, G., Goodwin, D. S., Schell, J. M., & Siuda, A. N. S. (2021). Pelagic *Sargassum* morphotypes support different rafting motile epifauna communities. *Marine Biology*, 168(7). <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03910-2>

Matéo Ramírez & García Raso (2012). Temporal changes in the structure of the crustacean decapod assemblages associated with *Cymodocea nodosa* meadows from the Alboran Sea (Western Mediterranean Sea). *Marine ecology*. Vol. 33. Issue 3. p.302-316.

Météo France (2023a). Bilan climatique du printemps 2023 (mars-avril-mai). <https://meteofrance.fr/actualite/publications/2023-les-bilans-climatiques>

Météo France (2023b). Bilan climatique. Juillet et août 2023. Consulté le 04 février 2024. <https://meteofrance.fr/actualite/publications/2023-les-bilans-climatiques>

Météo France (2023c). La vigilance météorologique - Bilan 2023. 21 p.

<https://meteofrance.fr/actualite/publications/documents-institutionnels/les-bilans-vigilance>

Météo France (2024a). Bilan climatique. Juin, juillet et août 2024. Consulté le 04 février 2025. <https://meteofrance.fr/actualite/publications/2024-les-bilans-climatiques>

Météo France (2024b). Bilan climatique du printemps 2024 (mars-avril-mai). <https://meteofrance.fr/actualite/publications/2024-les-bilans-climatiques>

Météo France (2024c). Bulletin climatologique mensuel régional Normandie. Consulté le 04 février 2025. https://donneespubliques.meteofrance.fr/?fond=produit&id_produit=129&id_rubrique=52

MNHN & OFB (2023). INPN. Typologie nationale des habitats marins benthiques de la Manche, de la Mer du Nord et de l'Atlantique (NatHab-Atl). https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_typo/46/cd_hab/821. Consulté le 27/01/2023. Dernière mise à jour : 21/03/2023.

Moore, Kenneth; Short, Frederick; Larkum, Anthony; Orth, Robert; Duarte, Carlos (2006) *Zostera*: Biology, Ecology, and Management, p. 361–386.

Moore, Kenneth A.; Shields, Erin C.; Parrish, David B. (2014) Impacts of Varying Estuarine Temperature and Light Conditions on *Zostera marina* (Eelgrass) and its Interactions With *Ruppia maritima* (Widgeongrass). In : *Estuaries and Coasts*, vol. 37, n° S1, p. 20–30. DOI: 10.1007/s12237-013-9667-3.

Moreno-Marín, Francisco; Brun, Fernando Guillermo; Pedersen, Morten Foldager (2018) Additive response to multiple environmental stressors in the seagrass *Zostera marina* L. In : *Limnology and Oceanography*, vol. 63, n° 4, p. 1528–1544. DOI: 10.1002/lio.10789.

Mvungi, Esther F.; Lyimo, Thomas J.; Björk, Mats (2012) When *Zostera marina* is intermixed with *Ulva*, its photosynthesis is reduced by increased pH and lower light, but not by changes in light quality. In : *Aquatic Botany*, vol. 102, p. 44–49. DOI: 10.1016/j.aquabot.2012.04.007.

- Nejrup, Lars Brammer; Pedersen, Morten Foldager (2008) Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. In : Aquatic Botany, vol. 88, n° 3, p. 239–246. DOI: 10.1016/j.aquabot.2007.10.006.
- Niu, Jun (2013) Precipitation in the Pearl River basin, South China: scaling, regional patterns, and influence of large-scale climate anomalies. In : Stochastic Environmental Research and Risk Assessment, vol. 27, n° 5, p. 1253–1268. DOI: 10.1007/s00477-012-0661-2.
- Noël P. (2017). INPN. Crevette d'herbiers. https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/18395/tab/fiche. Consulté le 27/01/2023.
- Norton, Trevor A. (1977) The growth and development of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. In : Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, vol. 26, n° 1, p. 41–53. DOI: 10.1016/0022-0981(77)90079-X.
- Norton T., Benson M.R. (1983). Interactions between *Sargassum* and its fauna. Marine Biology. Vol. 177. p. 169–177.
- Orth, Robert J.; Moore, Kenneth A. (1986) Seasonal and year-to-year variations in the growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. In : Aquatic Botany, vol. 24, n° 4, p. 335–341. DOI: 10.1016/0304-3770(86)90100-2.
- Palacios, S. L.; Zimmerman, R. C. (2007) Response of eelgrass *Zostera marina* to CO₂ enrichment: possible impacts of climate change and potential for remediation of coastal habitats. In : Marine Ecology Progress Series, vol. 344, p. 1–13. DOI: 10.3354/meps07084.
- Peralta, G.; Pérez-Lloréns, J.L.; Hernández, I.; Vergara, J.J (2002) Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. In : Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, vol. 269, n° 1, p. 9–26. DOI: 10.1016/S0022-0981(01)00393-8.
- Phillips, Ronald C.; Backman, Thomas W. (1983) Phenology and reproductive biology of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Bahia Kino, sea of Cortez, Mexico. In : Aquatic Botany, vol. 17, n° 1, p. 85–90. DOI: 10.1016/0304-3770(83)90020-7.
- Plouguerné, Erwan; Le Lann, Klervi; Connan, Solène; Jechoux, Grégory; Deslandes, Eric; Stiger, Valérie (2006) Spatial and seasonal variation in density, reproductive status, length and phenolic content of the invasive brown macroalga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt along the coast of Western Brittany (France). In : Aquatic Botany, vol. 85, p. 337–344. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.06.011.
- Pollom R. (2015). *Nerophis ophidion*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T198764A80255416. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015.RLTS.T198764A80255416.en>
- Raoux, Aurore; Pezy, Jean-Philippe; Sporniak, Thomas; Dauvin, Jean-Claude (2021) Does the invasive macro-algae *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, 1955 offer an appropriate temporary habitat for mobile fauna including non indigenous species? In : Ecological Indicators, vol. 126, p. 107624. DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107624.
- REBENT Ifremer-CNRS-CEVA (2007). Les herbiers de zostères de la région Bretagne - Inventaire 2007 des sites.
- Repolho, Tiago; Duarte, Bernardo; Dionísio, Gisela; Paula, José Ricardo; Lopes, Ana R.; Rosa, Inês C. et al. (2017) Seagrass ecophysiological performance under ocean warming and acidification. In : Scientific Reports, vol. 7, p. 41443. DOI: 10.1038/srep41443.
- Sawall, Yvonne; Ito, Maysa; Pansch, Christian (2021) Chronically elevated sea surface temperatures revealed high susceptibility of the eelgrass *Zostera marina* to winter and spring warming. In : Limnology and Oceanography, vol. 66, n° 12, p. 4112–4124. DOI: 10.1002/limo.11947.
- Short, Frederick; Mcroy, C. (1984) Nitrogen Uptake by Leaves and Roots of the Seagrass *Zostera marina* L. In : Botanica Marina - BOT MAR, vol. 27, p. 547–556. DOI: 10.1515/botm.1984.27.12.547.
- Smith I. (2023). *Lacuna vincta* (Montagu, 1803) Identification and Biology. 16 p.
- Stiger-Pouvreau, Valérie; Mattio, Lydiane; Ramon N'Yeurt, Antoine de; Uwai, Shinya; Dominguez, Herminia; Flórez-Fernández, Noelia et al. (2023) A concise review of the highly diverse genus *Sargassum* C. Agardh with wide industrial potential. In : Journal of Applied Phycology, vol. 35, n° 4, p. 1453–1483. DOI: 10.1007/s10811-023-02959-4.
- Strong, J. A. (2003) The Environmental impact of *Sargassum muticum* on the coastline of Northern Ireland., Belfast.
- Thomsen, Mads S.; Wernberg, Thomas; Stæhr, Peter A.; Pedersen, Morten F. (2006) Spatio-temporal distribution patterns of the invasive macroalga *Sargassum muticum* within a Danish *Sargassum*-bed. In : Helgoland Marine Research, vol. 60, n° 1, p. 50–58. DOI: 10.1007/s10152-005-0016-1.
- Tréguer, Paul; Goberville, Eric; Barrier, Nicolas; L'helguen, Stéphane; Morin, Pascal; Bozec, Yann et al. (2014) Large and local-scale influences on physical and chemical characteristics of coastal waters of Western Europe during winter. In : Journal of Marine Systems, vol. 139, p. 79–90. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2014.05.019.

Tweedley, James (2006) The effect of the invasive alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt on the Seagrass *Zostera marina* L. and its associated fauna. MRes Marine Biology. University of Plymouth.

Tweedley, JR; Jackson, E. L.; Attrill, M. J. (2008) *Zostera marina* seagrass beds enhance the attachment of the invasive alga *Sargassum muticum* in soft sediments. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 354, p. 305–309. DOI: 10.3354/meps07242.

