

## **Dynamique des champs de *Laminaria digitata*, ressource algale en Bretagne : Impacts biotiques, abiotiques et anthropiques**

**Coordinatrice :** Myriam VALERO<sup>1</sup> « Evolution et Génétique des Populations Marines », UMR 7144 CNRS/UMPC Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff, BP 74, Place Georges Teissier, 29682 ROSCOFF cedex, Tél : 02.98.29.23.28 / Fax : 02.98.29.23.36 / [valero@sb-roscoff.fr](mailto:valero@sb-roscoff.fr) et Carolyn ENGEL<sup>1</sup>

**Participants :** Pierre ARZEL<sup>2</sup>, Anne CREACH<sup>3</sup>, Dominique DAVOULT<sup>4</sup>, Christophe DESTOMBE<sup>1</sup>, François GEVAERT<sup>5</sup>, Catherine LEBLANC<sup>6</sup>, Guy LEVAVASSEUR<sup>4</sup>, Philippe POTIN<sup>6</sup> et Frédérique VIARD<sup>1</sup>

### **Adresses :**

<sup>1</sup>Equipe EGPM « Evolution et Génétique des Populations Marines », UMR 7144 CNRS/UMPC Adaptation et Diversité en Milieu Marin.

<sup>2</sup>Equipe DRV/RH « Direction des Ressources Vivantes, Ressources Halieutiques », IFREMER,

<sup>3</sup>UMR 8016 CNRS/USTL GEPV, Université des Sciences et Technologies de Lille,

<sup>4</sup>Equipe EB « Ecologie Benthique », UMR 7144 CNRS/UPMC AD2M,

<sup>5</sup>Equipe 3P « Phycologie et Production Primaire », FRE 2816 CNRS/USTL ELICO, Station Marine de Wimereux,

<sup>6</sup>Equipe BDA « Biochimie de Défenses des Algues », UMR 7139 CNRS/UPMC,

**Mots clés :** compétition interspécifique, dynamique et génétique des populations, écologie chimique, écophysologie et réponses aux stress

### **Abstract :**

Kelps, giant brown seaweeds, are a dominant feature of many temperate coastlines where they form ecosystems similar to terrestrial forests. *Laminaria digitata* is the dominant species along the Brittany coast where it is harvested for its high quality alginates. Its species range appears to be changing under the effect of the climatic changes and/or anthropogenic pressures. In the southern limit of its range, *L. digitata* populations are regressing in favour of the annual kelp species *Saccorhiza polyschides*. The main objective of this project was to investigate the responses of *L. digitata* to competition with *S. polyschides*. Moreover, multidisciplinary and complementary approaches were employed to analyse the genetic and demographic susceptibility of *L. digitata* stands to physical (light and temperature) and biotic (interspecific competition and response to pathogens) stresses. Our results show that *L. digitata* stands are potentially threatened by the effects of climatic change and anthropogenic activity. Indeed, *L. digitata* appears much less tolerant to light and thermal stress than *S. polyschides* and therefore potentially more vulnerable to pathogens. Our results suggest that the interaction between the two species follows a model of ecological succession, *L. digitata* being the climax species. In this context, we predict using a prospective demographic model, that harvesting may be a threat for the persistence of the populations. Finally, even though genetic diversity seems to be decreasing under the effect of population fragmentation, no direct harvesting effect could be discerned. However, higher diversities tend to be observed in harvested zones, probably because these zones make up the large, accessible fields preferred by the fishermen. Overall, our results suggest that harvesting practices need to be adapted to the potential fluctuations of abundance in order to sustain this marine resource.

## 1. Objectifs du projet

Les changements globaux modifient la distribution des espèces et la structure des populations, notamment en décalant la localisation des optima environnementaux. Dans ce contexte, la répartition de l'algue brune *Laminaria digitata*, exploitée en Bretagne, est en train de se modifier sous l'action des changements climatiques et/ou des pressions anthropiques. Le déplacement de la limite sud de l'aire de répartition de *L. digitata* vers le nord depuis les 50 dernières années pourrait entraîner une diminution de la productivité des peuplements du fait de processus de « mal-adaptation » influençant la croissance, la reproduction et le recrutement des individus en limite d'aire. Par ailleurs, l'exploitation des forêts de *L. digitata* conduit à une fragmentation des populations qui pourrait exacerber ce phénomène en réduisant la diversité génétique (par dérive génétique) et en isolant les populations (rupture des flux de gènes). Enfin, il a été constaté une augmentation concomitante d'une autre grande algue brune, *Saccorhiza polyschides* qui en entrant en compétition avec *L. digitata* renforcerait les processus cités ci-dessus.

