UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET COMBINÉ DE LA TEMPÉRATURE ET D'UNE CONTAMINATION À UNE FORMULATION COMMERCIALE D'ATRAZINE SUR LE PHYTOPLANCTON

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ALICE BLANCHARD

JANVIER 2023

REMERCIEMENTS

Ce mémoire vient conclure, plusieurs mois de travail, pour lesquels je souhaite remercier mon directeur Philippe Juneau ainsi que ma codirectrice Beatrix Beisner. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir donné l'opportunité d'explorer par le biais de cette maitrise le monde de la recherche en écotoxicologie. Merci de vos conseils avisés, de vos encouragements et de votre expertise qui m'ont permis de mener à bien ce projet. Vous m'avez ouvert les portes de vos laboratoires, me permettant de développer de solides compétences dans le domaine de la biologie. Grâce à notre collaboration, j'ai pu intégrer vos équipes au sein desquelles j'ai trouvé des professionnels talentueux, des amis et surtout du soutien.

Je tiens également à remercier Mr Serge Paquet, qui m'a offert de son temps pour m'aider dans la dure tâche de l'identification des espèces phytoplanctoniques. Merci pour la bienveillance de vos conseils et de la patience dont vous avez fait preuve à mon égard.

Je tiens tout particulièrement à remercier mes parents ainsi que mon grand frère : Yves, Anne et William Blanchard qui depuis mon plus jeune âge ont cru en moi. Vous avez toujours su que j'arriverais au bout de mes rêves et vous avez tout mis en œuvre dans la bienveillance et l'humour pour que j'aille encore et toujours plus loin. Je me suis toujours sentie importante et à ma place grâce à vous trois.

Je ne pourrais jamais assez remercier mon conjoint Thomas Tessier sans qui la vie serait beaucoup moins belle. Merci pour ton soutien indéfectible, merci de croire en moi, de m'encourager (quelle que soit mon humeur) et de me pousser toujours plus haut. Merci pour ton sens critique, qui m'a permis d'avancer et de progresser. Merci tout simplement d'être prêt à tout pour que de simples idées deviennent réelles.

ii

TABLE DES MATIÈRES

REMERCI	EMENTS	ii
LISTE DES	S FIGURES	v
LISTE DES	S TABLEAUX	vii
LISTE DES	S ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	ix
RÉSUMÉ.		11
INTRODU	ICTION	12
CHAPITRE	E 1 ÉTAT DES CONNAISSANCES	15
1.1 Lep	hytoplancton et la photosynthèse :	15
1.2 La te	empérature	19
1.3 L'atr	razine	22
1.4 Actio	on de la température sur la toxicité de l'atrazine	24
1.5 Obje	ectifs et hypothèses :	26
CHAPITRE CHLAMYL TEMPÉRA	E 2 DÉTERMINATION DE LA RÉPONSE PHOTOSYNTHÉTIQUE DE <i>MICROCYSTIS AERUGINOSA,</i> DOMONAS GLOBOSA ET DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUAE À DES VARIATIONS DE LA ATURE	28
2.1 Intro		30
2.2 Mat	ériel et Méthodes	32
2.2.1 2.2.2 2.2.3 2.2.4	Traitement et variations de température 33 Étude de la photosynthèse : Analyses statistiques :	32 32 34 35
2.3 Résu	ultats :	36
2.3.1 2.3.2 nycthé 2.3.3 d'augn 2.3.4 diminu	Groupe 1 : Comparaison des températures constantes Groupe 2 : Comparaison d'une température constante avec deux types de variations mérales Groupes 3 et 4 : Comparaison d'une augmentation brusque de la température avec deux t nentations progressives Groupes 5 et 6 : Comparaison d'une diminution brusque de la température avec deux type utions progressives	36 36 ypes 39 es de 40
2.4 Disc	ussion	41
2.4.1 2.4.2 2.4.3	Températures constantes Fluctuations nycthémérales de la température Fluctuations périodiques de la température	41 42 43

2.5 Conclusion :	45			
2.5.1 Références :	46			
CHAPITRE 3 L'EFFET DE L'INTERACTION D'UNE VARIATION DE TEMPÉRATURE ET D'UNE CONTAMINATION À L'ATRAZINE SUR LA CONDITION PHYSIOLOGIQUE DE <i>MICROCYSTIS AERUGINOSA, CHLAMYDOMONAS</i> <i>GLOBOSA</i> ET <i>DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUA</i>				
3.1 Introduction	55			
3.2 Matériel et méthodes	57			
 3.2.1 Isolation et condition de croissance :	57 58 60 61 61 61			
3.3 Résultats	62			
 3.3.1 Groupe 1 – Températures constantes :	62 64 66 68			
3.4 Discussion				
3.5 Conclusion 3.5.1 Références :	74 75			
CONCLUSION				
ANNEXE A ENSEMBLE DES RÉSULTATS OBTENUS DANS LE CADRE DU CHAPITRE 285				
ANNEXE B ENSEMBLE DES RÉSULTATS OBTENUS DANS LE CADRE DU CHAPITRE 3				
RÉFÉRENCES				

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 : Mécanisme photosynthétique chez les microalgues. Tiré de Taiz et Zeiger (2010) 17			
Figure 1.2 : Mécanisme de photosynthèse chez les cyanobactéries. Tiré de Campbell et al. (1998) 17			
Figure 1.3 : Les différentes voies de dissipation de l'énergie lumineuse, après excitation des pigments photosynthétiques. Issue de Müller <i>et al.</i> (2001)			
Figure 1.4 : Représentation de l'analyse de l'extinction de la fluorescence par la méthode PAM. Issue de (Maxwell et Johnson, 2000) . Ici le terme F _t équivaut à la fluorescence minimale à la lumière (F _s) 19			
Figure 2.1: Représentation de l'évolution de la température en fonction du temps des 15 scénarios de variations de température suivant six groupes d'étude			
Figure 2.2 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP _{rel}), les quenching non photochimique relatif (qN _{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF _{rel}) pour <i>Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa</i> et <i>Dolichospermum flos-aquae</i> , exposées à cinq scénarios de températures constantes pendant 72 h. La barre au-dessus des histogrammes correspond à l'écart-type et la lettre a, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans ce cas-ci, le scénario 1 (20°C)			
Figure 2.3 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP_{rel}), les quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF _{rel}) pour <i>Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa</i> et <i>Dolichospermum flos-aquae</i> exposées à un			

- Figure 2.5 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP_{rel}), les quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à deux scénarios de diminution brusque de la température de 5°C et 10°C et quatre scénarios de diminutions progressives de 5°C et 10°C pendant 72 h. La barre au-dessus des histogrammes correspond à l'écart-type et la lettre a, correspond à une différence significative avec le traitement

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 : Liste des paramètres photosynthétiques et leur formule utilisée dans cette étude............ 35

Tableau 3.1 : Liste des paramètres photosynthétiques utilisés dans cette étude et leur formule. 60

- Tableau B.1: Paramètres photosynthétiques: qP_{rel}, qN_{rel} et UQF_{rel} et concentration en pigments photosynthétiques (μg/cellule) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à trois scénarios de températures constantes (10°C, 20°C et 30°C) et à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 μg/L; 10 μg/L et 25 μg/L) pendant 72 heures. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480, n.s signifie

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ANOVA	Analyse de variance
АТР	Adénosine triphosphate
Atx	AAtrex 480
BBM	Milieu de culture de type « Bold Basal Médium »
Chl	Molécule de chlorophylle
¹ Chl et ³ Chl	Molécule de chlorophylle excitée sous forme de singulet et de triplet
D1	Protéine D1
DCMU	Diuron (3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea)
ERO	Espèces réactives de l'Oxygène
F ₀	Niveau minimal de fluorescence à l'obscurité
F _M	Niveau maximal de fluorescence à l'obscurité
Fs	Niveau minimal de fluorescence en présence de lumière actinique
F' _M	Niveau maximal de fluorescence en présence de lumière actinique
F'o	Niveau minimal de fluorescence en présence de lumière infrarouge
F _v /F _M	Rendement quantique maximal du PSII
NADPH	Forme réduite de NADP ⁺
O ₂	Oxygène moléculaire
PAM	Pulse Amplitude Modulated
PQ	Plastoquinone

PSII ou PSI	Photosystèmes II ou I
Q_A et Q_B	Quinones A et quinone B
qN _{rel}	Dissipation relative de l'énergie non photochimique
qP _{rel}	Dissipation relative de l'énergie par photochimie
UQF _{rel}	Dissipation relative de l'énergie par fluorescence
RUBISCO	Ribulose-1 ,5-diphosphate carboxylase/oxygénase
Фм	Rendement photochimique maximal du PSII
Ф′м	Rendement photochimique opérationnel du PSII
μ	Taux de croissance

RÉSUMÉ

En raison des changements climatiques, la température moyenne des eaux est en hausse et les extrêmes sont de plus en plus éloignés. Or, la température est un facteur déterminant dans le maintien de la physiologie du phytoplancton, qui peut subir des dommages cellulaires importants lorsque la variation de température est trop grande. De plus, l'Homme a une utilisation accrue des herbicides, entrainant une accumulation de molécules polluantes dans les milieux aquatiques. Les herbicides engendrent d'importants dommages physiologiques sur le phytoplancton. Ce dernier subit l'addition de plusieurs facteurs de stress environnementaux majeurs, qu'il est important de considérer. L'objectif de ce projet est de comprendre comment une variation de température seule et combinée à une contamination à l'atrazine impacte la physiologie du phytoplancton. Pour ce faire, une campagne d'échantillonnage a été réalisée dans la Rivière aux brochets, rivière soumise à des pressions agricoles. Par après, la technique d'isolation des espèces sur plaques d'Agar a permis d'isoler trois espèces : Microcystis aeruginosa, Dolichospermum flos-aquae et Chlamydomonas globosa. Dans un premier temps, ces trois espèces ont été soumises à 15 scénarios de variations de température pendant 72 heures, puis leur efficacité photosynthétique a été mesurée par fluorimétrie (Imaging PAM). Les résultats indiquent que D. flos-aquae a maintenu une efficacité photosynthétique stable, quelles que soient les variations de température. Pour les deux autres espèces, l'efficacité photosynthétique a diminué avec une hausse de la température, mais avec moins d'intensité lorsqu'elle augmente progressivement. Une baisse de la température a été suivie d'une augmentation de leur efficacité photosynthétique. Dans un second temps, ces espèces ont été soumises à huit scénarios de température et à quatre concentrations d'une solution d'atrazine commerciale (AAtrex 480). L'efficacité photosynthétique, le taux de croissance et la concentration en pigments photosynthétiques ont été mesurés après 72 heures. Seule l'efficacité photosynthétique a été impactée. Il en ressort, que selon les espèces et la température, le seuil de tolérance à l'atrazine varie. Pour D. flos-aquae la combinaison des deux facteurs a accentué l'effet négatif lorsque la température a diminué, tandis qu'elle a limiter l'effet négatif sur M. aeruginosa. De plus, les variations progressives ont atténué les effets négatifs des deux facteurs par rapport aux variations brusques. Ces axes de recherches montrent que l'intensité des variations de température entraine des réponses physiologiques différentes selon les espèces et qu'elles modifient leur tolérance à l'AAtrex. Il est primordial de considérer les variations des facteurs environnementaux lors d'une étude sur leur interaction.