Valle, Mireia; Chust, Guillem; del Campo, Andrea; Wisz, Mary S.; Olsen, Steffen M.; Garmendia, Joxe Mikel; Borja, Ángel (2014) Projecting future distribution of the seagrass *Zostera noltii* under global warming and sea level rise. In : *Biological Conservation*, vol. 170, p. 74–85. DOI: 10.1016/j.biocon.2013.12.017.

Viejo, Rosa M. (1999) Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. In : *Aquatic Botany*, vol. 64, n° 2, p. 131–149. DOI: 10.1016/S0304-3770(99)00011-X

Walker, D. I.; Hillman, K. A.; Kendrick, G. A.; Lavery, P. (2001) Ecological significance of seagrasses: Assessment for management of environmental impact in Western Australia. In : *Ecological Engineering*, vol. 16, n° 3, p. 323–330. DOI: 10.1016/S0925-8574(00)00118-X.

Wang, Zhaohua; Pei, Yanzhao; Yan, Wenjie; Lu, Lv; Zhou, Bin (2023) Seasonal temperature variation in *Zostera marina* seedlings under ocean acidification. In : *Frontiers in Marine Science*, vol. 10. En ligne : <https://www.frontiersin.org/journals/marine-science/articles/10.3389/fmars.2023.1304132>.

Weis (1968). Fauna Associated with Pelagic *Sargassum* in the Gulf Stream. *American Midland Naturalist*. Vol. 80, N°2, p.554–558. doi:10.2307/2423550

Wen, Jiayi; Zou, Dinghui (2021) Interactive effects of increasing atmospheric CO₂ and copper exposure on the growth and photosynthesis in the young sporophytes of *Sargassum fusiforme* (Phaeophyta). In : *Chemosphere*, vol. 269, p. 129397. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.129397.

Wernberg, Thomas; Bennett, Scott; Babcock, Russell C.; Bettignies, Thibaut de; Cure, Katherine; Depczynski, Martial et al. (2016) Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. In : *Science (New York, N.Y.)*, vol. 353, n° 6295, p. 169–172. DOI: 10.1126/science.aad8745.

Wilson, K. L.; Lotze, H. K. (2019) Climate change projections reveal range shifts of eelgrass *Zostera marina* in the Northwest Atlantic. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 620, p. 47–62. DOI: 10.3354/meps12973.

Winters, Gidon; Nelle, Peter; Fricke, Birgit; Rauch, Gisep; Reusch, Thorsten (2011) Effects of a simulated heat wave on photophysiology and gene expression of high- and low-latitude populations of *Zostera marina*. In : *Marine Ecology Progress Series*, vol. 435, p. 83–95. DOI: 10.3354/meps09213.

Withers R. G., Farnham W. F., Lewey S., Jephson N.A, Haythorn M., Gray P.W.G (1975). The Epibionts of *Sargassum muticum* in British Waters. *Marine Biology*. Vol.31. p. 79-86.

Wrede, Robert E. de (1978) Growth in varying culture conditions of embryos of three Hawaiian species of *Sargassum* (Phaeophyta, Sargassaceae). In : *Phycologia*, vol. 17, n° 1, p. 23–31. DOI: 10.2216/i0031-8884-17-1-23.1.

Wu, Hailong; Feng, Jingchi; Li, Xinshu; Zhao, Chunyan; Liu, Yanhong; Yu, Jintao; Xu, Juntian (2019) Effects of increased CO₂ and temperature on the physiological characteristics of the golden tide blooming macroalgae *Sargassum horneri* in the Yellow Sea, China. In : *Marine pollution bulletin*, vol. 146, p. 639–644. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2019.07.025.

Xu, Shaochun; Zhang, Yu; Zhou, Yi; Xu, Shuai; Yue, Shidong; Liu, Mingjie; Zhang, Xiaomei (2022) Warming northward shifting southern limits of the iconic temperate seagrass (*Zostera marina*). In : *iScience*, vol. 25, n° 8, p. 104755. DOI: 10.1016/j.isci.2022.104755.

Xu, Zhiguang; Gao, Guang; Xu, Juntian; Wu, Hongyan (2017) Physiological response of a golden tide alga (*Sargassum muticum*) to the interaction of ocean acidification and phosphorus enrichment. In : *Biogeosciences*, vol. 14, n° 3, p. 671–681. DOI: 10.5194/bg-14-671-2017.

Yan, Fang; Li, Lingxue; Yu, Daode; Cui, Cuiju; Zang, Shasha; Xu, Zhiguang; Wu, Hongyan (2021) Physiological Responses of *Sargassum muticum*, a Potential Golden Tide Species, to Different Levels of Light and Nitrogen. In : *Frontiers in Ecology and Evolution*, vol. 9. DOI: 10.3389/fevo.2021.759732.

Yan, Fang; Lv, Zhengzheng; Jiang, Huichao; Wu, Hongyan; Song, Xiukai; Jiang, Xiangyang et al. (2024) Coupling effects of CO₂-induced ocean acidification and nitrogen enrichment on growth, photosynthesis and nitrogen utilization of an invasive seaweed (*Sargassum muticum*). In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol. 579, p. 152049. DOI: 10.1016/j.jembe.2024.152049.

Yan, Wenjie; Wang, Zhaohua; Pei, Yanzhao; Zhou, Bin (2023) How does ocean acidification affect *Zostera marina* during a marine heatwave? In : *Marine pollution bulletin*, vol. 194, n° Pt B, p. 115394. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2023.115394.

Yan, Wenjie; Wang, Zhaohua; Pei, Yanzhao; Zhou, Bin (2024) Adaptive responses of eelgrass (*Zostera marina* L.) to ocean warming and acidification. In : Plant physiology and biochemistry : PPB, vol. 206, p. 108257. DOI: 10.1016/j.plaphy.2023.108257.

Yoshida, Goro; Shimabukuro, Hiromori; Sakanishi, Yoshihiko (2015) Effect of temperature on the shoot growth of *Sargassum muticum* under laboratory culture conditions. In : Algal Resources, vol. 8, n° 2, p. 121–127. DOI: 10.20804/jsap.8.2_121.

Yuan, Chun; Yang, Shuo; Wang, Yue; Cui, Qing (2014) Effect of Temperature on the Growth and Biochemical Composition of *Sargassum muticum*. In : Advanced Materials Research, 989-994, p. 747–750. DOI: 10.4028/www.scientific.net/AMR.989-994.747.

Zeebe, Richard E.; Wolf-Gladrow, Dieter (2001) CO₂ in seawater. Equilibrium, kinetics, isotopes. Amsterdam, London, New York etc. : Elsevier (Elsevier oceanography series, 65).

Zimmerman, R. C.; Hill, V. J.; Jinuntuya, M.; Celebi, B.; Ruble, D.; Smith, M. et al. (2017) Experimental impacts of climate warming and ocean carbonation on eelgrass *Zostera marina*. In : Marine Ecology Progress Series, vol. 566, p. 1–15. DOI: 10.3354/meps12051.

Zimmerman, R. C.; Kohrs, D. G.; Steller, D. L.; Alberte, R. S. (1995) Carbon Partitioning in Eelgrass (Regulation by Photosynthesis and the Response to Daily Light-Dark Cycles). In : Plant physiology, vol. 108, n° 4, p. 1665–1671. DOI: 10.1104/pp.108.4.1665.

Zimmerman, R. C.; Kohrs, D. G.; Steller, D. L.; Alberte, R. S. (1997) Impacts of CO₂ Enrichment on Productivity and Light Requirements of Eelgrass. In : Plant physiology, vol. 115, n° 2, p. 599–607. DOI: 10.1104/pp.115.2.599.

Zimmerman, Richard C. (2021) Scaling up: Predicting the Impacts of Climate Change on Seagrass Ecosystems. In : Estuaries and Coasts, vol. 44, n° 2, p. 558–576. DOI: 10.1007/s12237-020-00837-7.

ANNEXES

Annexe 1. Matrices de confusion globale des six classifications appliquées aux images drone.

Annexe 2. Taxa de macrofaune déterminés dans l'étude et références des ouvrages taxonomiques.

Annexe 3. Moyennes et écart-types (n = 3) des Fv/Fm, α , rETRmax et Ek des sargasses mesurés à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours) pour les quatre modalités testées (T pH, T pH-, T+ pH, T+ pH-). Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre aux différents pas de temps sont significativement similaires (tests ANOVA et Tukey HSD; p > 0,05; n = 3). Les astérisques (*) indiquent des différences significatives au temps T28 entre les modalités identifiées (tests ANOVA et Tukey HSD; p < 0,05; n = 3).

Annexe 4. Moyennes et écart-types (n = 3) des Fv/Fm, α , rETRmax et Ek des zostères mesurés à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours) pour les quatre modalités testées (T pH, T pH-, T+ pH, T+ pH-). Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre aux différents pas de temps sont significativement similaires (tests ANOVA et Tukey HSD; p > 0,05; n = 3).