L'objectif de ce programme de recherche était d'évaluer la vulnérabilité génétique et démographique de *L. digitata* face à des facteurs abiotiques (température, lumière, fragmentation due à la récolte) et biotiques (compétition interspécifique et défense contre des algues endophytes) via une approche multidisciplinaire. Une approche de biologie des populations associant la génétique des populations et la dynamique des populations de deux espèces compétitrices a été menée de concert avec une approche écophysiological analysant les potentialités adaptatives de ces laminaires aux facteurs abiotiques (température, lumière), une analyse de la biochimie des défenses explorant la susceptibilité aux pathogènes et à la compétition interspécifique et une étude historique statistique qui tente de dégager des tendances reliant les productions biologiques et économiques en fonction de paramètres climatiques.

## 2. Principaux résultats

### 2.1. Corrélations historiques du paysage et des conditions climatiques

Deux jeux de données historiques ont été examinés en parallèle : d'une part une synthèse des données de cartographie avec estimation des biomasses en place et d'autre part des données de l'évolution des quantités d'algues exploitées par les goémoniers.

L'analyse des données historiques disponibles en Bretagne sur les stocks de laminaires depuis 1909 met en évidence l'hétérogénéité des sources de données et la difficulté à réaliser une synthèse fiable. En particulier, un biais important dans ce jeu de données vient du fait que la plupart des études ont été réalisées dans le but de rechercher de nouveaux secteurs d'exploitation potentiels, et non pas dans celui d'estimer les ressources dans les zones déjà exploitées. Il est donc difficile à partir de ces informations d'analyser l'évolution globale des stocks (i.e. ressources) à l'échelle du siècle.

Néanmoins, en vue d'une analyse plus poussée, nous avons pu sélectionner parmi l'ensemble des données disponibles, les suivis des peuplements de *L. digitata* recensés depuis 1989 en deux stations du littoral nord breton (Portsall et Porspoder). Ces données ont été analysées en parallèle avec l'évolution des quantités de *L. digitata* débarquées dans le même secteur de pêche. Les suivis temporels dans les deux sites comme l'analyse des pêcheries montrent clairement une diminution de la biomasse de 1989 à 2000 suivie d'une ré-augmentation depuis 2000 que ce soit *in situ* ou dans l'estimation des quantités débarquées.

Dans les suivis *in situ*, plusieurs techniques statistiques ont été employées pour explorer les associations entre les données biologiques et les paramètres environnementaux mais aucune tendance marquée entre ces deux types de données n'a pu être mise en évidence. Une

des limites de cette approche est la durée relativement courte (16 ans) de la série temporelle analysée qui ne permet pas de s'affranchir de l'effet cyclique intrinsèque de certains paramètres comme le cycle de 11 ans de la température de l'eau et du rayonnement ainsi que le cycle de Saros de 18,6 ans pour la durée d'émergence. Nos résultats n'ont pas permis de conforter l'hypothèse d'une diminution des stocks liée à l'évolution des paramètres physiques, en particulier la température, même si celle-ci semble être un des facteurs de régulation de la biomasse, comme cela a pu être montré pour le phytoplancton, le zooplancton ou certaines espèces de poissons (Greene & Pershing 2000; Beaugrand & Reid 2003).

En ce qui concerne l'analyse des quantités de *L. digitata* débarquées dans ce même secteur, il semble que la baisse de production observée de 1989 jusqu'à 2002 soit essentiellement due à des changements de pratique de pêche et non à une diminution de la ressource (Knoch 2005). En effet, depuis les années 1990 on assiste à un remplacement progressif des petits bateaux par des bateaux de plus grande capacité de charge ce qui s'est traduit par une diminution de l'effort de pêche : l'augmentation du tonnage des bateaux n'a pas compensé les cessations d'activité dans le secteur goémonier.

## **2.2. Dynamique démographique des forêts de laminaires : interactions interspécifiques entre *L. digitata* et l'espèce opportuniste *Saccorhiza polyschides***

L'analyse comparative de la dynamique des populations des deux espèces a été entreprise dans le but de prédire l'effet éventuel de la récolte de *L. digitata* sur l'arrivée et l'installation de l'espèce opportuniste *S. polyschides*.