Mots clés : Phytoplancton, cyanobactéries, variations de température, atrazine, combinaison de stress environnementaux.

INTRODUCTION

Nous sommes aujourd'hui plus de 7,7 milliards d'humains sur Terre et nous devrions être près de 8,5 milliards d'ici les 10 prochaines années (ONU, 2019). Cette forte expansion entraine une augmentation de la pression anthropique sur les écosystèmes naturels. L'industrie, les transports, l'agriculture et les autres activités humaines sont d'importants émetteurs de gaz à effet de serre, ce qui accélère dangereusement le réchauffement climatique (IPCC, 2018). Ce phénomène est considéré comme étant l'une des premières sources de stress environnemental (Da Silva et al., 2019). Selon le rapport du 7 aout 2019 du GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat), la température moyenne a augmenté de 1.53°C pour l'air et de 1°C pour l'eau depuis 1850. Au niveau des pôles et notamment de l'Arctique, la hausse de la température est beaucoup plus intense qu'aux latitudes basses (Cohen et al., 2014). Il a été mesuré que la température des régions arctiques augmente quatre fois plus vite que la moyenne mondiale des autres régions du monde (Chylek et al., 2022). Selon l'étude de Isaksen et al. (2022), certaines régions telles que la Mer des Barents peuvent se réchauffer jusqu'à sept fois plus vite que la moyenne mondiale qui se situe autour d'une hausse de 0,3°C par décennie. Le Canada, géographiquement proche de l'Arctique, devrait par conséquent connaitre lui aussi des périodes de canicule et de pluies plus intenses. Cette variation du climat entraine la modification des facteurs abiotiques et biotiques des environnements aquatiques, impactant directement les communautés phytoplanctoniques (Winder et Sommer, 2012). La température joue un rôle majeur dans le métabolisme des végétaux. En effet, l'efficacité des processus de photosynthèse et de respiration est inhérente à l'intensité de la température (Dewar et al., 1999). Le phytoplancton est situé à la base du réseau trophique et produit la biomasse nécessaire à l'apport énergétique des premiers maillons de la chaine alimentaire. Le phytoplancton est à l'origine de plus de la moitié de la production primaire mondiale et une modification au sein de ces populations peut être lourde de conséquences pour le reste de l'écosystème (Falkowski, Barber, et al., 1998; Field et al., 1998).

La croissance démographique humaine influence également l'apparition d'un autre facteur environnemental affectant les populations phytoplanctoniques. En effet, l'industrie agricole cherche constamment à augmenter ses rendements afin de nourrir la population humaine croissante. Pour cela, les agriculteurs ont recours à l'utilisation de produits chimiques tels que les pesticides apportant aux plantations, une protection face aux insectes, maladies et autres invasions (FAO, 2010). Cependant, toutes les molécules chimiques répandues ne sont pas absorbées par les plantations visées. Le problème environnemental qui se pose alors est qu'à la suite de périodes de pluies et de vents, les particules d'herbicides sont transportées jusqu'aux cours d'eau par ruissellement, lessivage des sols, érosion ou dépôts atmosphériques. C'est à la suite de ces épisodes climatiques que la concentration en herbicide sera à son apogée dans les eaux de surface (Giroux, 2019), et selon leur nature, ils vont persister plus ou moins longtemps, créant un gradient de concentration décroissant (Liu *et al.*, 2013; Reichenberger *et al.*, 2007). En outre, il est démontré que les concentrations en pesticides (notamment les herbicides), retrouvées dans les eaux sont de plus en plus importantes (Giroux, 2022; Sullivan *et al.*, 2009). Les populations phytoplanctoniques sont directement en contact avec cette hausse de la concentration en agents chimiques. Selon leur mode d'action, ces derniers vont agir sur la physiologie du phytoplancton pouvant entrainer la mise en place de mécanismes de défense ou dans le pire des cas à la mort des individus (DeLorenzo *et al.*, 2001).

Notre étude se base sur un milieu précis qui est la Rivière aux brochets, affluent du Lac Champlain (Canada et États-Unis), et appartenant au bassin versant de la Baie Missisquoi. Il a été relevé que 57% du territoire de ce bassin versant est dédié à la culture du maïs et du soja (OBVBM, 2015). L'atrazine est l'un des herbicides les plus utilisés pour ces deux types de cultures (MAPAQ, 2002), il est donc inévitable que les populations phytoplanctoniques de la Rivière aux brochets soient en contact direct avec cet herbicide. L'atrazine a une action directe sur la photosynthèse, en bloquant le transfert d'électrons et entrainant une surproduction d'Espèces Réactives de l'Oxygène (ERO). L'appareil photosynthétique est alors fortement endommagé ce qui, à terme, mène à la mort de l'individu (El-Sheekh *et al.*, 1994; Jursinic et Stemler, 1983). En outre, il a été démontré que selon les espèces et la nature des herbicides, la température influence la relation entre les herbicides et le phytoplancton (Chalifour *et al.*, 2014; Chalifour et Juneau, 2011; Fischer *et al.*, 2013). Cependant, les études menées sur le sujet utilisent des protocoles standards qui peuvent s'éloigner de la réalité environnementale, ne simulant aucune variation de température au cours du temps (Baxter *et al.*, 2016).

Le but de cette recherche est de déterminer la réponse physiologique des espèces de phytoplancton de la Rivière aux brochets face à des variations de température seules ou combinées à une contamination à l'atrazine. Pour ce faire, une campagne de terrain a permis d'échantillonner et d'isoler trois espèces de phytoplancton : *Microcystis aeruginosa, Dolichospermum flos-aquae* et *Chlamydomonas globosa*. Ces trois espèces ont été soumises dans un premier temps à 15 scénarios de variations de température pendant 72 heures. L'efficacité photosynthétique a été mesurée par fluorimétrie grâce à un Imaging PAM toutes les

12 heures afin de suivre l'évolution de la photosynthèse des trois espèces au cours du temps. Ce point nous a permis de déterminer la différence entre les stratégies photosynthétiques employées par les espèces selon si elles font face à des températures constantes ou bien des variations plus ou moins intenses de la température. Dans un second temps, ces mêmes espèces ont été soumises à huit des scénarios de variations de température les plus intenses et à quatre concentrations en atrazine. De nouveau, l'efficacité photosynthétique a été mesurée, ainsi que le taux de croissance et la concentration en pigments photosynthétiques. Nous avons cherché à déterminer la capacité du phytoplancton à maintenir ses processus physiologiques face à un ou plusieurs stress environnementaux. Il est crucial de comprendre la synergie des différents facteurs environnementaux telle que la température et la contamination aux herbicides pour prédire le devenir des organismes et des écosystèmes aquatiques.

CHAPITRE 1

ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.1 Le phytoplancton et la photosynthèse :

Le phytoplancton est l'ensemble des organismes unicellulaires et réalisant la photosynthèse vivants en suspension dans les eaux (IFREMER, 2018). Ce sont des organismes ubiquistes (Chorus et Welker, 2021), et en fonction des environnements, certains chercheurs emploient différents termes pour définir le phytoplancton, comme par exemple le potamoplancton (plancton de rivière), le limnoplancton (plancton de lacs) ou bien le bactérioplancton (plancton procaryote) (Reynolds, 2006). Les organismes phytoplanctoniques sont hétérogènes, ils peuvent être de taille très variable (Beardall *et al.*, 2009), vivre en colonies ou isolés, certains peuvent posséder des flagelles leur permettant de se déplacer dans la colonne d'eau (Wetzel, 2001). Le phytoplancton est un producteur primaire de grande importance (Field *et al.*, 1998; Reynolds, 2006). Il est à l'origine de près de 50% de production d'oxygène de la planète grâce au processus de photosynthèse (Baker et Geider, 2021). De cette manière, il constitue la source d'énergie (lipide, acides gras...) principale des organismes des niveaux trophiques supérieurs (zooplancton, vertébrés...) (Parrish, 2013). Une modification au sein de la communauté phytoplanctonique (structure, taille des individus, efflorescences, disparition...) peut impacter la santé et la stabilité de l'écosystème au complet (DeLorenzo *et al.*, 2001; Hixson et Arts, 2016; Kiørboe, 1993).

De manière générale, le phytoplancton est divisé en deux grands groupes : les microalgues et les cyanobactéries (Reynolds, 2006). Les microalgues sont des organismes autotrophes eucaryotes tandis que les cyanobactéries sont des organismes autotrophes procaryotes (Reynolds, 2006; Van Den Hoek *et al.*, 1995). Certaines souches de cyanobactéries synthétisent des composés toxiques appelés « cyanotoxines », pouvant avoir de graves répercussions sur les organismes qui les ingèrent (Funari et Testai, 2008; Lee, 2018). Selon Oren (2014), les cyanobactéries sont capables de s'adapter à des conditions environnementales (température, salinité, dessiccation...), extrêmes. Lorsque les conditions sont favorables, elles peuvent former des efflorescences à la surface des zones aquatiques, plus communément appelées « blooms » (Huisman *et al.*, 2018).

Comme précisé précédemment, les microalgues et les cyanobactéries sont des organismes autotrophes. En d'autres termes, cela signifie qu'elles sont en mesure de générer leur matière organique à partir de l'énergie lumineuse reçue, grâce au processus de photosynthèse (Reynolds, 2006). Cette dernière se déroule au niveau des membranes thylacoïdales (Taiz et Zeiger, 2010). Chez les microalgues, ces membranes également composées de pigments photosynthétiques se situent dans les chloroplastes. La photosynthèse est alors cloisonnée à l'intérieur de ces organites. À terme, les molécules produites à l'issue de la photosynthèse seront exportées hors du chloroplaste pour combler les besoins des autres processus physiologiques. Pour les cyanobactéries, morphologiquement différentes des microalgues, les membranes thylacoïdales se situent dans le cytosol. Par conséquent, la photosynthèse n'est pas dissociée des autres mécanismes cellulaires et peut partager avec la respiration, certains complexes de sa chaine de transport d'électrons. Cette différence fait que les cyanobactéries ont un transport d'électrons plus efficace que les microalgues (Moro et al., 2016; Taiz et Zeiger, 2010; Vermaas, 2001). Un autre point vient appuyer l'avantage des cyanobactéries sur les microalgues, soit la composition en pigments photosynthétiques. En effet, les microalgues présentent deux types de pigments photosynthétiques : la chlorophylle a et b (absorption de 450 nm à 475 et de 630 nm à 675 nm) et les caroténoïdes (absorption de 400 nm à 550 nm). Les cyanobactéries et les algues rouges, quant à elles, disposent en plus des phycobilines (absorption de 500 nm à 650 nm) (Masojídek et al., 2013; Reynolds, 2006; Taiz et Zeiger, 2010). De ce fait, les cyanobactéries ont un spectre d'absorption de la lumière plus étendue que celui des microalgues.