Annexe 5. Clé d'identification de *Zostera marina*

Annexe 6 Clé d'identification de *Sargassum muticum*

Annexe 7. Relevés d'observation terrain lors des deux ateliers du 12/03/2024 et 10/04/2023

Annexe 8. Fiches terrain éditées à partir des informations et photos transmises par l'association AVRIL en février 2024

Annexe 9. Fiches terrain éditées à partir des informations et photos transmises par l'association AVRIL en avril 2024

Annexe 10. Fiches terrain éditées à partir des informations et photos transmises par l'association AVRIL en octobre 2024

Annexe 1. Matrices de confusion globale des six classifications appliquées aux images drone.

07/05/2023	Sargasses	Zostères	Roches	Sédiment	Total	U_Accuracy	Kappa	
Sargasses	1342	4	5	46	1397	0,96		
Zostères	17	1134	0	130	1281	0,89		
Roches	9	12	244	259	524	0,47		
Sédiment	35	93	11	1662	1801	0,92		
Total	1403	1239	255	2051	5003			
P_Accuracy	0,96	0,92	0,96	0,81		0,88		
Kappa							0,82	
03/08/2023	Sargasses	Zostères	Roches	Sédiment	Eau	Total	U_Accuracy	Kappa
Sargasses	519	21	371	4	0	915	0,57	
Zostères	2	964	3	40	55	1064	0,91	
Roches	40	5	298	6	0	349	0,85	
Sédiment	0	47	1	1084	90	1222	0,89	
Eau	0	44	0	5	1402	1451	0,97	
Total	561	1081	673	1139	1547	5001		
P_Accuracy	0,93	0,89	0,44	0,95	0,91		0,85	
Kappa								0,83
31/08/2023	Sargasses	Zostères	Roches	Sédiment	Eau	Total	U_Accuracy	Kappa
Sargasses	193	1	50	1	400	645	0,30	
Zostères	2	602	4	8	579	1195	0,50	
Roches	20	34	618	7	55	734	0,84	
Sédiment	0	22	4	258	95	379	0,68	
Eau	3	31	1	3	2008	2046	0,98	
Total	218	690	677	277	3137	4999		
P_Accuracy	0,89	0,87	0,91	0,93	0,64		0,74	
Kappa								0,72
10/04/2024	Sargasses	Zosteres	Roches	Sediment	Eau	Total	U_Accuracy	Kappa
Sargasses	321	33	59	19	99	531	0,60	
Zosteres	24	341	0	89	243	697	0,49	
Roches	11	0	1066	13	0	1090	0,98	
Sediment	25	54	90	768	177	1114	0,69	
Eau	7	11	3	69	1477	1567	0,94	
Total	388	439	1218	958	1996	4999		
P_Accuracy	0,83	0,78	0,88	0,80	0,74		0,79	
Kappa								0,77
23/07/2024	Sargasses	Zosteres	Roches	Sediment	Eau	Total	U_Accuracy	Kappa
Sargasses	561	28	54	5	18	666	0,84	
Zosteres	4	887	1	3	35	930	0,95	
Roches	22	4	426	64	1	517	0,82	
Sediment	2	29	38	557	46	672	0,83	
Eau	20	189	2	19	447	677	0,66	
Total	609	1137	521	648	547	3462		
P_Accuracy	0,92	0,78	0,82	0,86	0,82		0,83	
Kappa								0,79
21/08/2024	Sargasses	Zosteres	Roches	Sediment	Eau	Total	U_Accuracy	Kappa
Sargasses	163	4	42	0	2	211	0,77	
Zosteres	0	891	2	14	64	971	0,92	
Roches	5	5	1424	42	6	1482	0,96	
Sediment	1	28	40	577	52	698	0,83	
Eau	0	10	13	84	1531	1638	0,93	
Total	169	938	1521	717	1655	5000		
P_Accuracy	0,96	0,95	0,94	0,80	0,93		0,92	
Kappa								0,90

Annexe 2. Taxa de macrofaune déterminés dans l'étude et références des ouvrages taxonomiques.

Taxon	Autorité	AphiaID	Références bibliographiques
<i>Abludomelita obtusata</i>	(Montagu, 1813)	102788	1,2
Acari nd.	Leach, 1817	292684	
<i>Achelia echinata</i>	Hodge, 1864	134599	3
Actiniaria nd.	Hertwig, 1882	1360	
Actinopterygii nd.		10194	4,5
<i>Aequipecten opercularis</i>	(Linnaeus, 1758)	140687	
<i>Aetea anguina</i>	(Linnaeus, 1758)	111062	3,6
<i>Amathia gracilis</i>	(Leidy, 1855)	851589	
<i>Amathia lendigera</i>	(Linnaeus, 1758)	111659	3
<i>Amphilectus fucorum</i>	(Esper, 1794)	150225	
<i>Amphipholis squamata</i>	(Delle Chiaje, 1828)	125064	7-12
Amphipoda nd.	Latreille, 1816	1135	
<i>Ampithoe ramondi</i>	Audouin, 1826	102000	13-15
<i>Ampithoe rubricata</i>	(Montagu, 1808)	102002	
<i>Ampithoe sp.</i>	Leach, 1814	101459	14,16,17
<i>Aora sp.</i>	Krøyer, 1845	101464	
<i>Aora spinicornis</i>	Afonso, 1976	102013	14,16,17
Aoridae nd.	Stebbing, 1899	101368	
<i>Apherusa bispinosa</i>	(Spence Bate, 1857)	102160	18,19
<i>Apletodon dentatus</i>	(Facciolà, 1887)	126510	
<i>Aplidium glabrum</i>	(Verrill, 1871)	103647	20
<i>Aploidium pallidum</i>	(Verrill, 1871)	103658	
Asciidiacea nd.	Blainville, 1824	1839	1-3,21
<i>Athanas nitescens</i>	(Leach, 1814)	107486	
<i>Austrominius modestus</i>	(Darwin, 1854)	712167	1
Autolytinae nd.	Langerhans, 1879	152231	
<i>Bittium reticulatum</i>	(da Costa, 1778)	139054	1,2
<i>Boccardia polybranchia</i>	(Haswell, 1885)	131111	
Bopyridae nd.	Rafinesque, 1815	1195	1
<i>Bopyrus sp.</i>	Bosc, 1801	1650761	
<i>Botrylloides leachii</i>	(Savigny, 1816)	250081	1,2,22
<i>Botrylloides sp.</i>	Milne Edwards, 1841	103528	
<i>Botryllus schlosseri</i>	(Pallas, 1766)	103862	22
<i>Branchiomma infarctum</i>	(Krøyer, 1856)	130880	
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	(Linnaeus, 1758)	141767	1,2
Campanulariidae nd.	Johnston, 1836	1606	
<i>Celleporella hyalina</i>	(Linnaeus, 1767)	111397	1,2
<i>Celleporina caliciformis</i>	(Lamouroux, 1816)	221538	
<i>Centrolabrus exoletus</i>	(Linnaeus, 1758)	126961	3,23-25
<i>Cerithiopsis tubercularis</i>	(Montagu, 1803)	139085	
Cheilostomatida nd.	Busk, 1852	110722	7,26,27
<i>Clytia gracilis</i>	(M. Sars, 1851)	117367	
<i>Clytia hemisphaerica</i>	(Linnaeus, 1767)	117368	7,26,27
<i>Conopeum reticulum</i>	(Linnaeus, 1767)	111351	
Copepoda nd.	Milne Edwards, 1840	1080	7,26,27
<i>Cradoscrupeocellaria ellisi</i>	(Vieira & Spencer Jones, 2012)	738976	