Ces deux espèces présentent un cycle de reproduction caractérisé par l'alternance d'individus sporophytiques macroscopiques pouvant atteindre plus de deux mètres et d'individus gamétophytiques mâles et femelles microscopiques. A partir de données mesurables sur le terrain sur la phase macroscopique (i.e. sporophytique), les paramètres démographiques (survie, recrutement, croissance, fécondité) ont été estimés sur les deux espèces cibles afin de tester si la dynamique de l'interaction démographique entre ces deux espèces suivait un modèle de succession écologique typique des forêts : certaines perturbations ouvrent des brèches dans la canopée et permettent l'installation des espèces pionnières ; ensuite, la voûte se referme, et conduit à l'élimination des espèces pionnières par exclusion compétitive par la disponibilité en lumière (Alvarez-Buylla & García-Barrios 1993; Cipollini *et al.* 1994; Horvitz & Schemske 1995; Valverde & Silvertown 1997). Ce modèle suppose l'existence d'un équilibre compensatoire entre une stratégie « rapide » typique de l'espèce pionnière (mortalité, fécondité et taux de croissances élevés) et une stratégie « lente » typique de l'espèce climax (mortalité, fécondité et taux de croissances faibles) au cours de l'évolution du paysage (Figure 1). Nous faisons l'hypothèse ici que l'exploitation des « forêts » de laminaire ouvrirait des brèches que l'espèce annuelle, *S. polyschides* pourrait exploiter grâce à ses capacités accrues de dispersion et de recrutement suivie d'une croissance rapide. Par la suite, l'espèce pérenne, *L. digitata*, meilleure compétitrice, remplacerait *S. polyschides* et fermerait les brèches.

Un suivi individuel dans la zone de co-occurrence de *L. digitata* et *S. polyschides* a été mis en place depuis février 2005 dans deux sites proches de Roscoff. Dans ces sites, les individus sporophytiques ont été bagués (306 au total) et suivis mensuellement à pied ou en plongée selon les coefficients de marée. Les premiers résultats obtenus au bout d'un an sont présentés ici. Ils confirment que *S. polyschides* est une espèce annuelle alors que *L. digitata* est pérenne. Néanmoins, de façon inattendue, deux vagues de recrutements successifs de sporophytes en fin de printemps et fin d'automne sont observés de façon synchrone chez les deux espèces suggérant qu'il existe une banque de gamétophytes microscopiques dormants. Chez l'espèce annuelle, la coexistence de deux cohortes n'avait jamais été décrite auparavant.

Les deux sites ont révélé des dynamiques démographiques distinctes : les taux de recrutement et de croissance instantanée de la population ( $N_{t+1}/N_t$ ) étant plus importants dans le site 1 que dans le site 2 pour les deux espèces (Figure 1). Malgré ces différences de dynamique entre sites, *S. polyschides* montre une stratégie pionnière avec des taux de recrutement toujours plus élevés que ceux de *L. digitata*, quel que soit le site.

Un modèle matriciel a été construit pour *L. digitata* afin de comparer le comportement démographique dans les deux sites d'étude et d'évaluer, *via* une analyse de perturbation, l'impact de la récolte et de l'existence d'une banque d'individus microscopiques. Ce modèle comprend quatre stades du cycle de vie: un stade microscopique (gamétophyte) et trois stades macroscopiques (sporophytes), définis selon leur fertilité respective (production de spores).

En considérant que le stade microscopique ne survivait pas plus d'un an, le modèle confirme les dynamiques contrastées déjà mise en évidence entre les deux sites (Figure 1) et indique qu'après perturbation, la stabilité serait plus rapidement atteinte dans le site 2 (le plus proche du climax) que dans le site 1. Comme attendu dans le modèle de succession, la compétition interspécifique pourrait expliquer le plus faible taux de survie des sporophytes de *L. digitata* dans le site où le recrutement de *S. polyschides* est le plus fort (site 1).

L'analyse de perturbation reflète également un contraste entre sites. Tandis que pour le site 1, le paramètre critique pour la survie de la population est la croissance végétative des individus (élasticité de 50.4%), pour le site 2 c'est le taux de survie des grands sporophytes qui est le plus important (élasticité 66.3%). Etant donné que la récolte des populations naturelles affecte majoritairement la survie des grands sporophytes, cette analyse de perturbation prédit que la récolte pourrait avoir un impact négatif sur la persistance d'une population qui se comporterait comme le site 2. L'impact serait moindre dans un site comme le site 1, à condition que la récolte ait lieu après le pic d'émission de spores (après septembre).

Enfin, pour explorer l'impact de la persistance du stade microscopique sur le taux de croissance, nous avons fait varier le taux de survie de ce stade dans le modèle matriciel. Les résultats prédisent que la banque de gamétophytes microscopiques a peu d'impact sur la dynamique des populations tant que la survie de cette phase n'est pas équivalente à celles des grands sporophytes.