La photosynthèse se déroule en deux phases : la phase photochimique puis la phase biochimique. La première est un ensemble de réactions photochimiques, qui transforment l'énergie lumineuse en énergie chimique nécessaire au bon déroulement de la phase sombre (Figures 1.1 et 1.2). Cette dernière, entièrement enzymatique et par conséquent indépendante de la lumière, permet la synthèse de molécules indispensables à la survie de l'organisme (Masojídek *et al.*, 2013; Roach et Krieger-Liszkay, 2014). Dans un premier temps, l'énergie lumineuse arrive sous forme de photons et vient stimuler les antennes collectrices constituées de chlorophylles et de pigments accessoires (caroténoïdes et phycobilines) (Masojídek *et al.*, 2013). Le rôle de ces antennes va être d'acheminer l'énergie reçue vers les centres réactionnels : le Photosystème I (PSI) et le Photosystème II (PSII). Le PSII va oxyder les molécules d'eau et libérer des électrons. Ces derniers vont être transférés au PSI grâce à plusieurs complexes enzymatiques (plastoquinone et cytochrome b₆f). Le PSI transmettra ces électrons à différentes protéines, ce qui permettra à terme de produire de l'énergie (NADPH, ...). Dans un second temps, la phase sombre, aussi appelée cycle de Calvin vise à transformer le CO₂ en glyceraldebyde-3-phosphate, grâce à l'énergie produite et à l'enzyme Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (RuBisCo). Les molécules de glyceraldebyde-3-phosphate produites permettrons par exemple la formation de glucose, de sucrose, de cellulose entre autres (Taiz et Zeiger, 2010).



Figure 1.1 : Mécanisme photosynthétique chez les microalgues. Tiré de Taiz et Zeiger (2010)



Figure 1.2 : Mécanisme de photosynthèse chez les cyanobactéries. Tiré de Campbell et al. (1998)

Selon l'intensité de l'ensoleillement, l'appareil photosynthétique peut ne pas être en mesure de traiter l'intégralité des photons reçus par la cellule végétale. Cette dernière va alors mettre en place deux autres mécanismes de dissipation de l'énergie lumineuse (Figure 1.3) : la fluorescence et la dissipation par chaleur appelée aussi quenching non photochimique (Krause et Weis, 1991; Taiz et Zeiger, 2010).



Figure 1.3 : Les différentes voies de dissipation de l'énergie lumineuse, après excitation des pigments photosynthétiques. Issue de Müller *et al.* (2001).

- 1. Dissipation de l'énergie par fluorescence
- 2. Dissipation de l'énergie par photochimie (photosynthèse, etc.)
- 3. Dissipation de l'énergie sous forme de chaleur
- 4. Passage à l'état de triplet de la chlorophylle et excitation d'une molécule d'O2

Ces différentes voies sont équilibrées, ce qui signifie que si l'une d'elles perd en intensité, alors les deux autres compensent et permettent la protection et le maintien de l'appareil photosynthétique (Maxwell et Johnson, 2000). L'une des méthodes pour déterminer l'efficacité photosynthétique est la mesure de la fluorescence chlorophyllienne modulée, par fluorimétrie PAM (Pulse Amplitude Modulated) (Roháček, 2002). Cette mesure permet de définir l'efficacité du transport d'électron au sein du PSII ainsi qu'entre le PSII et le PSI (Roháček, 2002) suivant une cinétique précise. Tout d'abord, les échantillons sont adaptés à l'obscurité afin d'oxyder l'intégralité des transporteurs d'électrons. Ces derniers sont donc ouverts et une faible exposition à la lumière modulée (ML) permet de définir la fluorescence initiale à obscurité (F₀). En d'autres termes, le passage de l'obscurité à une faible lumière provoque une dissipation d'énergie sous forme de fluorescence, sans pour autant induire la réduction des transporteurs d'électrons (Schreiber *et al.*, 1986). Après une seconde, un flash de lumière saturante (SP) vient réduire l'intégralité des transporteurs d'électron prolongée à la lumière actinique (AL) d'une intensité semblable à celle de croissance puis à un flash saturant de 3000 µmol photon m⁻² s⁻¹, ce

qui permet d'obtenir la fluorescence minimale à la lumière (F_s) et la fluorescence maximale à la lumière (F'_M). Une fois la lumière actinique éteinte, il est possible de mesurer le niveau minimal de fluorescence en lumière infrarouge (F'_0) (Schreiber *et al.*, 1986).



Figure 1.4 : Représentation de l'analyse de l'extinction de la fluorescence par la méthode PAM. Issue de (Maxwell et Johnson, 2000).

Ces mesures de fluorescence chlorophyllienne modulée permettent de calculer plusieurs paramètres indiquant l'efficacité du PSII (Genty *et al.*, 1989; Kitajima et Butler, 1975) ainsi que la dissipation de l'énergie (Buschmann, 1995; Juneau *et al.*, 2005) :

- Le rendement photochimique maximal du PSII (Φ_M) : ($F_M F_0$) / $F_M = F_V/F_M$
- Le rendement photochimique opérationnel du PSII (Φ'_{M}) : ($F'_{M} F_{s}$) / F_{M}
- Le quenching photochimique relatif (qP_{rel}) : $(F'_M F_s) / (F_M F'_0)$
- Le quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) : (F_M F'_M) / (F_M F'₀)
- La dissipation relative de l'énergie par fluorescence (UQF_{rel}) : (F_s F'₀) / (F_M F'₀)

1.2 La température

Selon les scénarios, d'ici à 2100, la température moyenne de l'air peut augmenter de 2°C à 6°C et les écarts de températures au sein d'une même période seront de plus en plus importants (Houghton, 2005). Or, la température joue un rôle fondamental dans le maintien des propriétés fonctionnelles d'une cellule végétale (Staehr et Sand-Jensen, 2006) ayant de ce fait une réelle incidence sur la croissance des microorganismes aquatiques (Da Silva *et al.*, 2019; Finkel *et al.*, 2010). Chaque espèce phytoplanctonique présente une amplitude de températures pour laquelle sa performance physiologique et sa reproduction sont suffisante pour assurer sa survie et celle des générations futures. Cette gamme de tolérance est souvent définie comme niche thermique. De plus au sein même de cette niche thermique une plus petite gamme de température correspond aux températures pour lesquelles la croissance de l'espèces est optimale (Huey et Stevenson, 1979). De manière générale, la majorité des microalgues et des cyanobactéries des régions tempérées ont une croissance optimale à des températures allant de 20 à 25°C (Reynolds, 1984). En dehors de sa niche thermique, les conditions deviennent inhibitrices, voire létales, pour l'individu (Finkel *et al.*, 2010; Huey et Stevenson, 1979; Staehr et Sand-Jensen, 2006), c'est pourquoi l'impact d'une variation de température sur les organismes phytoplanctoniques dépend de chaque espèce. Cependant, face à des variations de température, les espèces phytoplanctoniques ont le potentiel d'ajuster leur physiologie et/ou leurs cycles biochimiques pour s'acclimater à des températures estimées stressantes (Angilletta Jr *et al.*, 2003; Geider *et al.*, 1997). Cette capacité d'acclimatation, propre à chaque espèce, dépendrait du degré de la variation de température, elle-même définie par la plasticité phénotypique de l'espèce en question. En d'autres termes, la capacité de l'espèce à modifier ses traits et ses caractéristiques déterminera sa capacité à tolérer une variation de température plus ou moins importante (Hoffmann et Sgrò, 2011)

De manière générale, les cyanobactéries seront favorisées par une hausse de la température tandis qu'une baisse favorisera les microalgues (Davis et al., 2009; Mesquita et al., 2020; Seip et Reynolds, 1995; Tseng et al., 2019; Zhang et al., 2019). De plus, pour une même espèce, il peut y avoir différentes réponses physiologiques selon les différentes souches. Davis et al. (2009), ont étudié deux souches de la cyanobactérie M. aeruginosa. Leur observation est qu'une hausse de la température de 15°C à 30°C favorise la souche produisant des toxines par rapport à la souche qui n'en produit pas. Communément, une baisse de la température provoque le déclin du métabolisme des microorganismes autotrophes, en entrainant la diminution de l'activité photosynthétique, de la respiration et de l'absorption de nutriment (Staehr et Sand-Jensen, 2006). Par exemple, une baisse de la température limite le transport d'électrons et diminue de la fluidité membranaire (Los et Murata, 2004). L'activité enzymatique générale va elle aussi ralentir (Raven et Geider, 1988), ce qui peut mener à la régression de la synthèse de la RuBisCo, et indirectement limiter l'action de transfert des électrons des plastoguinones. Plusieurs acteurs essentiels de la photosynthèse étant de ce fait entravés, l'activité photosynthétique décline elle aussi (Sage et Kubien, 2007). À l'inverse, une hausse de la température engendre une meilleure capacité photosynthétique ainsi qu'une augmentation de la croissance des individus. Cependant, Reynolds (1984), écris que pour des individus dont la température optimale se trouve entre 20°C et 25°, la cellule végétale subirait d'importants dommages quand la température dépasse les 30°C, entrainant ainsi la diminution du taux de

croissance des organismes. L'une des explications est qu'au-delà de la température optimale un déséquilibre peut se créer au sein de la cellule. La dégradation de différentes enzymes et molécules inhérentes devient plus importante que leur production (Atkin et Tjoelker, 2003). Une augmentation de la température est donc suivie par une augmentation du métabolisme des cellules végétales (Rhee et Gotham, 1981). Cette stimulation des voies métaboliques peut amener à une accumulation toxique d'espèces réactives de l'oxygène (ERO) dans la cellule (Gomes et Juneau, 2017). À l'inverse, une diminution de la température peut provoquer le ralentissement de la production d'ERO suite une diminution du métabolisme général (Collén et Davison, 2001). Les ERO sont des molécules de dioxygène ayant subi une réduction incomplète (Gill et Tuteja, 2010). La surproduction de ces molécules provoque un stress oxydatif ayant un effet négatif sur la physiologie des individus. Cela entraine l'oxydation des protéines, la dégradation des acides nucléiques et la peroxydation des lipides ce qui cause une importante diminution de la croissance, puis à terme la mort de l'individu (Tiwari et al., 2017). C'est pourquoi les plantes ont développé des mécanismes de défenses antioxydantes permettant la récupération et la dégradation des ERO. Par exemple, certains pigments photosynthétiques tels que la phycocyanine ou les caroténoïdes peuvent avoir un pouvoir antioxydant (Mittler et al., 2004; Romay et al., 1998). Cependant il est à noter qu'à de faibles concentrations, les ERO ont un rôle crucial dans la survie des végétaux. Elles agissent comme agents de signalisation entre les organites et le noyau, informant ce dernier que certains changements doivent être effectués (Apel et Hirt, 2004). Cela permet alors de réguler les mécanismes de développement et de croissance des individus, mais aussi de réguler les réponses physiologiques induites par un stress environnemental ou par la contamination d'un pathogène (Tiwari et al., 2017). L'effet positif ou négatif des ERO sur un organisme phytoplanctonique dépend exclusivement de l'équilibre entre leur production et leur récupération (Tiwari et al., 2017).