<i>Cradoscrupocellaria reptans</i>	(Linnaeus, 1758)	738997	28
<i>Cradoscrupocellaria sp.</i>	Vieira, Spencer Jones & Winston, 2013	738968	
<i>Crangon crangon</i>	(Linnaeus, 1758)	107552	3,29
<i>Crisilla semistriata</i>	(Montagu, 1808)	141280	
<i>Cyclostomatida</i> nd.	Busk, 1852	110724	30–32
<i>Cymodoce truncata</i>	Leach, 1814	118936	
<i>Demospongiae</i> nd.	Sollas, 1885	164811	7,10,12,33–35
<i>Dexamine spinosa</i>	(Montagu, 1813)	102135	
<i>Didemnidæ</i> nd.	Giard, 1872	103439	36–38
<i>Didemnum candidum</i>	Savigny, 1816	146902	
<i>Didemnum maculosum</i>	(Milne Edwards, 1841)	103570	39
<i>Didemnum sp.</i>	Savigny, 1816	103456	
<i>Distomus variolosus</i>	Gaertner, 1774	103890	39
<i>Dynamene bidentata</i>	(Adams, 1800)	256988	
<i>Electra pilosa</i>	(Linnaeus, 1767)	111355	7,26,27,40,41
<i>Endeis spinosa</i>	(Montagu, 1808)	134674	
<i>Ericthonius brasiliensis</i>	(Dana, 1853)	102401	7,26,27,40,41
<i>Escharina sp.</i>	Milne Edwards, 1836	110972	
<i>Eualus occultus</i>	(Lebour, 1936)	107506	7,26,27,40,41
<i>Galathea squamifera</i>	Leach, 1814	107154	
<i>Gammarida</i> nd.	Latreille, 1816	236816	42
<i>Gammaridae</i> nd.	Latreille, 1802	101383	
<i>Gammaropsis maculata</i>	(Johnston, 1828)	102364	7,10,12,34,35,43
<i>Gammaropsis sp.</i>	Lilljeborg, 1855	101558	
<i>Gammarus sp.</i>	Fabricius, 1775	101537	44
<i>Gastropoda</i> nd.	Cuvier, 1795	101	
<i>Gibbula magus</i>	(Linnaeus, 1758)	141790	14,15
<i>Gobiidae</i> nd.	Cuvier, 1816	125537	
<i>Gobiiformes</i> nd.	Cuvier, 1816	1517500	14,15
<i>Haliclona (Reniera) cinerea</i>	(Grant, 1826)	166605	
<i>Halyphysema tumanowiczii</i>	Bowerbank, 1862	113869	3,23–25
<i>Hippolyte inermis</i>	Leach, 1816	107511	
<i>Hippolyte leptocerus</i>	(Heller, 1863)	107513	7,10,12,34
<i>Hippolyte sp.</i>	Leach, 1814	106987	
<i>Hippolyte varians</i>	Leach, 1814	107518	14,15
<i>Hydrozoa</i> nd.	Owen, 1843	1337	
<i>Idotea linearis</i>	(Linnaeus, 1767)	119046	44
<i>Inachus phalangium</i>	(Fabricius, 1775)	107333	
<i>Inachus sp.</i>	Weber, 1795	106905	44
<i>Janua heterostropha</i>	(Montagu, 1803)	884193	
<i>Jassa sp.</i>	Leach, 1814	101571	13–15
<i>Kirchenpaueria pinnata</i>	(Linnaeus, 1758)	117674	
<i>Kirchenpaueria sp.</i>	Jickeli, 1883	117125	3
<i>Labridae</i> nd.	Cuvier, 1816	125541	
<i>Lacuna vincta</i>	(Montagu, 1803)	140170	40,45
<i>Laomedea angulata</i>	Hincks, 1861	117379	
<i>Laomedea calceolifera</i>	(Hincks, 1871)	117380	40,45
<i>Laomedea exigua</i>	M. Sars, 1857	117381	
<i>Laomedea flexuosa</i>	Alder, 1857	117382	14,15

<i>Laomedea</i> sp.	Lamouroux, 1812	117033	
<i>Lepidochitona cinerea</i>	(Linnaeus, 1767)	152774	28
<i>Leptoclinides faeroensis</i>	Bjerkan, 1905	103583	
<i>Leucothoe incisa</i>	Robertson, 1892	102460	7,10,33,34,46
<i>Leucothoe spinicarpa</i>	(Abildgaard, 1789)	102470	
<i>Liocarcinus navigator</i>	(Herbst, 1794)	107392	14,47
<i>Macropodia deflexa</i>	Forest, 1978	107338	
<i>Macropodia rostrata</i>	(Linnaeus, 1761)	107345	39
<i>Macropodia tenuirostris</i>	(Leach, 1814)	107346	
<i>Molgula manhattensis</i>	(De Kay, 1843)	103788	3,18,19
<i>Musculus subpictus</i>	(Cantraine, 1835)	506128	
Mysidae nd.	Haworth, 1825	119822	1,2
<i>Myxilla (Myxilla) rosacea</i>	(Lieberkühn, 1859)	169488	
<i>Myxilla</i> sp.	Schmidt, 1862	131970	7,26,27,40,41,48
Nematoda nd.		799	
Nemertea nd.		152391	7,26,27,40,41
Nereididae nd.	Blainville, 1818	22496	
<i>Nerophis lumbriciformis</i>	(Jenyns, 1835)	127383	7,26,27,40,41,48
<i>Nerophis ophidion</i>	(Linnaeus, 1758)	127385	
<i>Obelia dichotoma</i>	(Linnaeus, 1758)	117386	7,26,27,40,41
<i>Obelia geniculata</i>	(Linnaeus, 1758)	117388	
<i>Obelia</i> sp.	Péron & Lesueur, 1810	117034	7,26,27,40,41
<i>Ocenebra erinaceus</i>	(Linnaeus, 1758)	140405	
<i>Orchomene humilis</i>	(A. Costa, 1853)	102665	39
<i>Orthopyxis integra</i>	(MacGillivray, 1842)	117393	
Ostracoda nd.	Latreille, 1802	1078	13–15
Paguroidea nd.	Latreille, 1816	106687	
<i>Pagurus bernhardus</i>	(Linnaeus, 1758)	107232	5
<i>Pagurus cuanensis</i>	Bell, 1845	107235	
<i>Palaemon serratus</i>	(Pennant, 1777)	107616	1,49
<i>Parapionosyllis minuta</i>	(Pierantoni, 1903)	131340	
<i>Parasabella tommasi</i>	(Giangrande, 1994)	530936	14,15
<i>Pariambus typicus</i>	(Krøyer, 1845)	101857	
<i>Pedicellina nutans</i>	Dalyell, 1848	111808	28
<i>Perophora listeri</i>	Wiegman, 1835	103759	
<i>Perrierella audouiniana</i>	(Spence Bate, 1857)	102710	3,50
<i>Philocheras fasciatus</i>	(Risso, 1816)	107559	
<i>Phtisica marina</i>	Slabber, 1769	101864	1–3,21
<i>Pilumnus hirtellus</i>	(Linnaeus, 1761)	107418	
<i>Pisa tetraodon</i>	(Pennant, 1777)	107358	1–3,21
<i>Pisidia longicornis</i>	(Linnaeus, 1767)	107188	
<i>Platynereis dumerilii</i>	(Audouin & Milne Edwards, 1833)	130417	1,2
<i>Pleurobranchus membranaceus</i>	(Montagu, 1816)	140820	
<i>Podocerus variegatus</i>	Leach, 1814	103056	1–3,21
<i>Polyarpia comata</i>	(Alder, 1863)	103899	
Polyclinidae nd.	Milne Edwards, 1841	103441	1–3,21
<i>Polyclinum aurantium</i>	Milne Edwards, 1841	103674	
<i>Polydora hoplura</i>	Claparède, 1868	131146	7,10,12,34
<i>Polydora</i> sp.	Bosc, 1802	129616	

<i>Pomatoschistus flavesiensis</i>	(Fabricius, 1779)	1526389	7,10,12,34,51
<i>Praunus flexuosus</i>	(Müller, 1776)	120177	
<i>Processa edulis crassipes</i>	Nouvel & Holthuis, 1957	108336	3,23
<i>Pyura microcosmus</i>	(Savigny, 1816)	103851	
<i>Rissoa guerinii</i>	Récluz, 1843	141353	3,23
<i>Rissoa parva</i>	(da Costa, 1778)	141365	
<i>Scruparia ambigua</i>	(d'Orbigny, 1841)	111539	18,19
<i>Siriella armata</i>	(Milne Edwards, 1837)	120208	
Spionidae nd.	Grube, 1850	913	3
<i>Spirobranchus lamarckii</i>	(Quatrefages, 1866)	560033	
<i>Spirobranchus triqueter</i>	(Linnaeus, 1758)	555935	28,52
<i>Stenothoe monoculoides</i>	(Montagu, 1813)	103169	
<i>Steromphala cineraria</i>	(Linnaeus, 1758)	1039839	28,52
<i>Steromphala pennanti</i>	(R.A. Philippi, 1851)	1039846	
<i>Steromphala umbilicalis</i>	(da Costa, 1778)	1039850	28,52
<i>Styela clava</i>	Herdman, 1881	103929	
<i>Sycon ciliatum</i>	(Fabricius, 1780)	132251	28,52
<i>Syllis prolifera</i>	Krohn, 1852	131452	
<i>Syphodus melops</i>	(Linnaeus, 1758)	273571	3
<i>Syngnathus acus</i>	Linnaeus, 1758	127387	
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Nilsson, 1855	127389	39
<i>Tricolia pullus</i>	(Linnaeus, 1758)	141700	
<i>Tritia reticulata</i>	(Linnaeus, 1758)	876821	3,53
<i>Tritia varicosa</i>	(W. Turton, 1825)	1391526	
<i>Tryphosella sarsi</i>	Bonnier, 1893	102771	3,53

Lincoln R.J. (1979). British marine Amphipoda: Gammaridea. (British Museum (Natural History)).