### **2.3. Perturbations anthropiques et structures génétiques de *L. digitata* et *S. polyschides***

Suite aux attendus du modèle de succession écologique (Figure 1), nous avons fait l'hypothèse qu'à capacité de dispersion égale, une différenciation génétique plus forte était attendue chez *S. polyschides* (espèce annuelle) par rapport à *L. digitata* (espèce pérenne). Dans ce contexte, il en découlait que *L. digitata* devait être plus sensible à l'effet de la fragmentation des populations (par exemple suite à la récolte) que *S. polyschides* présentant un mode de fonctionnement de type métapopulationnel. Afin de comparer la structure génétique des deux espèces cibles, nous avons développé 10 locus microsatellites chez *S. polyschides* (Engel et al., in prep) et échantillonné une vingtaine de sites communs aux deux espèces le long de l'Atlantique Nord et de la Manche. Les premiers résultats présentés ici concernent l'étude de 7 populations bretonnes situées dans la région la plus exploitée par les goémoniers. Néanmoins, les pratiques de récolte rendent impossible la définition de zones exploitées vs. non exploitée au sein cette même région. En conséquence, l'effet de l'exploitation ne peut pas être testé indépendamment de l'effet spatial. Comme attendu, *S. polyschides* montre une différenciation génétique plus forte que *L. digitata* ( $F_{st}$  global significatif chez les deux espèces et respectivement de 0.104 et 0.066). L'observation d'une plus forte structure spatiale conjointement à une diversité génétique plus faible (Figure 2) suggère que la taille efficace des populations est plus faible chez l'espèce *S. polyschides* considérée comme pionnière et donc potentiellement soumise à des phénomènes

d'extinction/recolonisation fréquents. Par ailleurs, aucun effet de la récolte sur la diversité génétique n'a été mis en évidence ni chez *L. digitata*, ni chez *S. polyschides* (Figure 2). Cette absence d'effet de la récolte pourrait être expliquée par le fait que ces premières analyses portent toutes sur des zones qui ont été ou sont encore actuellement exploitées et qu'aucune région témoin n'a pour l'instant été étudiée. En revanche, le patron de différenciation génétique est étonnamment similaire chez les deux espèces. En particulier, on retrouve chez *S. polyschides* le même impact de l'interruption du substrat et/ou de la trajectoire de courant que celui mis en évidence dans les mêmes sites sur les populations de *L. digitata* étudiées une dizaine d'années auparavant par Billot *et al.* (2003).

Dans ce contexte, comme les suivis à long terme montraient une forte diminution de la biomasse depuis les années 1990 jusqu'à 2000 (voir ci-dessus), nous avons cherché à estimer quel avait été son effet sur la diversité génétique des populations de *L. digitata*. En profitant des données déjà publiées sur une dizaine de populations bretonnes et normandes échantillonnées en 1997 et 1998 par Billot *et al.* (2003), il était possible, en ré-échantillonnant les mêmes sites à deux générations d'écart, d'analyser la variation spatio-temporelle de la diversité génétique (Tayalé 2006). Les premières analyses confirment que la distance géographique à elle seule ne suffit pas à expliquer les modalités de la différenciation génétique chez cette espèce (Billot *et al.*, 2003). L'existence d'un flux génique orienté (continuum normano-breton) depuis les côtes nord-bretonnes vers le golfe normano-breton et, un isolement entre ce dernier et le littoral normand, en accord avec les schémas de la circulation résiduelle en Manche (Salomon & Breton 1993) et/ ou l'interruption du substrat sont maintenant clairement démontrés grâce aux méthodes d'assignation (Cornuet *et al.* 1999). Toutefois, la différenciation au sein du continuum normano-breton s'est accentuée entre les deux périodes d'échantillonnage (167 sur 231 individus soit 73% sont aujourd'hui assignés à leur population d'origine contre 46% lors du précédent échantillonnage de Billot *et al.* (2003) peut-être suite à un isolement croissant dû à la diminution de la biomasse des peuplements décrite ci-dessus. La variation temporelle de la structure génétique n'est significative que dans les populations isolées ( $F_{st}$  variant de 0.09 à 0.12, selon les populations toutes situées en dehors du continuum) mais ne s'accompagne pas d'une réduction significative de la diversité génétique. Dans ce contexte, il était particulièrement intéressant d'étudier la variation temporelle entre populations situées en limite d'aire. Celles-ci bien que ne montrant pas de variabilité temporelle significative, révèlent une diminution de leur variabilité génétique au cours du temps. Cela suggère que ces populations courent potentiellement un risque d'extinction. Enfin, les populations qui sont dans des régions soumises à l'exploitation présentent, sur les deux périodes d'échantillonnages, les indices de diversité les plus élevées. Ce résultat paradoxal peut être expliqué par le fait que seules sont exploitées les populations de taille suffisante et facilement accessibles. A l'inverse, les populations de petite taille, où de plus faibles niveaux de diversité génétiques sont attendus, ne sont pas récoltées. Dans ce cadre, il serait particulièrement intéressant d'examiner le cas des populations dont l'exploitation a été abandonnée depuis quelques années notamment parce que leur productivité/biomasse avait diminué.