Les changements climatiques vont également agir sur les variations journalières de température. En période d'été, les écarts entre les minimums et les maximums vont être de plus en plus importants (IPCC, 2018). Or les organismes phytoplanctoniques ont un cycle de vie court, ce qui peut les rendre plus sensibles aux changements rapides de température (Falkowski et Raven, 2013). Dans leur étude Zhang *et al.* (2016), observent qu'un changement brusque de la température (passage de 15°C à 25° en quelques heures) avantagerait les cyanobactéries par rapport aux microalgues vertes et aux diatomées. Les cyanobactéries ont la capacité de se déplacer verticalement dans la colonne d'eau à l'inverse des microalgues (Reynolds, 2006). De ce fait, elles auraient pu adapter leur position dans la colonne d'eau lors de la variation de température pour garder des conditions optimales pour maintenir leur taux de croissance et une production de phycocyanine convenable à leur survie. Contrairement aux microalgues, qui voient leur taux de croissance et leur production de chlorophylle *a* fortement diminuée. Cette adaptabilité de flottabilité est selon Zhang *et al.* (2016), l'une des raisons de l'avantage des cyanobactéries sur les microalgues lors de changements soudains de température. Cette dernière idée est corroborée par Rasconi *et al.* (2017), qui observent que dans l'ensemble, les cyanobactéries sont moins sensibles à une variation de la température que les microalgues. Zhang *et al.* (2019) démontrent que lorsque la température moyenne est de 15°C, l'espèce de cyanobactérie *M. aeruginosa* est plus sensible aux variations journalières que l'algue verte *Chlorella pyrenoidosa* et la diatomée *Cyclotella meneghiniana*. Cette tendance s'inverse quand la température moyenne est de 20°C. Ceci concorde avec le fait que les cyanobactéries ont une température optimale de croissance plus haute que celle des microalgues. Cependant à 20°C, une fluctuation de 5°C au cours de la journée amènerait une diminution du taux de croissance des cyanobactéries, phénomène qui n'est pas observé pour une fluctuation de 3°C (Zhang *et al.*, 2019). De manière générale, les cyanobactéries seraient favorisées par les périodes de canicule (Jöhnk *et al.*, 2008), ce qui explique les modifications structurelles des communautés phytoplanctoniques au printemps et en été en faveur des cyanobactéries.

1.3 L'atrazine

Les herbicides commerciaux sont des produits chimiques composés de deux classes d'ingrédients : les ingrédients actifs et les ingrédients inertes. Les ingrédients actifs visent à : prévenir, détruire, chasser ou atténuer les effets causés par des espèces végétales nuisibles pour la culture visée. Les ingrédients inertes quant à eux servent à augmenter l'efficacité des ingrédients actifs. Les ingrédients inertes doivent être approuvés par la loi en vigueur, mais il n'est pas obligatoire de les mentionner sur les étiquettes des produits commercialisés à l'inverse des ingrédients actifs (USEPA, 2020). Au Québec, un indice de risque pour l'environnement (IRPeQ) a été élaboré permettant de diagnostiquer l'impact des ingrédients actifs sur l'environnement en se basant sur plusieurs facteurs physico-chimiques et écotoxicologiques tels que la bioaccumulation ou l'impact sur les espèces aquatiques (Samuel *et al.*, 2012). Cependant, il est important de considérer que le résultat obtenu pour un ingrédient actif seul n'est pas obligatoirement le même que celui obtenu pour le produit commercial car les ingrédients peuvent amplifier l'effet des ingrédients actifs (Samuel *et al.*, 2012). L'atrazine est l'un des herbicides les plus utilisés au Québec, notamment pour les cultures de maïs et de soya (Giroux, 2019). À la suite des périodes d'épandages, les pluies et les vents vont transporter les particules des herbicides jusqu'aux cours d'eau par : ruissellement, lessivage des sols, érosion ou dépôts atmosphériques. Or les polluants chimiques vont persister plus ou

moins longtemps dans l'environnement et imposer une exposition chronique aux organismes vivants (Liu et al., 2013). Les communautés phytoplanctoniques sont donc mises en contact avec les herbicides utilisés en agriculture (Reichenberger et al., 2007). L'atrazine, herbicide mondialement utilisé, vise à limiter la pousse des mauvaises herbes à larges feuilles et des herbacées. (Ramakrishnan et al., 2010; Santé Canada, 1993; USEPA, 2006). Le problème environnemental que pose cet herbicide est qu'il est persistant dans les eaux de surfaces en raison de sa faible solubilité dans l'eau. Selon le pH de l'eau, sa dégradation peut prendre entre 12 jours dans les milieux acides et plusieurs années dans les milieux alcalins (De Souza et al., 2020). Cependant, il est toujours et malgré tout, largement utilisé au Québec (Montiel-León et al., 2019), avec une fréquence de détection autour de 99% en 2017 dans les eaux de surfaces selon Giroux (2019) et de 88% en 2020 (Giroux, 2022). Dans leur étude Montiel-León et al. (2019), ont analysé 68 échantillons d'eau de surface récoltés dans des affluents du fleuve Saint-Laurent en 2017 et dans 82% des cas ils ont retrouvé des résidus d'atrazine. D'autres études menées par Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MDDELCC) (Giroux, 2015, 2019) montrent qu'entre 2011 et 2014 la concentration d'atrazine dans les eaux de surface oscillait entre 9,7 μ g/L et 13 μ g/L tandis qu'entre 2015 et 2017 elle variait entre 3,4 μ g/L et 7,9 μ g/L. De plus, une valeur seuil de concentration en herbicide dans les eaux a été instauré, désignant le critère de vie aquatique chronique (CVAC), au-delà de laquelle, la vie des organismes aquatiques peut-être en danger. Malgré leur tendance à la baisse, les concentrations en atrazine des eaux de surfaces restent au-dessus du CVAC défini à 1,8 µg/L (Giroux, 2015, 2019).

L'atrazine agit en inhibant la photosynthèse. Les molécules d'atrazine viennent se fixer sur les sites de liaison de la protéine D1. Ces sites de liaison servent à l'origine à fixer les électrons qui sont transportés à la plastoquinone Q_B. Les électrons sont bloqués au niveau de la plastoquinone Q_A ce qui provoque un déséquilibre énergétique au sein du PSII (Jursinic et Stemler, 1983) provoquant la dégradation de la protéine D1 (Jansen *et al.*, 1993). En effet, ce déséquilibre favorise la surproduction d'ERO qui, comme expliqué précédemment, entraine la dégradation des pigments, des protéines et des lipides de l'appareil photosynthétique. Une contamination à l'atrazine amène par conséquent à une inhibition de la photosynthèse des microorganismes aquatiques (El-Sheekh *et al.*, 1994; González-Barreiro *et al.*, 2004). Lorsque la concentration en atrazine est supérieure à 20 µg/L, de nombreux chercheurs observent une diminution de la concentration en chlorophylle *a* (Pesce *et al.*, 2011). Alors qu'à faible concentration l'atrazine peut avoir des effets très variables (Seguin *et al.*, 2001) : en dessous de 14 µg/L, l'atrazine peut n'avoir aucun effet (Leboulanger *et al.*, 2001; Relyea, 2009), ou bien même stimuler la croissance des espèces phytoplanctoniques (Gustavson et Wängberg, 1995). D'une part, cela peut s'expliquer par le fait que l'impact de cet herbicide peut être amplifié ou bien restreint par l'interaction avec d'autres facteurs environnementaux tels que la température ou l'interaction interspécifique (Pesce *et al.*, 2011). D'autre part, une autre explication est qu'à faible concentration l'atrazine entrainerait un phénomène d'hormèse. En d'autres termes, les mécanismes de défenses et d'acclimatations seraient stimulés par la présence de l'agent chimique et par conséquent le métabolisme des microalgues et des cyanobactéries se verrait amélioré (Fairchild, 2011; Mattson, 2008). Cependant, l'action de l'herbicide sur le phytoplancton dépendrait avant tout de la composition de la communauté impactée. Chalifour *et al.* (2016), ont étudiés l'impact d'une contamination à l'atrazine sur une algue verte et deux souches d'une même espèce de cyanobactérie. Il en ressort qu'au cours des premiers jours suivant la contamination à cet herbicide, les espèces voient leur taux de croissance diminuer de 20% et leur efficacité photosynthétique de 50%. Ces deux groupes de phytoplancton ne présentent pas la même sensibilité à l'atrazine. Les algues vertes auraient une meilleure efficacité photosynthétique que les cyanobactéries face à une contamination tandis que l'inverse est observé pour le taux de croissance.

1.4 Action de la température sur la toxicité de l'atrazine

La toxicité d'un herbicide ne dépend pas uniquement de sa concentration et de sa formulation. La variation des facteurs environnementaux et notamment de la température va jouer un rôle majeur dans les mécanismes toxicologiques d'un polluant chimique (Fischer *et al.*, 2013). La température comme expliquée précédemment module les processus physiologiques des organismes photosynthétiques ce qui peut nuancer la toxicité des polluants sur ces mêmes organismes (Fischer *et al.*, 2013). Par exemple, les températures chaudes peuvent favoriser l'absorption des polluants au sein des microorganismes aquatiques (Gomes et Juneau, 2017) en raison de l'augmentation de la fluidité membranaire (Los et Murata, 2004). La température est donc un paramètre majeur à prendre en compte pour mener des expériences alliant contamination aux pesticides et espèces phytoplanctoniques.

Dans la majorité des cas au Québec, les agriculteurs répandent les herbicides en début de saison, soit en mai-juin. Le but est d'empêcher la prolifération de mauvaises herbes avant que la culture souhaitée ne soit trop importante (Giroux, 2019). Entre 2015 et 2017, les températures de l'eau mesurées à la station de la Rivière aux brochets à cette période oscillent entre 10°C et 15°C (MDDELCC, 2017). La présence d'une importante concentration en atrazine dans les eaux arrive à partir de la mi-juin (MDDELCC, 2019). À cette période, les températures sont aux alentours de 20°C et tendent à augmenter (MDDELCC, 2017).

Il a été démontré que les effets de l'atrazine sur les espèces phytoplanctoniques pouvaient être amplifiés à basse température (± < 15°C) (Baxter *et al.*, 2016; Bérard *et al.*, 1999; Chalifour et Juneau, 2011; Larras *et al.*, 2013). Cela dépendrait de la capacité d'acclimatation des espèces aux basses températures et de la capacité de ces dernières à mettre en place des processus de protection efficaces. Certaines espèces ont un taux de croissance optimal à 25°C, à cette température l'atrazine aurait un effet moindre. La reproduction des individus reste supérieure au déclin des cellules affectées par le polluant (Chalifour et Juneau, 2011). De plus, à basse température, le renouvellement des protéines D1 est fortement ralenti, l'atrazine agissant directement sur ces protéines, la capacité de récupération de l'appareil photosynthétique est fortement impactée (Roos et Vincent, 1998). Cependant, Mayasich *et al.* (1987) observent la tendance inverse pour l'une des deux espèces étudiées. L'algue verte *Nannochloris oculata* a une sensibilité plus importante à l'atrazine lors d'une hausse de la température tandis qu'à l'inverse la diatomée *Phaeodactylum tricornutum* est plus sensible lors d'une baisse de la température. La variation de la sensibilité à l'atrazine en fonction de la température varierait en fonction des espèces.

Dans leur étude, Perez et Brown (2014), mettent en avant une idée très intéressante à prendre en compte dans ce mémoire. Ils expliquent le phénomène de tolérance croisée induite, qui correspond à la capacité d'une plante à utiliser un premier stress pour mieux tolérer les stress environnementaux ultérieurs. Par exemple Dann *et al.* (1999) expliquent, que suite à l'application de l'herbicide Cobra[®] Herbicide (Lactofen) sur des cultures de soya, ces dernières devenaient beaucoup plus résistantes à l'action néfaste d'un pathogène. Lors d'un premier stress, les plantes retiendraient le mécanisme de défenses antioxydantes et seraient alors beaucoup plus à même de pallier un second stress (Perez et Brown, 2014). Il est donc possible que des espèces phytoplanctoniques soumises à un premier stress tel qu'une variation de la température, puissent mieux tolérer un second stress tel qu'une contamination à un herbicide. La toxicité d'un herbicide sur une espèce face à une variation de température dépendrait donc de la capacité d'acclimatation de cette même espèce (Gomes et Juneau, 2017).