2. Zettler M.L., and Zettler A. (2017). Marine and freshwater Amphipoda from the Baltic Sea and adjacent territories (ConchBooks).
3. Hayward P.J., and Ryland J.S. eds. (1990). The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe Volume I: Introduction and Protozoans to Arthropods (Clarendon Press).
4. Munilla León T., and Soler-Membrives A. (2014). Fauna ibérica (Museo nacional de ciencias naturales Consejo superior de investigaciones científicas).
5. Bamber R.N. (2010). Sea-Spider (Pycnogonida) of the north-east Atlantic Second Edition. (Field Studies Council).
6. Manuel R.L. (1981). British Anthozoa: keys and notes for the identification of the species (Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-water Sciences Association by Academic Press).
7. Hayward P.J., and Ryland J.S. eds. (1990). The Marine fauna of the British Isles and North-West Europe Volume II: Molluscs to Chordates (Clarendon Press ; Oxford University Press).
8. Tebble N. (1966). British bivalve seashells: a handbook for identification (Pisces Conservation).
9. Zettler M.L., and Alf A. (2021). Bivalvia of German marine waters of the North and Baltic Seas (ConchBooks).
10. Alf A., Brenzinger B., Haszprunar G., Schrödl M., and Schwabe E. (2020). A guide to marine molluscs of Europe (ConchBooks).
11. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2012). Stadi di accrescimento dei molluschi marini del Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).

12. Le Neuthiec R. (2013). *Les coquillages de nos rivages* (Éd. Quae).
13. André F., Corolla J.-P., Lanza B., and Rochefort G. (2014). *Bryozoaires d'Europe* Commission nationale Environnement et biologie subaquatiques, ed. (Éd. Neptune plongée).
14. De Blauwe H. (2009). *Mosdierstjes van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee: determinatiewerk voor België en Nederland* (Vlaams Instituut voor de Zee).
15. Hayward P.J., and Ryland J.S. (1998). *Cheilostomatous bryozoa: notes for the identification of British species* 2nd ed. (publ. for the Linnean society of London and the Estuarine and coastal sciences association by Field studies council).
16. Reverter-Gil O., Souto J., and Fernandez-Pulpeiro E. eds. (2016). *Bryozoa Ctenostomata* (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC).
17. Hayward P.J. (1985). *Ctenostome bryozoans: keys and notes for the identification of the species* (Brill in Komm).
18. Le Granché P., André F., and Rochefort G. (2018). *Spongaires de France: guide des éponges des côtes françaises mer du Nord, Manche, Atlantique et Méditerranée* (Éditions Neptune plongée).
19. Ackers R.G., Picton B.E., Strone S.M.K., and Morrow C.C. (2007). *Sponges of the British Isles 'Sponge V'* A colour guide and working document (Marine Conservation Society).
20. Southward E.C., and Campbell A.C. (2005). *Echinoderms: keys and notes for the identification of British species* (Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association by Field Studies Council).
21. Chapman J.W. (2007). *Amphipoda: Chapter 39. In The Light and Smith Manual—Intertidal Invertebrates from Central California to Oregon*, J. T. Carlton, ed. (The University of California Press), pp. 547–618.
22. Myers A.A., and Costello M.J. (1984). The amphipod genus *Aora* in British and Irish waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64, 279–283.
23. Bauchot M.-L., and Pras A. (1980). *Guide des poissons marine d'Europe* (Delachaux & Niestlé).
24. Louisy P. (2015). *Guide d'identification des poissons marins: Europe et Méditerranée*.
25. Henderson P.A., and Somes J.R. (2014). *Identification guide to the inshore fish of the British Isles*.
26. Millar R.H. (1970). *British Ascidiants Tunicata : Asciidiacea Keys and Notes for the Identification of the species* (Academic Press).
27. Berrill N.J. (1950). *The Tunicata with an Account of the British Species* (Ray Society).
28. Smaldon G., Holthuis L.B., and Fransen C.H.J.M. (1993). *Coastal shrimps and prawns: keys and notes for identification of the species* 2nd ed., rev.enlarged by L. B. Holthuis and C. H. J. M. Fransen. (Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association by Field Studies Council).
29. Southward A.J. (2008). *Barnacles: keys and notes for the identification of British species* (Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association by Field Studies Council).
30. San Martín G. (2003). *Annelida polychaeta II Syllidae* (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC).
31. San Martín G., and Oliver F. (2015). *Stage taxonomique sur les annélides polychètes de la famille des Syllidae dans le cadre du réseau des Stations Marines (RESOMAR)* (Facultad de Ciencias Universidad Autónoma de Madrid – Muséum National d'Histoire naturelle).
32. San Martín G., and Worsfold T.M. (2015). *Guide and keys for the identification of Syllidae (Annelida, Phyllodocida) from the British Isles (reported and expected species)*. ZooKeys 488, 488, 1–29. <https://doi.org/10.3897/zookeys.488.9061>.
33. Wigham G.D., Graham A., and Wigham G.D. (2017). *Marine Gastropods 2: Littorinimorpha and other, unassigned, Caenogastropoda* (Linnean Society).
34. Gofas S., Moreno D., and Salas Casanova C. (2011). *Moluscos marinos de Andalucía* (Universidad de Málaga).

35. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2013). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
36. Blake J.A., and Woodwick K.H. (1971). A review of the genus *Boccardia* Carazzi (Polychaeta Spionidae) with description of two new species. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 70, 31–42.
37. Gil J.C.F. (2011). The European Fauna of Annelida Polychaeta.
38. Andersen A. (2013). Spionidae de Manche-Atlantique- Andersen-2013.pdf.
39. Naylor E., and Brandt A. (2015). Intertidal marine isopods Second edition. (Field Studies Council).
40. Hayward P.J., and Ryland J.S. (2017). Handbook of the marine fauna of north-west Europe 2nd ed. (Oxford university press).
41. Bay-Nouailhat A., and Bay-Nouailhat W. (2020). Guide des Tuniciers de l'Europe de l'Ouest: Atlantique & Méditerranée (M&L éditions).
42. Giangrande A., and Wasson B. (2015). Guide to identification of Sabellidae and Fabriciidae (Polychaeta) in north east Atlantic and Mediterranean waters (NMBACQ).
43. Wigham G.D., Graham A., and Wigham G.D. (2017). Marine Gastropods 1: Patellogastropoda and Vetigastropoda (Linnean Society).
44. Cornelius P.F.S. (1995). North-West European Thecate Hydroids and their Medusae (Field Studies Council).
45. Vieira L.M., Jones M.E.S., and Winston J.E. (2013). Cradoscrupocellaria, a new bryozoan genus for Scrupocellaria bertholletii (Audouin) and related species (Ciliostomata, Candidae): taxonomy, biodiversity and distribution. Zootaxa 3707, 001–063. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3707.1.1>.
46. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2011). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
47. Hayward P.J., and Ryland J.S. (1985). Cyclostome bryozoans: keys and notes for the identification of the species (Brill [u.a.]).
48. Rocha R.M. da, Zanata T.B., and Moreno T.R. (2012). Keys for the identification of families and genera of Atlantic shallow water ascidians. Biota Neotrop. 12, 269–303. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032012000100022>.
49. Myers A.A., and McGrath D. (1984). A revision of the north-east Atlantic species of *Erichthonius* (Crustacea: Amphipoda). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 64, 379–400.
50. Ingle R.W., and Christiansen M.E. (2004). Lobsters, mud shrimps and anomuran crabs: keys and notes for identification of the species (Field Studies Council).
51. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2009). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
52. d'Udekem d'Acoz C. (1996). The genus Hippolyte Leach, 1814 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Hippolytidae) in the East Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea, with a checklist of all species in the genus. Zoologische verhandelingen, Leiden 303, 3–133.
53. Ingle R.W., Barnes R.S.K., and Crothers J.H. (1996). Shallow-Water Crabs: Keys and notes for identification of the species (Field Studies Council).
54. Rzhavskii A.V., and Kupriyanova E.K. (2014). Calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean (KMK Scientific Press).
55. Cepeda D., Lopez E., San Martín G., and Parapar J. eds. (2022). Annelida Polychaeta VI (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC).
56. Jones A.M., Baxter J.M., Kermack D.M., and Barnes R.S.K. (1987). Molluscs: Caudofoveata, Solenogastres, Polyplacophora and Scaphopoda. Keys and notes for the identification of species (E. J. Brill ; Dr. W. Backhuys).

57. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2019). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
58. Myers A.A., and Costello M.J. (1986). The Amphipod Sibling Pair *Leucothoe lilljeborgi* and *L. Incisa* in British and Irish Waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66, 75–82.
59. Myers A.A., and McGrath D. (1982). Taxonomic studies on British and Irish amphipoda. Re-establishment of *Leucothoe procera*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 62, 693–698.
60. White K.N. (2011). A taxonomic review of the Leucothoidae (Crustacea: Amphipoda). *Zootaxa* 3078, 1–113.
61. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2009). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
62. Tattersall W.M., and Tattersall O.S. (1951). *The British Mysidacea* (Bernard Quaritch, LTD.).
63. Gibson R. (1994). *Nemerteans: keys and notes for identification of the species* 2. ed. (Field Studies Council).
64. Viéitez J.M., Alos C., Parapar J., Besteiro C., Moreira J., Nunez J., Laborda A.J., and San Martín G. (2004). *Annelida Polychaeta I* (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC).
65. Wigham G.D., and Graham A. (2018). *Marine gastropods 3: Neogastropoda: keys and notes for the identification of the species* (The Linnean Society of London).
66. Kilgallen N.M. (2006). *Taxonomy of the Lysianassoidea of the Northeast Atlantic and Mediterranean : an interactive identification key and studies on problematic groups*.
67. Guerra-Garcia J.M. (2014). *Caprellidea Identification guide to British caprellids* (NMBAQC 2012 taxonomic workshop, Dove Marine Laboratory.).
68. Guerra-Garcia J.M., Garcia-Adiego E.M., Giménez F.S., and Garcia-Gomez J.C. (2013). An illustrated key to the soft-bottom caprellids (Crustacea: Amphipoda) of the Iberian Peninsula and remarks to their ecological distribution along the Andalusian coast. *Helgoland Marine Research* 67, 321–336.
69. Nielsen C. (1989). *Entoprocts: keys and notes for the identification of the species* (E. J. Brill).
70. Nishikawa T., Bishop J.D., and Sommerfeldt A.D. (2000). Occurrence of the alien ascidian *Perophora japonica* at Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80, 955–956.
71. Wigham G.D. (2022). *Heterobranchia 1: Omitting sacoglossa and nudibranchia: keys and notes for the identification of the species* (Linnean Society).
72. Picton B., and Morrow C. (2023). *Nudibranchs of Britain, Ireland and northwest Europe* (Princeton University Press).
73. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2013). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
74. Scaperrotta M., Bartolini S., and Bogi C. (2015). Stadi di accrescimento dei molluschi marini des Mediterraneo - Stages of growth of the marine molluscs of the Mediterranean Sea (L'Informatore Piceno).
75. Radashevsky V.I. (2012). *Spionidae (Annelida) from shallow waters around the British Islands: an identification guide for the NMBAQC Scheme with an overview of spionid morphology and biology*. *Zootaxa* 3152, 1. <https://doi.org/10.11164/zootaxa.3152.1.1>.

Annexe 3. Moyennes et écart-types (n = 3) des Fv/Fm, α , rETRmax et Ek des sargasses mesurés à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours) pour les quatre modalités testées (T pH, T pH-, T+ pH, T+ pH-). Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre aux différents pas de temps sont significativement similaires (tests ANOVA et Tukey HSD; p > 0,05; n = 3). Les astérisques (*) indiquent des différences significatives au temps T28 entre les modalités identifiées (tests ANOVA et Tukey HSD; p < 0,05; n = 3).

Modalités	Temps (jours)	Fv/Fm		α	rETRmax ($\mu\text{mol électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Ek ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
T pH	0	0,710 \pm 0,027 ^a	0,530 \pm 0,050 ^a		37,3 \pm 2,4 ^a	62,6 \pm 11,6 ^a
	7	0,593 \pm 0,042 ^b	0,553 \pm 0,057 ^a		40,3 \pm 4,9 ^a	93,1 \pm 6,9 ^a
	14	0,570 \pm 0,033 ^b	0,497 \pm 0,097 ^a		40,9 \pm 9,9 ^a	83,9 \pm 24,7 ^a
	21	0,571 \pm 0,017 ^b	0,403 \pm 0,150 ^a		32,8 \pm 9,2 ^a	84,2 \pm 10,9 ^a
	28	0,506 \pm 0,008 ^b	0,453 \pm 0,021 ^a		34,4 \pm 3,7 ^a	75,8 \pm 4,6 ^a
T pH-	0	0,710 \pm 0,027 ^a	0,530 \pm 0,050 ^a		37,3 \pm 2,4 ^{ab}	62,6 \pm 11,6 ^a
	7	0,535 \pm 0,124 ^b	0,577 \pm 0,075 ^a		38,7 \pm 4,6 ^{ab}	87,3 \pm 12,8 ^{ab}
	14	0,515 \pm 0,084 ^b	0,485 \pm 0,026 ^a		44,5 \pm 4,5 ^a	91,9 \pm 11,3 ^b
	21	0,531 \pm 0,028 ^b	0,465 \pm 0,050 ^a		42,9 \pm 3,4 ^{ab}	92,5 \pm 4,9 ^b
	28	0,530 \pm 0,022 ^b	0,490 \pm 0,044 ^a		33,2 \pm 3,6 ^b *	68,4 \pm 11,8 ^{ab}
T+ pH	0	0,710 \pm 0,027 ^a	0,530 \pm 0,050 ^a		37,3 \pm 2,4 ^a	62,6 \pm 11,6 ^a
	7	0,628 \pm 0,078 ^{ab}	0,530 \pm 0,090 ^a		38,3 \pm 6,4 ^{ab}	76,1 \pm 8,7 ^a
	14	0,554 \pm 0,041 ^b	0,439 \pm 0,018 ^a		48,2 \pm 1,8 ^b	110,2 \pm 8,6 ^b
	21	0,541 \pm 0,021 ^b	0,463 \pm 0,049 ^a		45,0 \pm 5,4 ^{ab}	98,1 \pm 18,7 ^b
	28	0,589 \pm 0,056 ^b	0,515 \pm 0,040 ^a *		46,8 \pm 3,4 ^{ab} *	91,5 \pm 14,0 ^{ab}
T+ pH-	0	0,710 \pm 0,027 ^a	0,530 \pm 0,050 ^a		37,3 \pm 2,4 ^a	62,6 \pm 11,6 ^a
	7	0,616 \pm 0,083 ^{ab}	0,523 \pm 0,065 ^a		39,6 \pm 3,2 ^a	76,0 \pm 7,3 ^a
	14	0,600 \pm 0,004 ^{ab}	0,507 \pm 0,053 ^a		40,6 \pm 2,7 ^a	80,5 \pm 8,1 ^a
	21	0,523 \pm 0,026 ^b	0,446 \pm 0,065 ^a		42,8 \pm 6,8 ^a	96,8 \pm 16,6 ^a
	28	0,555 \pm 0,051 ^b	0,406 \pm 0,025 ^a *		37,7 \pm 7,8 ^a	93,8 \pm 24,8 ^a

Annexe 4. Moyennes et écart-types ($n = 3$) des Fv/Fm, α , rETRmax et Ek des zostères mesurés à chaque pas de temps (0, 7, 14, 21 et 28 jours) pour les quatre modalités testées (T pH, T pH-, T+ pH, T+ pH-). Pour chaque modalité, les valeurs partageant la même lettre aux différents pas de temps sont significativement similaires (tests ANOVA et Tukey HSD; $p > 0,05$; $n = 3$).

Modalités	Temps (jours)	Fv/Fm		α	rETRmax		Ek		
					$(\mu\text{mol électrons.m}^{-2}.\text{s}^{-1})$		$(\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1})$		
T pH	0	0,785	\pm 0,011 ^a	0,580	\pm 0,050 ^a	29,3	\pm 2,3 ^a	55,2	\pm 13,5 ^{ac}
	7	0,760	\pm 0,014 ^a	0,670	\pm 0,380 ^a	23,2	\pm 6,7 ^a	41,6	\pm 19,0 ^{abc}
	14	0,755	\pm 0,038 ^a	0,603	\pm 0,049 ^a	37,8	\pm 6,4 ^a	63,0	\pm 10,9 ^a
	21	0,749	\pm 0,020 ^a	0,678	\pm 0,204 ^a	29,3	\pm 13,6 ^a	49,0	\pm 35,4 ^b
	28	0,723	\pm 0,019 ^a	0,559	\pm 0,053 ^a	49,1	\pm 3,5 ^b	88,0	\pm 7,8 ^c
T pH-	0	0,785	\pm 0,011 ^a	0,580	\pm 0,050 ^a	29,3	\pm 2,3 ^a	55,2	\pm 13,5 ^a
	7	0,759	\pm 0,029 ^a	0,730	\pm 0,180 ^a	30,7	\pm 4,4 ^a	44,4	\pm 14,8 ^{ab}
	14	0,753	\pm 0,045 ^a	0,741	\pm 0,116 ^a	34,0	\pm 5,6 ^{ab}	46,0	\pm 4,8 ^b
	21	0,769	\pm 0,012 ^a	0,699	\pm 0,035 ^a	24,2	\pm 2,9 ^c	34,6	\pm 2,8 ^b
	28	0,732	\pm 0,036 ^a	0,649	\pm 0,055 ^a	44,5	\pm 9,3 ^b	68,6	\pm 13,3 ^{ab}
T+ pH	0	0,785	\pm 0,011 ^a	0,580	\pm 0,050 ^a	29,3	\pm 2,3 ^a	55,2	\pm 13,5 ^a
	7	0,735	\pm 0,036 ^a	0,570	\pm 0,110 ^a	29,5	\pm 9,2 ^a	51,4	\pm 12,5 ^a
	14	0,768	\pm 0,016 ^a	0,864	\pm 0,070 ^a	25,8	\pm 3,1 ^a	29,8	\pm 2,0 ^b
	21	0,761	\pm 0,041 ^a	0,677	\pm 0,041 ^a	23,8	\pm 8,3 ^a	34,8	\pm 10,9 ^b
	28	0,756	\pm 0,028 ^a	0,619	\pm 0,031 ^a	45,5	\pm 3,6 ^b	73,7	\pm 9,1 ^a
T+ pH-	0	0,785	\pm 0,011 ^a	0,580	\pm 0,050 ^a	29,3	\pm 2,3 ^a	55,2	\pm 13,5 ^a
	7	0,760	\pm 0,019 ^a	0,720	\pm 0,160 ^a	33,1	\pm 3,5 ^a	48,0	\pm 13,5 ^{ab}
	14	0,755	\pm 0,018 ^a	0,750	\pm 0,150 ^a	27,4	\pm 6,3 ^a	37,9	\pm 13,5 ^{ab}
	21	0,749	\pm 0,042 ^a	0,781	\pm 0,164 ^a	28,5	\pm 7,6 ^a	36,4	\pm 3,4 ^b
	28	0,723	\pm 0,070 ^a	0,599	\pm 0,059 ^a	36,0	\pm 11,1 ^a	59,4	\pm 12,4 ^a