#### **2.4. Ecophysiologie comparative : évaluation du comportement photosynthétique et des potentialités d'adaptation de *L. digitata* et *S. polyschides***

Selon les attendus du modèle de compétition interspécifique, en tant qu'espèce opportuniste, *S. polyschides* devrait montrer une plus grande gamme de tolérance aux facteurs environnementaux que l'espèce climax *L. digitata*. Cette hypothèse a été testée en comparant les réponses physiologiques des deux espèces *in situ* en conditions naturelles et en laboratoire sous conditions contrôlées face à des stress lumineux et thermiques. Ceci

permettait d'acquérir une meilleure compréhension fonctionnelle de l'influence du changement global, sur les populations de *L. digitata* et *S. polyschides*.

Des mesures non destructives ni intrusives de la fluorescence de la chlorophylle *a* sous lumière modulée ont été réalisées près de Roscoff, en plongée à l'aide d'un Diving PAM (fluorimètre immergeable, Walz, Effeltrich). Les paramètres mesurés permettent ainsi d'estimer le rendement quantique effectif du PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), l'importance de la vitesse relative de transfert des électrons au niveau du PSII (rETR) et l'efficacité photochimique du PSII (Fv/Fm). Les résultats obtenus montrent que sous faible éclaircissement (début de cycle de marée), le rendement quantique optimal (Fv/Fm) ne diffère pas significativement entre les deux espèces. L'augmentation de l'éclaircissement à marée descendante s'accompagne d'une diminution du rendement quantique et de la mise en place d'un processus de photoprotection. Ce mécanisme photoprotecteur permet aux algues de maintenir un rendement photosynthétique élevé à basse mer. La vitesse relative de transfert d'électrons au niveau du photosystème II (rETR) augmente avec l'éclaircissement, atteignant un plateau chez *L. digitata* (traduisant que tous les centres réactionnels des PSII sont sollicités) alors qu'en parallèle, l'activité de *S. polyschides* continue d'augmenter. *S. polyschides* montre donc un seuil de saturation plus élevé et une meilleure utilisation des fortes intensités lumineuses que *L. digitata*. Les mêmes réponses ont été observées *in situ* quels que soient le niveau bathymétrique (+1,2 m vs -2,5 m) ou la saison (printemps vs été) et suggèrent que *L. digitata* est plus sensible aux forts éclaircissements que *S. polyschides*. Les résultats obtenus en conditions expérimentales confirment que la photosynthèse nette de *S. polyschides* est toujours supérieure à celle de *L. digitata*, quel que soit l'éclaircissement incident considéré (de 0 à 1000  $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) et indépendamment de la saison (printemps, été et hiver). En manipulant la durée et l'intensité de l'éclaircissement, nous avons étudié la réponse des deux espèces au stress lumineux. En résumé, *S. polyschides* s'avère généralement plus résistante aux stress lumineux que *L. digitata* sauf pour les jeunes thalles de bas niveau soumis à un stress lumineux extrême.

Afin de comparer les potentialités d'acclimatation des deux espèces face aux variations de la température, des expérimentations ont été mises en place sous éclaircissement constant et saturant. Les résultats obtenus indiquent que, quels que soient la température considérée et le niveau bathymétrique d'origine, *S. polyschides* présente une activité photosynthétique supérieure à celle de *L. digitata* et qui augmente de façon beaucoup plus importante avec la température (Figure 3). *S. polyschides* serait plus tolérante aux températures élevées que *L. digitata* et potentiellement plus apte à faire face aux variations de température. Lors d'une diminution de température du milieu ambiant, l'activité photosynthétique a tendance à diminuer pour les deux espèces. Cette diminution est plus prononcée dans le cas de *S. polyschides*, au point où les deux espèces montrent une activité photosynthétique sensiblement équivalente en hiver. Ce résultat suggère que *L. digitata* serait plus résistante aux basses températures que *S. polyschides*.