1.5 Objectifs et hypothèses :

Objectif 1 – Déterminer la réponse photosynthétique du phytoplancton face à des variations de la température, journalières et épisodiques (sur une durée de 72 heures).

La température est un facteur abiotique majeur à prendre en considération dans l'étude du phytoplancton (Staehr et Sand-Jensen, 2006). Les changements climatiques actuels bouleversent les fluctuations de températures tout en entrainant des modifications importantes de la température moyenne des eaux. Une température constante au cours du temps permettrait aux espèces phytoplanctoniques de garder une efficacité photosynthétique stable au cours du traitement. Tandis qu'une variation, quelle qu'elle soit, entrainerait une variation dans l'efficacité photosynthétique. Il est attendu qu'une augmentation de la température au cours du temps serait suivie d'une augmentation de l'efficacité photosynthétique, tandis qu'à l'inverse, une diminution de la température entrainerait une diminution de l'efficacité photosynthétique (Los et Murata, 2004; Reynolds, 1984; Staehr et Sand-Jensen, 2006). Cette étude met en lumière trois espèces : M. aeruginosa, D. flos-aquae et C. globosa, toutes trois issues du même lieu d'étude la Rivière au Brochets. Pour les deux espèces de cyanobactéries : M. aeruginosa et D. flos-aquae une baisse de la température moyenne devrait avoir un impact plus intense sur la diminution de leur efficacité photosynthétique que pour l'espèce de microalgue : C. globosa. À l'inverse, la photosynthèse de : M. aeruginosa et D. flos-aquae devrait être favorisée par une augmentation de la température moyenne par rapport à C. globosa (Zhang et al., 2019). Cependant, il est important de considérer que l'impact d'une variation de température dépend essentiellement de la niche thermique de chacune de ces trois espèces ((Reynolds, 1984). De manière générale, il est attendu qu'une augmentation de 5°C entrainerait une augmentation plus faible de l'efficacité photosynthétique par rapport à une augmentation de 10°C. Il en est de même avec une diminution de la température de 5°C qui devrait engendrer une baisse de l'efficacité photosynthétique moins importante qu'une diminution de 10°C. Finalement, il est attendu qu'une variation nycthémérale de moins 3°C entrainerait une faible diminution de la photosynthèse, tandis qu'une variation nycthémérale de moins 5°C entrainerait une diminution de l'efficacité photosynthétique plus importante, notamment au cours des prises de mesures réalisées après les 12 heures de nuit.

Objectif 2 – Déterminer comment l'interaction d'une variation de température et d'une contamination à l'atrazine influe sur la condition physiologique des espèces phytoplanctoniques.

Tout d'abord, il est important de noter que l'impact induit par l'atrazine va dépendre essentiellement de la sensibilité naturelle des espèces à ce polluant (Chalifour *et al.*, 2016) et qu'il est difficile de le prédire. De manière générale, il est attendu qu'une concentration de 1,8 µg/L d'atrazine aurait peu d'effet sur les individus phytoplanctoniques (Leboulanger *et al.*, 2001). Une augmentation de la concentration en atrazine à 10 et 25 µg/L serait suivie par une diminution de l'efficacité photosynthétique, de la concentration en pigment et du taux de croissance (Pesce *et al.*, 2011). De plus, l'augmentation de la température, entraine la diminution du seuil de tolérance à l'atrazine des cyanobactéries (Chalifour et Juneau, 2011) et potentiellement des microalgues (Fischer *et al.*, 2013). Par conséquent il est attendu que pour *M. aeruginosa*, *D. flos-aquae* et *C. globosa* plus les variations de température seront intenses et plus le seuil de tolérance à l'atrazine sera modifié. Il est également attendu que la combinaison d'une variation de température et d'une contamination à l'atrazine accentue ou limite les effets négatifs ou positifs de ces deux facteurs sur les individus phytoplanctoniques.

CHAPITRE 2

DÉTERMINATION DE LA RÉPONSE PHOTOSYNTHÉTIQUE DE *MICROCYSTIS AERUGINOSA,* CHLAMYDOMONAS GLOBOSA ET DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUAE À DES VARIATIONS DE LA TEMPÉRATURE.

Alice Blanchard, Beatrix Beisner* et Philippe Juneau*

Université du Québec à Montréal, Département des Sciences biologiques- GRIL - TOXEN, Succ. Centre-Ville, C.P. 8888, H3C 3P8, Montréal, Québec, Canada

* Développement du projet, supervision et aide à la rédaction

Résumé

Les changements climatiques entrainent une augmentation de la température moyenne des eaux et les extrêmes de température s'éloignent. La température est un facteur clé dans le maintien de la photosynthèse des végétaux. Le phytoplancton producteur primaire essentiel subit ces importantes variations de température. Pourtant, seules les comparaisons de températures constantes sont étudiées alors qu'il est aussi important de comprendre l'impact d'une variation de température sur la physiologie du phytoplancton. Trois espèces d'un échantillon de la Rivière aux brochets (Québec) ont été isolées : Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa et Dolichospermum flos-aguae. Durant 72 heures, ces espèces ont été soumises à des scénarios de variations de température : variations nycthémérales de 3 et 5°C, augmentations et diminution brusques et progressives de 5 et 10°C. Nous avons mesuré toutes les 12 heures les rendements photochimiques maximal et opérationnel pour effectuer un suivi de l'efficacité photosynthétique. D. flos-aquae a gardé une efficacité photosynthétique stable face aux différentes variations. M. aeruginosa et C. globosa ont eu une photosynthèse plus efficace lors d'une diminution de 5°C ou 10°C tandis qu'une augmentation de la température a entrainé une réduction de leur photosynthèse. Cette réduction a été plus importante avec une augmentation brusque qu'avec une augmentation progressive. Les trois espèces étudiées ont montré leur propre sensibilité face aux variations de température. Toutefois, elles sont capables de maintenir une photosynthèse suffisante pour résister aux variations induites. La tolérance individuelle des espèces aux changements climatiques peut mener à une restructuration des populations phytoplanctoniques, pouvant mener à une modification de la production primaire mondiale.

Mots clés : Phytoplancton, Température, Stress thermique, Rendements photochimiques, Photosynthèse.

2.1 Introduction

La température est un facteur essentiel dans le maintien structurel, physico-chimique et biologique des écosystèmes aquatiques (Stumm et Morgan, 2012). La température influence fondamentalement les processus physiologiques des espèces végétales, tels que la photosynthèse, la respiration ou bien le taux de croissance (Butterwick et al., 2005; Reynolds, 1984; Sato et al., 2015; Yvon-Durocher et al., 2012). Or, la température moyenne des eaux est en hausse (IPCC, 2018), ce qui impacte la biomasse du phytoplancton (Boyce et al., 2010) et à terme peut entrainer la restructuration des populations phytoplanctoniques (Winder et Sommer, 2012). La croissance des espèces autotrophes est liée à la fluctuation de la température (FalkowskiBehrenfeld, et al., 1998; Moisan et al., 2002). Chaque espèce ayant une niche thermique et un optimum qui lui est propre (Reynolds, 1984), la température impactera de manière plus ou moins marquée la croissance des individus autotrophes (Hillebrand et al., 2012). De ce faite, l'impact d'une variation de la température sur les communautés phytoplanctoniques dépend essentiellement de la composition initiale de ces dernières (Butterwick et al., 2005; Striebel et al., 2016). Une hausse de la température favoriserait la croissance des cyanobactéries tandis qu'une baisse de la température aurait tendance à favoriser les microalgues (Seip et Reynolds, 1995). La saisonnalité est donc un facteur à prendre en considération lors d'études sur les populations phytoplanctoniques, tout comme il est important de noter que l'impact de la température sur les espèces phytoplanctoniques dépend des autres facteurs abiotiques (par exemple : l'intensité lumineuse, la disponibilité en nutriments...) (Striebel et al., 2016). Par exemple, Tadonléké (2010), a étudié l'interdépendance de la hausse de la température moyenne et de la disponibilité en nutriment sur la production primaire d'un lac. Sur une période de 30 ans, où la température moyenne de l'eau de surface augmente de 0,5°C par 10 ans, il est observé que l'impact du réchauffement climatique est positif sur la production primaire du lac lorsque ce dernier est en situation d'eutrophisation. À l'inverse, lorsque la disponibilité en phosphore est limitée, la hausse de la température a un effet négatif sur la production primaire.

De manière générale, une hausse de la température a un effet stimulant sur le métabolisme des individus autotrophes (Rhee et Gotham, 1981), tandis qu'à l'inverse, une diminution de la température est suivie d'une diminution de l'efficacité métabolique (Staehr et Sand-Jensen, 2006), car le taux de dégradation des différentes molécules inhérentes à la photosynthèse et à la respiration est supérieur au leur taux de production (Gomes et Juneau, 2017). De plus, il est attendu que sur une même période les extrêmes de température soient de plus en plus éloignés, créant des périodes de fluctuation de température de plus en plus intenses, et ce notamment en été (Houghton, 2005; Zhang *et al.*, 2016). En 2019, le suivi des

facteurs abiotiques de la Rivière aux brochets (Québec), lieu d'étude de cette recherche, montre qu'il est fréquent que la température fluctue de plus ou moins 5°C au sein d'une période de 12 à 24 heures. De plus, les prévisions réalisées par le consortium Ouranos indiquent que ces variations tendent à s'accentuer d'ici à 2050 (Rondeau - Genesse, 2019). Le phytoplancton est donc soumis à de fréquentes variations stochastiques de la température (Fujiwara et Takada, 2017; Lande et Lewis, 1989), au sein d'une même journée (Moisan *et al.*, 2002) ou bien sur le plus long terme . Depuis 50 ans, l'impact de la température sur les différents processus physiologiques du phytoplancton est largement étudié, cependant ces mêmes études ne prennent en considération que des scénarios de températures constantes (Schaum *et al.*, 2018). Or, la réponse photosynthétique des organismes autotrophes n'est pas linéaire face au gradient de température. Il est envisageable que la réponse photosynthétique diffère si la température est constante par rapport à une fluctuation de cette dernière (Jensen, 1906; Kunze *et al.*, 2022). La réponse du phytoplancton aux fluctuations de température va dépendre de leur fréquence (Kunze *et al.*, 2022) et de la température moyenne (Zhang *et al.*, 2019).