Projet SARZO

Zostère marine (*Zostera marina*)

Clé d'identification

Mon habitat

- Fonds marins sablo-vaseux
- Profondeur maximale : 11 m
- Baies abritées (vulnérabilité vis à vis des fortes variations de turbidité)
- Niveaux bas de l'estran se découvrant à fort coefficient de marée
(à ne pas confondre avec *Zostera noltei* présente à des niveaux plus haut de l'estran)

! Espèce marine protégée !



Mon portrait

- Angiospermes (plantes à fleurs)
- Feuilles vertes et rubanées au bout arrondi, 2-12 mm de large avec 3-7 nervures longitudinales, longueur max : 120 cm
- Rhizome enfoui dans le sédiment, nombreuses racines adventives
- Inflorescence en forme d'épi engainé
(à ne pas confondre avec *Zostera noltei* avec des feuilles plus courtes (max : 2 cm) et plus étroites (max : 2 mm))

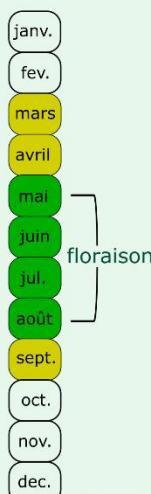
Mon cycle de vie

- Reproduction majoritairement asexuée (multiplication végétative des rhizomes)
- Reproduction sexuée - dissémination des graines

Biodiversité associée

- Zone de reproduction et nurserie pour junéviles de nombreuses poissons et invertébrés
- Habitat original pour des espèces d'algues et invertébrés associés aux substrats durs

Hily C., Bajjouk T. (2010). Fiche de synthèse Habitat n°5 "Herbiers". 13 p.



eau seine NORMANDIE
Agence de l'eau
ÉTABLISSEMENT PUBLIC DE L'ÉTAT

Smel
Synergie Mer et Littoral
Recherche & développement

GEMEL
NORMANDIE

CEVA
<https://www.ceva-algues.com/>

Projet SARZO

Sargasse japonaise (*Sargassum muticum*)

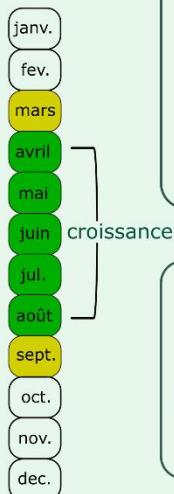
Clé d'identification



Mon habitat

- Originaire du Pacifique ouest
- Zones abritées du médiolittoral jusqu'à l'infralittoral : dans des cuvettes ou en fond de baie
- Fonds sableux

Mon portrait



- Algue brune
- Couleur : jaune verdâtre à brun rougeâtre
- Thalles pyramidales, longueur jusqu'à 10 m en été
- Présence de flotteurs sphériques de 2 à 6 mm de diamètre
- Fixée sur le substrat grâce à un disque basal

Mon cycle de vie

- Reproduction asexuée à partir d'un fragment
- Reproduction sexuée - libération de gamètes males pour féconder les gamètes femelles fixées sur le thalle
- Croissance maximale de 4cm/jour au printemps

Biodiversité associée



Habitat propice pour de nombreux invertébrés et nourricier pour plusieurs espèces de poissons et céphalopodes de la péninsule du Cotentin.

Raoux et al. 2021. In : Ecological Indicators, vol. 126, p. 107624.

eau seine NORMANDIE
Agence de l'eau
ÉTABLISSEMENT PUBLIC DE L'ÉTAT

Smel
Synergie Mer Et Littoral
Recherche & développement

GEMEL
NORMANDIE

CEVA
<https://www.ceva-algues.com/>

Annexe 7. Relevés d'observation terrain lors des deux ateliers du 12/03/2024 et 10/04/2023

<u>quadrat N°1</u>	date et heure : 12/03/2024 ; 16h				
latitude	longitude				
localisation - coordonnées GPS :	49.08225822	-1.62730070			
libellé photographie du quadrat :	IMG_20240312_160024				
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :	x				
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :	x (2 pieds)				
Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Plant N°1			x		
Plant N°2	x				
Plant N°3	x				
Plant N°4	x				
Plant N°5	x				
<u>quadrat N°2</u>	date et heure : 12/03/2024 ; 16h13				
latitude	longitude				
localisation - coordonnées GPS :	49.08231139	-1.62733013			
libellé photographie du quadrat :	IMG_20240312_161330				
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :	x				
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :	x (30 pieds)				
Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Plant N°1		x (50%)			
Plant N°2		x			
Plant N°3		x			
Plant N°4	x				
Plant N°5	x				
<u>quadrat N°3</u>	date et heure : 12/03/2024 ; 15h58				
latitude	longitude				
localisation - coordonnées GPS :	49.0822222	-1.627222222222223			
libellé photographie du quadrat :	20230312Q3				
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :		x			
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :	x				
Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Plant N°1			x		
Plant N°2		x			
Plant N°3			x		
Plant N°4	x				
Plant N°5			x		
<u>quadrat N°4</u>	date et heure : 12/03/2024 ; 16h11				
latitude	longitude				
localisation - coordonnées GPS :	49.0819444	-1.627222222222223			
libellé photographie du quadrat :	20230312Q4				
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :		x			
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :	x				
Evaluation de la maladie de dépérissement sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Plant N°1		x			
Plant N°2	x				
Plant N°3		x			
Plant N°4			x		
Plant N°5	x				

<u>quadrat N°1</u>	date et heure : 10/04/2024 ; 16h18				
latitude	longitude				
localisation - coordonnées GPS : 49.08180371	-1.63192503				
libellé photographie du quadrat : IMG_20240410_162043					
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :		x			
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :		x (environ 10 pieds)			
Evaluation de la maladie de dépérissage sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Plant N°1	x				
Plant N°2	x (floraison)				
Plant N°3	x				
Plant N°4			x		
Plant N°5		x (warning : feuille intérieure avec tache brune)			
<u>quadrat N°2</u>	date et heure : 10/04/2024 ; 16h48				
latitude	longitude				
localisation - coordonnées GPS : 49.08191817	-1.63192354				
libellé photographie du quadrat : IMG_20240410_164851					
	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Pourcentage de recouvrement de <i>Zostera marina</i> :		x			
Pourcentage de recouvrement de <i>Sargassum muticum</i> :		x (5 pieds)			
Evaluation de la maladie de dépérissage sur <i>Zostera marina</i>	0%	< 25%	25 - 50 %	50 - 75 %	75 - 100 %
Plant N°1	x				
Plant N°2		x (autour de 10%)			
Plant N°3		x (autour de 10%)			
Plant N°4	x				
Plant N°5					



Date : 13/02/2024
Point n°1

Plan large :

Point d'observation :

Observation :

Herbier de zostères en patchs 2x2m dans une zone de bouchot et sans impact de pêche à pied. Quelques pieds de Sargasse
Substrat sableux ; coexistence (zostère/sargasse) présente

Zoom espèces/substrat :

Date : 13/02/2024
Point n°2

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Zone de Zostère en patch plus grands, 3x5m, toujours zone de bouchot sans impact de pêche à pied.
Substrat sableux ; algues rouges présentes

Date : 13/02/2024
Point n°3

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Zone en herbiers, entre rangées de bouchots, pas d'impact lié à la pêche à pied.
Substrat sableux-cailloux ; mélange sargasses et algues rouges ?