A l'issue de toutes ces expérimentations, du point de vue strictement physiologique, *L. digitata* apparaît être moins résistante aux forts éclaircissements et moins tolérante aux augmentations de température que *S. polyschides* : ces caractéristiques confèrent à cette dernière certains avantages dans leur concurrence face à un changement climatique tendant vers un réchauffement global de la planète et de l'eau de mer en particulier.

## **2.5. Ecologie chimique de la réponse aux agresseurs et à la compétition interspécifique**

La fragmentation des forêts de *L. digitata* ainsi que le réchauffement climatique contribuent à diminuer l'adaptation des individus aux conditions locales et par conséquent sont susceptibles d'entraîner une augmentation de la vulnérabilité des laminaires face aux facteurs abiotiques et biotiques. Dans les populations naturelles, certaines espèces d'algues

endophytes pathogènes (*Laminariocolax tomentosoides*, *L. aecidioides* et *Laminarionema elsbetiae*) sont capables de pénétrer dans les jeunes thalles de *L. digitata* et de provoquer une forte inhibition de la croissance des plantules. L'objectif ici était d'estimer les capacités de réponse de *L. digitata* face à ces algues endophytes.

La réponse aux stress biotiques a été estimée d'une part en mesurant l'activité photosynthétique (fluorescence) des individus de *L. digitata* sains et infectés et d'autre part en étudiant la production des composés chimiques intervenant dans les réactions de défenses. Les résultats préliminaires sur la mesure d'activité photosynthétiques, obtenus sur des individus sauvages sains et infectés, prélevés à Porspoder et à Roscoff, ne nous ont pas permis de mettre en évidence l'existence d'une différence d'activité entre les deux types d'individus. Par ailleurs, la caractérisation de la défense (résistance) aux agressions biotiques chez les laminaires montre que les produits de dégradation d'oligosaccharides d'alginate (composantes de la paroi cellulaire) élicitent une libération de peroxyde d'hydrogène (le « burst oxydatif ») qui agit en tant qu'antiseptique, inhibant la prolifération de la flore microbienne à la surface du thalle (Küpper *et al.* 2001; Küpper *et al.* 2002). Expérimentalement, l'addition d'oligo-gulonates (produits de dégradation d'oligosaccharides d'alginate) ou l'addition d'un extrait de *L. elsbetiae* dans le milieu d'incubation des jeunes sporophytes se traduit, dès les premières minutes, par une augmentation rapide et transitoire de peroxyde d'hydrogène. Nous avons récemment identifié les lipopolysaccharides (LPS) bactériens en tant qu'éliciteurs de ce burst oxydatif et induisant une cascade d'oxydation d'acides gras (Küpper *et al.* sous presse).

Or, les dérivés de l'oxygénation d'acides gras libres sont connus comme des médiateurs puissants de la réponse immunitaire chez les mammifères (leucotriènes, prostaglandines), comme signaux modulant les défenses (jasmonate) ou comme molécules allélopathiques (aldéhydes) chez les plantes terrestres. Il apparaît que l'acide jasmonique, l'acide arachidonique (C20:4) et l'acide linoléique (C18:3) élicitent un burst oxydatif chez *L. digitata* (Küpper *et al.* 2001). De plus, ces composés semblent avoir des propriétés vaccinales contre l'algue brune endophyte *L. tomentosoides*, car des traitements à ces composés conduisent à une protection de l'algue brune hôte. En comparaison des valeurs observées chez les plantules dites « contrôle », les niveaux d'acides gras libres sont significativement plus importants chez les individus traités par les préparations de LPS. Ces résultats suggèrent que la voie de synthèse des oxylipines est impliquée dans la mise en place des réactions de défense chez *L. digitata*. Il est maintenant pertinent de tester les fonctions physiologiques et écologiques de ces métabolites chez *L. digitata*, notamment leur rôle dans la réponse à la présence d'un endophyte ou dans une situation de compétition avec *S. polyschides*.

### 3. Conclusion et perspectives

Plusieurs arguments convergent pour suggérer que les peuplements de *L. digitata* sont menacés par les effets du changement climatique et de l'activité anthropique. En effet, la gamme de tolérance de *L. digitata* aux stress lumineux et thermique apparaît beaucoup plus faible que celle de l'espèce pionnière *S. polyschides* ce qui pourrait fragiliser la persistance des populations de *L. digitata* face à une compétition interspécifique accrue et aux éventuelles agressions par des pathogènes. Les premiers résultats suggèrent que l'interaction compétitrice entre *L. digitata* et *S. polyschides* suit un modèle de succession écologique, *L. digitata* étant l'espèce climax. Grâce à la construction d'un modèle démographique, nous avons pu prédire que les pratiques de récolte pouvaient être une menace pour la persistance des populations. Cependant, de nombreuses interrogations restent encore en suspens et nécessiteraient des approches complémentaires d'écologie fonctionnelle et expérimentale pour tester les hypothèses avancées. En effet, même si la diversité génétique des populations semble effectivement diminuer sous l'action de la fragmentation/isollement des populations,