Le but de cette étude est de déterminer la réponse photosynthétique de M. aeruginosa, D. flos-aquae et C. globosa face à des variations de la température journalières et épisodiques comparativement à des températures constantes. L'étude des paramètres photosynthétiques a été réalisée en mesurant l'efficacité du transport d'électrons en lien avec le PSII. Cela permet d'obtenir une information pertinente sur les déséquilibres physiologiques qui apparaissent au sein de la cellule à la suite d'un stress (Krause et Weis, 1984; Lichtenthaler et Rinderle, 1988) et de déterminer l'efficacité des trois voies de dissipation de l'énergie lumineuse (Malapascua et al., 2014). De plus, l'intérêt de réaliser en parallèle différents scénarios de variations de température est de vérifier s'il y a une différence dans la réponse photosynthétique des trois espèces étudiées face à des températures constantes et des variations progressives de la température. Cette étude met en lumière des variations de température plus ou moins intenses, ce qui donne une information sur la capacité des espèces à s'acclimater au fur et à mesure que la température varie. De plus, d'ici à 2050 la température moyenne pourrait augmenter jusqu'à 6°C (Houghton, 2005) ce qui implique des extrêmes chauds de température (> 30°C). Cependant les amplitudes de température seront-elles aussi de plus en plus importantes (Rondeau - Genesse, 2019). Il est donc à considérer que sur une courte période (24 h à 72 h) la température peut fortement varier à la hausse comme à la baisse. Les trois espèces de cette étude ont été échantillonnées durant les mois chauds d'été, au niveau de l'embouchure de la Rivière aux brochets. Or, Rondeau - Genesse (2019) prédisent que se sont durant ces périodes que les variations de température seront les plus intenses. Ces dernières devraient entrainer une modification de l'efficacité photosynthétique, à l'inverse d'une température constante qui permettrait aux espèces photosynthétiques de maintenir leur efficacité photosynthétique stable au cours du temps. Cependant, l'environnement est soumis à une perpétuelle fluctuation de la température, notamment entre le jour et la nuit, il est donc probable que le phytoplancton ait acquis une capacité d'acclimatation lui permettant de maintenir sa photosynthèse au cours du temps malgré les variations de température. Néanmoins, dépendamment de l'intensité de la variation de température, les espèces phytoplanctoniques peuvent subir des dommages cellulaires importants.

2.2 Matériel et Méthodes

2.2.1 Isolement et conditions de croissance

Durant le mois de juillet 2019, trois échantillons de 50 ml de la communauté phytoplanctonique ont été prélevés au niveau de l'embouchure de la Rivière aux brochets. Le but étant d'isoler des espèces issues d'un milieu aquatique naturel. Chaque échantillon a été mélangé avec 200 ml de milieu de culture de type Bold's Basal Medium (BBM) à un pH 6,8. Grâce à la méthode d'isolation sur plaques de géloses d'Agar d'Andersen et Kawachi (2005) (ratio de 0,8 g d'Agar pour 100 ml de BBM – 24°C – Cycle nycthéméral de 12h/12h) trois espèces ont été isolées : deux espèces de cyanobactéries *M. aeruginosa, D. flos-aquae* et une espèce de microalgue *C. globosa*. Chaque espèce a été cultivée en monoculture dans des Erlenmeyers de 125 ml avec 80 ml de BBM, à une température constante de 20°C, en suivant un cycle nycthéméral de 12h/12h et à une intensité lumineuse de 100 µmol photons m⁻²s⁻¹. Les cultures phytoplanctoniques ont été maintenues dans un état de croissance exponentielle grâce à un repiquage dans un nouveau milieu de culture toutes les semaines pendant environ six mois.

2.2.2 Traitement et variations de température

Les trois espèces ont été soumises à 15 scénarios de température (45 échantillons multipliés par trois répliqua). À t = 0 h, 20 ml des cultures monospécifiques ont été transférés dans des tubes à essai de 50 ml, à une densité initiale de 500 000 cell.ml⁻¹ mesurée grâce à un compteur de particules (Multisizer 3, Beckman Coulter Inc., Fullerton, USA). Elles ont ensuite été placées dans des bains thermostatés pendant 72 h. Les 15 scénarios, divisés en six groupes, ont simulé les variations de température représentées dans la figure 2.1.



Figure 2.1: Représentation de l'évolution de la température en fonction du temps des 15 scénarios de variations de température suivant six groupes d'étude.

Ces scénarios ont été élaborés suivant deux principes. Le premier, a été de déterminer la température moyenne de la Rivière aux brochets au mois de juillet, soit 20°C et de déterminer qu'elles étaient les variations les plus fréquentes sur ce même lieu. De cette manière, les scénarios dits témoins (scénario 1 et 2) ont pu être définis ainsi que les six scénarios de fluctuations de plus ou moins 5°C sur une période de 72 h (scénarios 4, 5, 6, 10, 11 et 12). Le second principe qui a permis de construire les scénarios a été les prévisions climatiques réalisées par Rondeau - Genesse (2019). Les fluctuations de températures vont être de plus en plus intenses, et ce, sur de courtes durées. La température moyenne annuelle va tendre à augmenter, cependant sur une période de 72 h, il est envisageable que la température chute brutalement, entrainant la baisse de la température moyenne sur cette même période. Il en est de même avec des périodes de fortes canicules durant les saisons estivales. De ce fait, sept scénarios ont été définis en suivant l'idée d'une variation de plus ou moins 10°C sur une période de 72 h (scénarios 3, 7, 8, 9, 13, 14 et 15). Dans cette étude, les variations qui sont liées uniquement à la transition entre le jour et la nuit ont été qualifiées de variations nycthémérales, tandis que toutes les autres variations (augmentations brusques ou progressives et diminutions brusques ou progressives) ont été qualifiées de variations périodiques. De plus pour tous les scénarios simulant une variation de la température au cours du temps (quel qu'elle soit), la température moyenne sur les 72 h a été calculée.

2.2.3 Étude de la photosynthèse :

Pour les 135 échantillons, des mesures de la fluorescence chlorophyllienne modulée ont été réalisées à t = 24 h, 36 h, 48 h, 60 h et 72 h de traitement grâce à un Imaging-PAM (Heinz Walz, GmbH, Effeltrich, Allemagne). Après une acclimatation au noir de 10 min, 3 ml de chaque échantillon ont été placés dans un puits d'une plaque multipuits noire afin que les cultures soient soumises à une cinétique : « light curve ». En d'autres termes, les cultures ont été soumises à dix phases d'une minute de lumière actinique et d'intensité croissante (0, 3, 13, 23, 38, 58, 113, 233, 463, 803 et 1253 µmol photons m⁻²s⁻¹). À la fin de chacune de ces phases, un pulse de lumière saturante est envoyé afin d'obtenir les niveaux maximums de fluorescence pour chaque intensité. De cette manière, il est obtenu : à 0 µmol photons m⁻²s⁻¹ le niveau minimal (F₀) et maximal (F_M) de fluorescence à l'obscurité et à 58 µmol photons m⁻²s⁻¹ le niveau minimal (F₅) et maximal (F[']_M) de fluorescence en présence de lumière actinique. À la fin de cette cinétique, les échantillons sont soumis à une lumière infrarouge, ce qui permet de mesurer le niveau minimal de fluorescence en présence de lumière infrarouge (F'₀). Ces quatre paramètres permettent les calculs (décrits dans le tableau 2.1) : du rendement photochimique maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, le quenching photochimique relatif (qP_{rei}), le quenching non photochimique relatif, soit la dispersion

de l'énergie par la chaleur (qN_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie par fluorescence (UQF_{rel}). De plus, chez les cyanobactéries, la respiration et la photosynthèse partagent le même transport d'électron (Mi *et al.*, 1992; Vermaas, 2001). De ce fait, le F_M obtenu pour les cyanobactéries présente un biais. C'est pourquoi, il a été ajouté à t = 72 h, 100 µl de Diuron (DCMU) à 1 mM pour obtenir une concentration de 0,03 mM. Ce dernier est un herbicide inhibiteur de la chaine de transport d'électrons et son ajout permet la fermeture rapide de l'ensemble des centres réactionnels, provoquant une diminution de l'activité photochimique et conséquemment un pic de la fluorescence. Ce pic correspond à la valeur réelle de F_M pour les cyanobactéries (Campbell *et al.*, 1998).

Paramètres	Formules	Références
Фм	$(F_{M} - F_{0}) / F_{M} = F_{V} / F_{M}$	(Kitajima et Butler, 1975)
Ф′м	(F' _M – F _s) / F _M	(Genty <i>et al.,</i> 1989)
qP _{rel}	$(F'_{M} - F_{S}) / (F_{M} - F'_{0})$	(Buschmann, 1995)
qN _{rel}	$(F_{M} - F'_{M}) / (F_{M} - F'_{0})$	(Buschmann, 1995)
UQF _{rel}	(F _s -F' ₀ / (F _M -F' ₀)	(Juneau <i>et al.,</i> 2005)
UQFrei	$(F_{S} - F_{0}) / (F_{M} - F_{0})$	(Juneau <i>et dl.,</i> 2005)

Tableau 2.1 : Liste des paramètres photosynthétiques et leur formule utilisée dans cette étude.

2.2.4 Analyses statistiques :

Afin de déterminer les différences significatives entre les scénarios de température, sur l'efficacité photosynthétique de *M. aeruginosa, D. flos-aquae* et *C. globosa*, la moyenne de tous les paramètres photosynthétiques a été réalisée sur les 72 h de traitement. Cette moyenne a permis une analyse statistique qui a été effectuée avec le logiciel JMP (SAS Campus Drive, Cary, North Carolina 27513, USA). Dans un premier temps, la normalité des données a été testée grâce à un test de Shapiro-Wilks suivis d'un test d'homoscédasticité. Les données qui ne suivaient pas une distribution normale ont été traitées avec une transformation par racine carrée afin de garder des données positives. Dans un deuxième temps, des ANOVA à un facteur, suivies de test post-hoc de Tukey ont été réalisées de manière à comparer les moyennes issues des scénarios traitements à celles des scénarios témoins.

2.3 Résultats :

Les différents paramètres photosynthétiques (valeurs relatives) étudiés sont rassemblés dans les figures 2.2 ; 2.3 ; 2.4 et 2.5. Ces derniers suivent le regroupement de scénarios de température établis précédemment. De manière générale, les résultats démontrent que chacune des trois espèces étudiées a répondu différemment aux variations de température suivant leur intensité. Cependant, aucune des variations de température induites n'a impacté radicalement l'efficacité photosynthétique des trois espèces au bout de 72 h.

2.3.1 Groupe 1 : Comparaison des températures constantes

Chaque espèce a sa propre sensibilité photosynthétique aux changements de températures. Pour *M. aeruginosa* une température de 15°C entraine au bout de 72 h une diminution significative de Φ'_{M} . La valeur de Φ'_{M} passe de 0,282 ± 0,019 à 0,241 ± 0,006, soit une diminution de 15% par rapport à une température moyenne de 20°C. Cette diminution est accentuée avec une baisse de la température de 10°C, où Φ'_{M} passe de 0,282 ± 0,019 à 0,189 ± 0,003 en 72 h, soit une diminution de 33% par rapport à une température de 20°C. Une température de 10°C entraine également une importante augmentation de 163% de UQF_{rel} et une diminution de 65% de qN_{rel}. Une hausse de la température à 25°C ou 30°C n'entraine aucun changement significatif de : Φ'_{M} , qP_{rel} et qN_{rel}, mais une augmentation de plus de 40% d'UQF_{rel}. Pour *C. globosa*, une température de 25°C ou de 30°C, n'entraine aucun changement significatif de 125°C ou de 30°C, n'entraine aucun changement significatif de l'efficacité photosynthétique. Tandis qu'une diminution de la température à 15°C améliore la photosynthèse. À 15°C et 10°C, la valeur de Φ_{M} augmente respectivement de 5% et 6% par rapport à 20°C. La valeur de Φ_{M} augmente respectivement de 15°C en rapport à une température de 20°C (les valeurs passent de 0,530 ± 0,026 à 0,611 ± 0,007). Pour *D. flos-aquae*, une baisse de la température à 10°C entraine une diminution de 28% de Φ'_{M} avec une valeur qui passe de 0,198 ± 0,033 à 0,145 ± 0,011.