Date : 13/02/2024
Point n°4

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Herbier en longueur sur toute la rangée de bouchot, pas d'impact de pêche.
Substrat sableux-cailloux ; absence de pieds de sargasse ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse)

Date : 13/02/2024
Point n°5

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



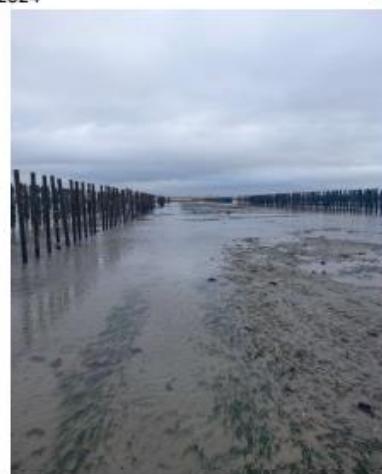
Observation :

1 patch seul 1.5x1.5m Pas d'impact de pêche à pied.
Substrat sableux ; algues rouges présentes

Date : 13/02/2024

Point n°6

Plan large :



Point d'observation :



Observation :

Herbier de Zostère en longueur entre 2 rangées de bouchot. Peut être impacté par le passage de tracteur.

Substrat sableux ; quelques pieds de sargasse très épars ; faible coexistence (zostère/sargasse)

Date : 13/02/2024

Point n°7

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Zone de Zostère en patch de grande taille dans une zone de bouchot.

Apparemment pas d'impact dû à la pêche à pied. Quelques pieds de Sargasse entre chaque patch. Faible coexistence ; Substrat sableux-cailloux

Date : 13/02/2024
Point n°8

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Patches de Zostère dans une zone de bouchot, pas d'impact de pêche à pied.
Substrat gravier-cailloux ; mélange sargasse/algues rouges ?

Date : 13/02/2024
Point n°9

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

1 patch de Zostère seul. Sur substrat sableux. Pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse)

Date : 13/02/2024
Point n°10

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :

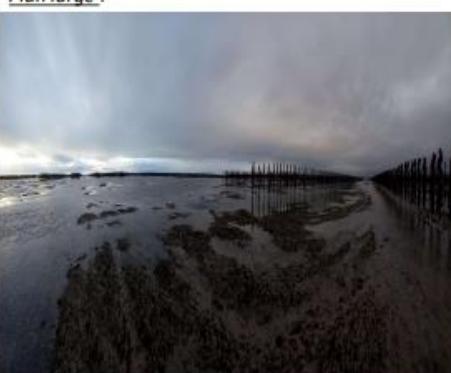


Observation :

Zostère en patch sur toute la rangée. La présence de la Zostère se poursuit sur les rangées suivantes et dans le parc suivant (en direction du large). Présence de quelques pieds de Sargasse autour et dans les patchs. Sur substrat de cailloux et graviers. Coexistence (zostère/sargasse) présente.

Date : 13/02/2024
Point n°11

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Herbiers sur une 10aines de mètres dans une zone de bouchot. Quelques rares pieds de sargasse. Pas d'impact de pêche à pied. Sur substrat de cailloux et graviers ; Coexistence (zostère/sargasse) présente mais reste faible.

Date : 13/02/2024
Point n°12

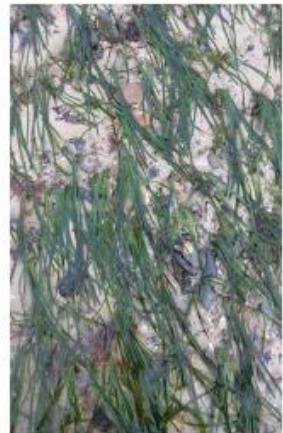
Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Herbiers sur une 10aines de mètres dans une zone de bouchot. Quelques rares pieds de sargasse. Pas d'impact de pêche à pied. Sur substrat de cailloux et graviers ; Coexistence (zostère/sargasse) présente mais reste faible.

Date : 13/02/2024
Point n°13

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Grand patch après la dernière rampe de bouchot vers la zone de pêche à pied. Très peu de Sargasse. Sur substrat de cailloux et graviers. Pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse).

Date : 14/02/2024
Point n°14

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Sur substrat sableux-cailloux ; faible densité de zostère – peu de pied de sargasses. Coexistence (zostère/sargasse) faible du fait de la faible abondance des deux espèces.

Date : 14/02/2024
Point n°15

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Sur substrat sableux-cailloux ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse)

Date : 14/02/2024
Point n°16

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Sur substrat sableux-cailloux ; pas ou peu de coexistence
(zostère/sargasse)

Date : 14/02/2024
Point n°17

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Sur substrat sableux-cailloux ; pas ou peu de coexistence
(zostère/sargasse)

Annexe 9. Fiches terrain éditées à partir des informations et photos transmises par l'association AVRIL en avril 2024



Fiches terrain issues
des observations de
l'association AVRIL
10, 11 et 12 avril 2024

Date : 10/04/2024
Point n°1

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente

Date : 10/04/2024
Point n°2

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente

Date : 10/04/2024
Point n°3

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; un patch très localisé de zostères. coexistence (zostère/sargasse) présente avec les pieds de sargasse principalement autour du patch de zostère

Date : 10/04/2024

Point n°4

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; plusieurs pieds de sargasses ; petit patch de zostère très localisé de faible densité ; faible coexistence (zostère/sargasse)

Date : 10/04/2024

Point n°5

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; quelques pieds de sargasse épars ; patch de zostère très localisé ; faible coexistence (zostère/sargasse)

Date : 10/04/2024
Point n°6

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente

Date : 10/04/2024
Point n°7

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente

Date : 10/04/2024
Point n°8

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente

Date : 11/04/2024
Point n°9

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; Pas ou peu de pieds de sargasse ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse) au niveau du patch de zostère

Date : 11/04/2024
Point n°10

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat gravier- cailloux ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse)
dans le patch de zostère

Date : 11/04/2024
Point n°11

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat gravier- cailloux ; Présence de zostère et absence de pieds de sargasse. Quelques algues rouges observées. Pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse)

Date : 11/04/2024
Point n°12

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; Présence de zostère et absence de pieds de sargasse. Quelques algues rouges observées ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse)

Date : 11/04/2024
Point n°13

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse).
Présence de zostère et absence de pieds de sargasse. Quelques algues rouges observées.

Date : 11/04/2024
Point n°14

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse).
Présence de zostère et absence de pieds de sargasse. Quelques algues rouges observées.

Date : 11/04/2024
Point n°15

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; faible densité de zostère avec nombreuses traces noires ; absence de pieds de sargasse. pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse). Impact du roulage par les tracteurs sur le sédiment

Date : 11/04/2024
Point n°16

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; faible densité de zostère ; Très peu de pieds de sargasse. Pas ou peu de coexistence (zostère/sargasse). Patch de zostère présent entre les tables à huîtres

Date : 12/04/2024
Point n°17

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sableux-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente.

Date : 12/04/2024
Point n°18

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat gravier-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente mais reste très faible du fait de la faible abondance des deux espèces ; très faible densité de zostère et quelques pieds éparses de sargasse

Date : 12/04/2024
Point n°19

Plan large :



Point d'observation :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat gravier-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente mais reste très faible du fait de la faible abondance des deux espèces ; très faible densité de zostère et quelques pieds éparses de sargasse

Date : 12/04/2024
Point n°20

Point d'observation :

Plan large :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat gravier-cailloux ; coexistence (zostère/sargasse) présente mais reste très faible du fait de la faible abondance des deux espèces ; très faible densité de zostère et quelques pieds éparses de sargasse



Date : 17/10/2024
Point n°1

Point d'observation :

Plan large :

Observation :

Substrat cailloux-gravier et coquilles ; Etran rocheux ; Petit patch de zostère avec absence de pied de sargasse; pas de coexistence (zostère/sargasse).

Zoom espèces/substrat :

17/10/2024

Date : 17/10/2024
Point n°2

Point d'observation :

Plan large :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat cailloux-gravier et coquilles ; Etran rocheux ; Patch de zostère avec absence de pied de sargasse; pas de coexistence (zostère/sargasse).

Date : 17/10/2024
Point n°3

Point d'observation :

Plan large :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat sable grossier ; Etran rocheux ; Herbier de zostère relativement dense ; absence de pied de sargasse; pas de coexistence (zostère/sargasse).

Date : 17/10/2024

Point n°4

Point d'observation :

Plan large :



Zoom espèces/substrat :



Observation :

Substrat cailloux-gravier et coquilles ; Etran rocheux ; Herbier de zostère relativement dense ; absence de pied de sargasse; pas de coexistence (zostère/sargasse).