aucun effet direct de la récolte sur celle-ci n'a pu être mis en évidence. Au contraire, les plus fortes diversités sont observées dans les zones exploitées. Ce résultat de prime abord paradoxal s'explique aisément en remarquant que les zones exploitées sont choisies en fonction de la taille des populations, les goémoniers récoltant préférentiellement les plus grands champs de laminaires. L'analyse des données historiques ne permet pas d'expliquer la baisse de biomasse ni par l'effet du changement climatique ni par l'augmentation de la pression de pêche. Toutefois ces résultats révèlent la méconnaissance de l'évaluation des stocks des forêts de grandes algues brunes même dans les zones où elles sont exploitées. Il est donc indispensable de mieux caractériser et évaluer la ressource disponible, par exemple, via le développement de nouvelles techniques spécifiques de l'étude des populations immergées. De plus les contraintes économiques et sociales de l'activité goémonière doivent être prises en compte pour proposer de nouvelles pratiques d'utilisation. Il s'agit de s'adapter aux fluctuations potentielles d'abondance pour poursuivre une exploitation durable et respectueuse de l'environnement conciliant des impératifs de conservation de la biodiversité. Une réflexion s'est engagée dans ce sens via la rédaction d'un nouveau projet de recherche (ECOKELP soumis dans le cadre de l'appel d'offre de l'ANR Biodiversité) rassemblant un partenariat international de biologistes, économistes, gestionnaires et industriels. Ce projet a pour but une meilleure compréhension des processus biologiques qui agissent sur la distribution et la diversité des espèces en environnement côtier, mais également d'analyser les moteurs économiques, la perception sociale et la politique de gestion des algues brunes.

#### 4. Bibliographie

- Alvarez-Buylla, E.R. & R. García-Barrios (1993) Models of patch dynamics in tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* **8**:201-204.
- Beaugrand, G. & P.C. Reid (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**:801-817.
- Billot, C., C.R. Engel, S. Rousvoal, B. Kloareg & M. Valero (2003) Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: the case of the kelp *Laminaria digitata* in the English Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **253**:111-121.
- Castric-Fey, A., A. Girard-Descatoire, M.T. L'Hardy-Halos & S. Derrien-Courtel (2001) *La vie sous-marine en Bretagne: découverte des fonds rocheux*. Mèze (34), France: Biotope.
- Cipollini, M.L., D.A. Wallace-Stenft & D.F. Whigham (1994) A model of patch dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *J. Ecol.* **82**:621-633.
- Cornuet, J.-M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup & M. Solignac (1999) New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* **153**:1989-2000.
- Greene, C.H. & A.J. Pershing (2000) The response of *Calanus finmarchicus* populations to climate variability in the Northwest Atlantic: basin-scale forcing associated with the North Atlantic Oscillation. *ICES Journal of Marine Science* **57**:1536-1544.
- Horvitz, C.C. & D.W. Schemske (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monogr.* **65**:155-192.
- Knoch, D. (2005) Effets conjugués de l'exploitation et des facteurs environnementaux sur les populations de *Laminaria digitata*. Mémoire de Master 2, Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie, spécialité Océanographie et Environnements Marins. Université Pierre & Marie Curie.
- Küpper, F.C., E. Gaquerel, E.-M. Boneberg, *et al.* (sous presse) Early events in the perception of lipopolysaccharides in the brown alga *Laminaria digitata* include an oxidative burst and activation of fatty acid oxidation cascades. *Journal of Experimental Botany*.



- Küpper, F.C., B. Kloareg, J. Guern & P. Potin (2001) Oligoguluronates elicit an oxidative burst in brown algal kelp, *Laminaria digitata*. *Plant Physiology* **125**:278-291.
- Küpper, F.C., D.G. Müller, A.F. Peters, B. Kloareg & P. Potin (2002) Oligoalginatate recognition and oxidative burst play a key role in natural and induced resistance of sporophytes of Laminariales. *Journal of Chemical Ecology* **28**:2057-2081.
- Salomon, J.C. & M. Breton (1993) An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanica Acta* **16**:439-448.
- Tayalé, A. (2006) Effet du changement global sur l'évolution de l'aire de distribution de l'algue exploitée, *Laminaria digitata*. Mémoire de Master 2, Océanographie, spécialité Biologie et écologie marine. Université de la Méditerranée Aix-Marseille II.
- Valverde, T. & J. Silvertown (1997) A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *J. Ecol.* **85**:193-210.