2.3.2 Groupe 2 : Comparaison d'une température constante avec deux types de variations nycthémérales

Les variations nycthémérales de 3°C et 5°C améliorent le Φ'_{M} de *C. globosa* par rapport à une température de 20°C constante au cours des 72 h. Φ'_{M} passe d'une valeur de 0,530 ± 0,026 pour une température moyenne de 20°C à 0,569 ± 0,025 pour une variation nycthémérale de 3°C (moyenne de 18,5°C) et à 0,562 ± 0,019 pour une variation nycthémérale de 5°C (moyenne de 17,5°). Cette augmentation du Φ'_{M} s'accompagne d'une diminution d'UQF_{rel} de 43% et d'une augmentation de 27% de la dissipation d'énergie
photochimique relative (qP_{rel}). À l'inverse, *M. aeruginosa*. et *D. flos-aquae* ne subissent aucune modification significative de leur efficacité photosynthétique face à des variations nycthémérales de 3 et 5°C sur une période de 72 heures.



Figure 2.2 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP_{rel}), les quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae*, exposées à cinq scénarios de températures constantes pendant 72 h. La barre au-dessus des histogrammes correspond à l'écart-type et la lettre a, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans ce cas-ci, le scénario 1 (20°C).



Figure 2.3 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP_{rel}), les quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante à 20°C et deux scénarios de variations nycthémérales pendant 72 h. La barre au-dessus des histogrammes correspond à l'écart-type et la lettre a, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans ce cas-ci, le scénario 1 (20°C).

2.3.3 Groupes 3 et 4 : Comparaison d'une augmentation brusque de la température avec deux types d'augmentations progressives

Une augmentation progressive de 5°C n'engendre aucune modification significative de l'efficacité photosynthétique pour les trois espèces par rapport à une augmentation brusque de 5°C de la température. Une augmentation progressive de 10°C de la température entraine uniquement l'augmentation de Φ_M de 0,287 ± 0,006 à 0,308 ± 0,002 pour le scénario 8 et à 0,327 ± 0,0014 pour le scénario 9, soit une augmentation de 8% et 14% par rapport à une augmentation brusque de 10°C. *C. globosa* et *D. flos-aquae*, quant à elles, ne subissent aucun changement significatif de leur photosynthèse pour une augmentation brusque ou progressive de 10°C de la température.



Figure 2.4 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP_{rel}), les quenching non photochimique relatif (qP_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à deux scénarios d'augmentations brusques de 5°C et 10°C et quatre scénarios d'augmentations progressives de 5°C et 10°C, pendant 72 h. La barre au-dessus des histogrammes correspond à l'écart-type et la lettre a, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans les cas ci-dessus le scénario 4 (25°C) pour le groupe 3 et le scénario 7 (30°C) pour le groupe 4.

2.3.4 Groupes 5 et 6 : Comparaison d'une diminution brusque de la température avec deux types de diminutions progressives

Pour *C. globosa* et *D. flos-aquae*, aucune différence significative n'est observée entre une diminution brusque de 5 ou 10°C et les diminutions progressives de 5 et 10°C. Il en est de même pour *M. aeruginosa* en ce qui concerne les diminutions de 5°C. Cependant, lorsque la température chute de 10°C, *M. aeruginosa* est moins sensible à une diminution progressive qu'à une diminution brusque. La valeur de Φ'_{M} passe de 0,189 ± 0,003 à 0,265 ± 0,005 pour le scénario 14 et à 0,255 ± 0,016, soit une augmentation respective de 40% et de 35% par rapport au scénario 13.



Figure 2.5 : Moyenne des trois réplicas sur 72h pour les rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, les quenching photochimique relatif (qP_{rel}), les quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et la dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à deux scénarios de diminution brusque de la température de 5°C et 10°C et quatre scénarios de diminutions progressives de 5°C et 10°C pendant 72 h. La barre au-dessus des histogrammes correspond à l'écart-type et la lettre a, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans les cas ci-dessus le scénario 10 (15°C) pour le groupe 5 et le scénario 13 (10°C) pour le groupe 6.

2.4 Discussion

2.4.1 Températures constantes

Comme observé dans notre étude ainsi que pour Zhang et al. (2019) ou encore pour Layden et al. (2022), le maintien de la photosynthèse du phytoplancton face à une variation de température dépend avant tout de l'espèce, mais également de la température moyenne de l'environnement. L'étude du rendement photochimique maximal et opérationnel du PSII ainsi que la comparaison des trois voies de dissipation de l'énergie permettent d'établir un diagnostic sur l'efficacité photosynthétique (Juneau et al., 2015; Malapascua et al., 2014) et par conséquent ils aident à déterminer la tolérance des espèces face à des variations de température (Krause et Weis, 1984). Chaque espèce possède sa propre tolérance aux variations de température : M. aeruginosa et D. flos-aquae sont plus sensibles à une baisse de la température de 5 et de 10°C (scénarios 10 et 13), fait corroboré par plusieurs études (Davis et al., 2009; Mesquita et al., 2020; Reynolds, 2006; Seip et Reynolds, 1995; Tseng et al., 2019). C. globosa est, quant à elle, très peu sensible aux variations de température. En effet, C. globosa est en mesure de maintenir sa photosynthèse de 10°C à 30°C avec une amélioration de sa performance photosynthétique à 15°C (scénario 10). Or, plusieurs études montrent que l'espèce type du genre Chlamydomonas (Chlamydomonas reinhardtii) a une température de croissance optimale entre 20°C et 25°C (Harris, 2001; Zheng et al., 2022). Cela appuie l'idée que le maintien de la physiologie d'une espèce dépend d'une température moyenne qui lui est propre. Chalifour et al. (2014) observent pour l'espèce type (C. reinhardtii) un Φ'_{M} similaire à 25 et 15°C, mais qui va largement diminuer lorsque la température baisse à 8°C. Dans le cadre de notre étude, la température appliquée se situe dans l'intervalle de tolérance de C. globosa ce qui lui permet de garder une efficacité photosynthétique stable. En dessous de 10°C, les espèces du genre Chlamydomonas sp. subiraient des dommages cellulaires importants: une dénaturation des protéines essentielles dans le maintien de la photosynthèse (ATPsynthase, rubisco...), des dommages membranaires limitant les échanges ou une augmentation de molécules cryoprotectrices menant à terme à une diminution de la photosynthèse et de la croissance de ces organismes (Morgan-Kiss et al., 2006; Valledor et al., 2013). L'étude de Tian et al. (2018) corrobore notre observation en notant la présence de cette espèce tout au long de l'année dans un environnement dont les extrêmes de température vont de 3°C à 30°C, mais avec une dominance marquée à une température moyenne de 15,2°C. À cette température, correspondant au printemps d'une région tempérée, les espèces de microalgues vertes seraient finalement favorisées par rapport aux cyanobactéries, tendance corroborée par Sommer et al. (2012). Cependant, selon les prédictions climatiques, les extrêmes de température vont tendre à s'éloigner et

entrainer une augmentation de la température moyenne (IPCC, 2018), *C. globosa* tendrait donc à perdre sa dominance en faveur des cyanobactéries pour la même période.

En ce qui concerne les cyanobactéries, M. aeruginosa et D. flos-aquae sont toutes les deux en mesure de maintenir leur performance photosynthétique de 20°C à 30°C (scénarios 1, 4 et 7). Une augmentation de la température moyenne leur sera donc favorable, tout comme les périodes de canicule prédites par les scénarios de réchauffement climatique (Jöhnk et al., 2008; Winder et Sommer, 2012). M. aeruginosa et D. flos-aquae sont deux espèces capables de produire des toxines, ainsi que de former des floraisons (Huisman et al., 2018; Kapkov et al., 2019), leur prolifération en raison du réchauffement climatique peut donc avoir des conséquences négatives sur le reste de l'environnement. À l'inverse, une baisse de la température entraine l'atténuation de la performance photosynthétique des deux espèces de cyanobactéries. À 15°C (scénario 10), seule *M. aeruginosa* est impactée par la température, *D. flos-aquae* est toujours, après 72 h de traitement en mesure de maintenir sa photosynthèse. C'est à partir de 10°C (scénario 13) que la température impacte négativement les deux espèces de cyanobactéries. M. aeruginosa, le subit avec plus d'intensité que D. flos-aquae. Cette dernière semble avoir une niche de température plus large que *M. aeruginosa*, ce qui la rend par conséquent plus résistante aux changements de température. D. flos-aquae aura l'avantage en cas de changements drastiques de la température. L'idée de dominance de D. flos-aquae sur M. aeruginosa est corroborée par Zhang et al. (2014), qui concluent que D. flos-aquae entraine l'inhibition de M. aeruginosa, lorsqu'elles sont en interaction au sein d'une même coculture.

2.4.2 Fluctuations nycthémérales de la température

Selon la température moyenne des scénarios, les espèces de phytoplancton n'auront pas la même réponse aux fluctuations de températures. Le plancton est typiquement soumis à deux types de fluctuations de température : les fluctuations nycthémérales et les fluctuations périodiques. Concernant les fluctuations nycthémérales, dans le cas de cette étude, la température moyenne journalière chute de 20°C à 18,5°C pour les variations de 3°C (scénario 2) et de 20°C à 17,5°C pour les variations de 5°C (scénario 3). Seule *C. globosa* montre une légère amélioration de sa performance photosynthétique face à des variations nycthémérales de 3°C et de 5°C. Cela ne fait que corroborer l'idée que *C. globosa*, a une meilleure performance photosynthétique lorsque la température se situe aux alentours de 15°C. *M. aeruginosa et D. flos-aquae* ne subissent aucune modification de leur efficacité photosynthétique face à ces mêmes variations. L'espèce de microalgue est avantagée par cette baisse de la température moyenne par rapport aux deux espèces de cyanobactéries. Il a pourtant été démontré plus haut que *M. aeruginosa* a un désavantage photosynthétique lorsque la température chute brutalement de 5°C (Scénario 10), or dans le cadre de fluctuations nycthémérales de 5°C (scénario 3), cette même espèce est en mesure de maintenir une efficacité photosynthétique stable. Selon Zhang *et al.* (2019) la réponse de *M. aeruginosa* face aux variations journalières de la température dépend de la température moyenne de croissance. En effet, cette espèce aurait une meilleure résistance lorsque la température moyenne est de 20°C par rapport à une température moyenne de 15°C. Cette hypothèse est corroborée par Layden *et al.* (2022) qui observent également qu'en fonction de la température moyenne de croissance, autrement dit de la température d'acclimatation, *M. aeruginosa* et *D. flos-aquae* n'ont pas les mêmes réponses physiologiques aux différentes fluctuations environnementales. *M. aeruginosa* est en mesure de maintenir sa performance photosynthétique lorsque la température varie entre 20°C et 15°C toutes les 12 heures (température moyenne de 18,5°C), mais elle subit une chute brutale de 20°C à 15°C si la température moyenne est maintenue à 15°C. Layden *et al.* (2022) ont également mis en avant que la réponse physiologique d'une espèce ne dépend pas uniquement de la température, mais également des autres facteurs environnementaux comme la disponibilité en nutriments.