Figure 1 : Taux de croissance instantanés des populations de *Laminaria digitata* et de *Saccorhiza polyschides* dans deux sites du secteur de Roscoff. L'interprétation de la dynamique démographique de chacun de ces sites est proposée dans le cadre du modèle de compétition interspécifique au sein de la succession écologique.

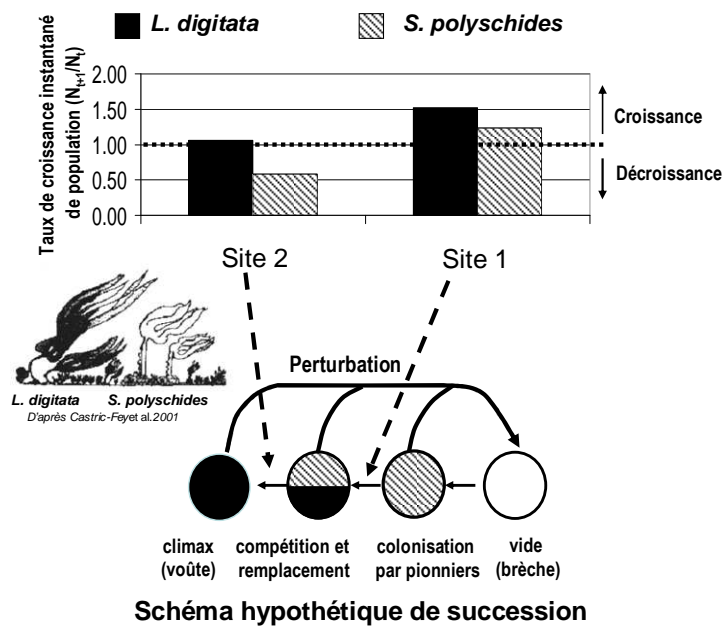


Figure 2 : Diversité génétique des populations bretonnes de *Laminaria digitata* et de *Saccorhiza polyschides* dans les zones exploitées (récoltées ou anciennement récoltées).

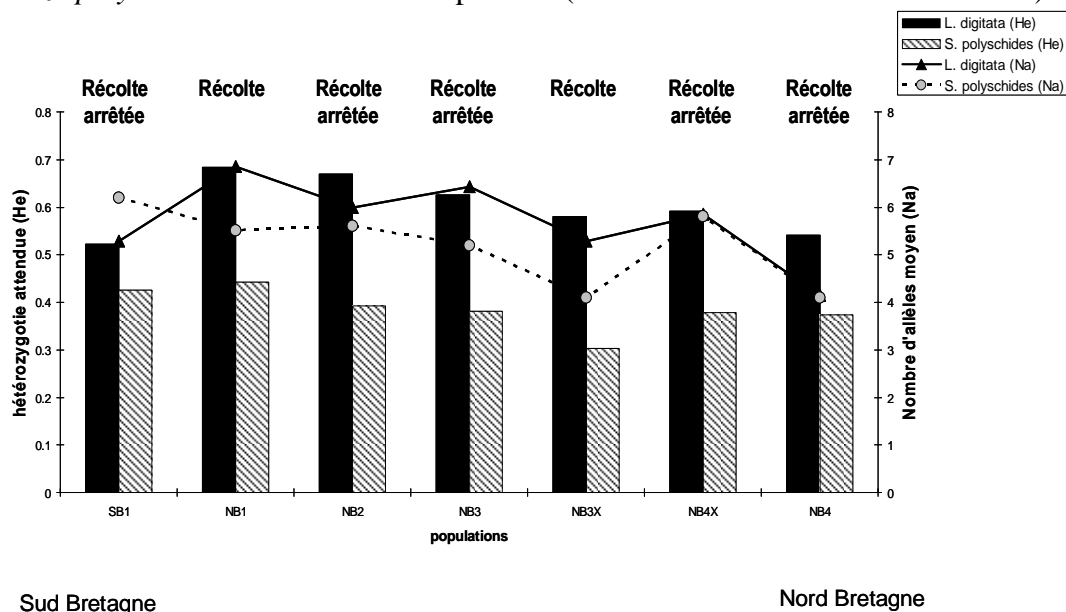


Figure 3 : Réponses de l'activité photosynthétique de *L. digitata* et *S. polyschides* (n=4 individus par espèce) face à des variations de température. (mesures effectuées à  $300 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , salinité 35, l'axe vertical représente la température initiale des expériences).