2.4.3 Fluctuations périodiques de la température.

Les trois espèces de phytoplancton étudiées sont capables sur 72 heures de s'acclimater aux variations de température induites dans cette étude. Il est montré précédemment que *C. globosa* a une meilleure performance photosynthétique lorsque la température chute de 20°C à 15°C (scénarios 1 et 10). Or, cette espèce ne montre aucune préférence entre une diminution brusque ou bien progressive de 20°C à 15°C (scénarios 1, 11 et 12). Il est également montré que *C. globosa* a une meilleure performance photosynthétique à la suite d'une variation nycthémérale de la température (scénarios 2 et 3). Cependant, lorsque cette variation est couplée à une diminution ou bien une augmentation progressive de la température (scénarios 6, 9, 12 et 15), l'effet positif de la fluctuation nycthémérale est annihilé. *C. globosa* est en mesure de maintenir sa performance photosynthétique, que la variation de température soit de 5°C ou de 10°C et qu'elle soit brusque ou bien progressive. Ce phénomène est observé aussi bien pour une augmentation que pour une diminution de la température. Lors d'un stress lié à un changement de température, le maintien de la photosynthèse dépend en partie de la fluidité membranaire (Morgan-Kiss *et al.,* 2006). À basse température, la membrane se rigidifie ce qui limite les échanges ioniques et par conséquent limite la photosynthèse (Los et Murata, 2004). Entre 10°C et 30°C, *C. globosa* serait en mesure

de maintenir une fluidité membranaire suffisante pour tolérer des variations de température de 5°C et 10°C quelle que soit leur intensité (Barati *et al.*, 2019).

Concernant les deux espèces de cyanobactéries, *D. flos-aquae* montre de nouveau son avantage face aux variations de température par rapport à *M. aeruginosa*. Sur 72 heures de traitement, *D. flos-aquae* maintient sa performance photosynthétique face à une hausse de la température, et ce, quelle que soit l'intensité de la variation (brusque ou progressive et de 5 ou 10°C – scénarios de 1 à 9). À l'inverse, il a été observé qu'à la suite d'une baisse de 10°C, l'affaiblissement du système photosynthétique de *D. flos*-aquae est atténué lorsque cette baisse de température s'opère progressive est couplée à une variation nycthémérale où la température moyenne est de 12,5°C (scénario 15). La performance photosynthétique de *D. flos-aquae* dépendrait de la température moyenne et non de l'intensité des variations. De plus, la performance photosynthétique de *D. flos-aquae* semble être plus élevée lorsque la température moyenne se situe entre 15°C et 25°C.

M. aeruginosa, tolère de la même manière une augmentation de 5°C ou 10°C de la température, qu'elle soit brusque ou bien progressive (scénarios 4 à 9). Entre 20°C et 30°C, M. aeruginosa maintient sa performance photosynthétique, quelle que soit l'intensité du changement de température induit. Cela indique que l'espèce se situe dans un intervalle optimal de température (Raven et Geider, 1988) et qu'elle est en mesure de garder un équilibre métabolique suffisant lui assurant sa survie (Raven et Geider, 1988). Néanmoins, il en ressort que la performance photosynthétique de *M. aeruginosa* est plus élevée lorsque la température moyenne oscille entre 20°C et 25°C. En effet, à la suite des deux types d'augmentations progressives de 5°C (températures moyennes de 21,3°C et 22,5°C - scénarios 5 et 6), M. aeruginosa, montre des ϕ_M et des ϕ'_M légèrement plus élevés qu'à la suite d'une augmentation brusque de 5°C (avec température moyenne de 25° C – scénario 4). Cela peut signifier qu'à partir de 25° C, cette espèce commencerait à subir des dommages cellulaires tels qu'une dégradation des enzymes inhérentes à la photosynthèse (Daniel et al., 1996) ou qu'une surproduction d'ERO (Rhee et Gotham, 1981). Une diminution de la température de 20°C à 15°C affecte négativement la performance photosynthétique de *M. aeruginosa* de la même manière que la baisse de température soit brusque (température moyenne de 15°C – scénario 10) ou bien progressive (températures moyennes de 16°C et 17,5°C – scénarios 11 et 12). La différence entre les températures moyennes des trois scénarios n'est pas suffisamment importante pour que M. aeruginosa réponde différemment aux variations induites. À l'inverse, lorsque la température chute de 20°C à 10°C, M. aeruginosa tolère mieux les deux types de diminutions progressives (scénarios 13 à 15) qu'une diminution brusque (scénario 13). En effet, la performance photosynthétique est nettement améliorée à la suite de diminutions progressives avec des températures moyennes de 15°C et 12,5°C (scénarios 14 et 15) comparativement à une diminution brusque où la température moyenne est de 10°C (scénario 13). Communément, une baisse de la température ralentit l'activité photosynthétique par une limitation du transport d'électrons (Los et Murata, 2004) ou du ralentissement de l'activité enzymatique (Raven et Geider, 1988). Dans le cadre d'une diminution progressive de la température, l'individu a plus de temps pour mettre en place des processus de thermoprotection que lors d'un changement brusque. De plus, pour *M. aeruginosa*, la valeur de Φ'_{M} est plus faible face à une diminution brusque de 5°C avec une température moyenne de 15°C que face à une diminution progressive de 10°C dont la température moyenne est également de 15°C. Pour une même température moyenne de l'environnement, *M. aeruginosa* tolère des changements de température plus intenses et plus fréquents dans la mesure où ces changements sont progressifs. Vona et al. (2004) corroborent cette idée avec les deux espèces Koliella antarctica et Chlorella sorokiniana qui malgré leur bonne capacité d'acclimatation générale ont une meilleure capacité d'acclimatation lors des variations douces que lors de variations brusques.

2.5 Conclusion :

Les variations de température sont inhérentes à l'environnement. Or la majorité des études traitant de l'impact de la température sur les populations phytoplanctoniques considèrent que ce facteur est constant au cours du temps. Les résultats obtenus dans ce chapitre permettent de mettre en lumière que chaque espèce à une réponse qui lui est propre face à l'intensité des variations de température. L'espèce de microalgue *C. globosa* tolère aussi bien les variations brusques que les variations progressives et ce, que la température diminue ou bien augmente. À l'inverse, les deux espèces de cyanobactéries : *M. aeruginosa* et *D. flos-aquae*, tolèrent plus aisément les variations progressives que les variations brusques lorsque la température diminue ce qui constitue un stress photosynthétique pour ces deux espèces. Il en reste qu'après 72 heures de traitement, aucune des variations de température induites n'a impacté drastiquement la performance photosynthétique à venir. Néanmoins, la présente recherche considère que des résultats issus de monoculture, il est donc important d'étudier l'impact de la température sur les espèces en coculture afin d'estimer l'impact au niveau de la communauté phytoplanctonique.

45

2.5.1 Références :

- Andersen, R. A. et Kawachi, M. (2005). Traditional microalgae isolation techniques Dans R. A. Andersen (dir.), *Algal culturing techniques* (chap. 6, p. 83 100).
- Barati, B., Gan, S. Y., Lim, P. E., Beardall, J. et Phang, S. M. (2019). Green algal molecular responses to temperature stress. *Acta physiologiae plantarum*, 41(2), 1-19.
- Boyce, D. G., Lewis, M. R. et Worm, B. (2010). Global phytoplankton decline over the past century. *Nature*, 466(7306), 591-596. doi: 10.1038/nature09268
- Buschmann, C. (1995). Variation of the quenching of chlorophyll fluorescence under different intensities of the actinic light in wildtype plants of tobacco and in an aurea mutant deficient of lightharvesting-complex. *Journal of Plant Physiology*, *145*(3), 245-252. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81884-5
- Butterwick, C., Heaney, S. I. et Talling, J. F. (2005). Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology*, *50*(2), 291-300. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01317.x
- Campbell, D., Hurry, V., Clarke, A. K., Gustafsson, P. et Öquist, G. (1998). Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *62*(3), 667-683.
- Chalifour, A., Arts, M. T., Kainz, M. J. et Juneau, P. (2014). Combined effect of temperature and bleaching herbicides on photosynthesis, pigment and fatty acid composition of Chlamydomonas reinhardtii. *European Journal of Phycology*, 49(4), 508-515. doi: 10.1080/09670262.2014.977962
- Daniel, R. M., Dines, M. et Petach, H. H. (1996). The denaturation and degradation of stable enzymes at high temperatures. *Biochemical Journal*, *317*(1), 1-11. doi: 10.1042/bj3170001
- Davis, T. W., Berry, D. L., Boyer, G. L. et Gobler, C. J. (2009). The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of Microcystis during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*, 8(5), 715-725. doi: 10.1016/j.hal.2009.02.004

- Falkowski, P. G., Behrenfeld, M. J., Esaias, W. E., Balch, W., Campbell, J. W., Iverson, R. L., ... Yoder, J. A. (1998). Satellite primary productivity data and algorithm development:-a science plan for mission to planet Earth. SeaWiFS Technical Report Series, 42(1), 2-17.
- Fujiwara, M. et Takada, T. (2017). Environmental stochasticity. *Els*, 1-8. doi: 10.1002/9780470015902.a0021220.pub2
- Genty, B., Briantais, J. M. et Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, *990*(1), 87-92. doi: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9
- Gomes, M. P. et Juneau, P. (2017). Temperature and light modulation of herbicide toxicity on algal and cyanobacterial physiology. *Frontiers in Environmental Science*, *5*(50). doi: 10.3389/fenvs.2017.00050
- Harris, E. H. (2001). Chlamydomonas as a model organism. *Annual Review of Plant Biology*, *52*(1), 363-406. doi: 1040-2519/01/0601-0363\$14.00
- Hillebrand, H., Burgmer, T. et Biermann, E. (2012). Running to stand still: temperature effects on species richness, species turnover, and functional community dynamics. *Marine Biology*, *159*(11), 2415-2422. doi: 10.1007/s00227-011-1827-z
- Houghton, J. (2005). Global warming. *Reports on Progress in Physics, 68*(6), 1343-1403. doi: 10.1088/0034-4885/68/6/r02
- Huisman, J., Codd, G. A., Paerl, H. W., Ibelings, B. W., Verspagen, J. M. H. et Visser, P. M. (2018). Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, *16*(8), 471-483. doi: 10.1038/s41579-018-0040-1

IPCC. (2018). Special report on global warming of 1.5°C. Intergovernmental Panel On Climate Change.

Jensen, J. L. W. V. (1906). Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. Acta Mathematica, 30(1), 175-193. doi: 10.1007/BF02418571

- Jöhnk, K. D., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P. M. et Stroom, J. M. (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*, *14*(3), 495-512. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01510.x
- Juneau, P., Barnett, A., Méléder, V., Dupuy, C. et Lavaud, J. (2015). Combined effect of high light and high salinity on the regulation of photosynthesis in three diatom species belonging to the main growth forms of intertidal flat inhabiting microphytobenthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *463*, 95-104. doi: 10.1016/j.jembe.2014.11.003
- Juneau, P., Green, B. R. et Harrison, P. J. (2005). Simulation of Pulse-Amplitude-Modulated (PAM) fluorescence: Limitations of some PAM-parameters in studying environmental stress effects. *Photosynthetica*, *43*(1), 75-83. doi: 10.1007/s11099-005-5083-7
- Kapkov, V. I., Vasilieva, S. G. et Lobakova, E. S. (2019). Growth of Toxic Cyanobacteria Dolichospermum flos-aquae (Anabaena flos-aquae) in the Waters of the Boreal Zone. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 74(1), 15-20. doi: 10.3103/S0096392519010036
- Kitajima, M. et Butler, W. L. (1975). Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 376(1), 105-115. doi: 10.1016/0005-2728(75)90209-1.
- Krause, G. H. et Weis, E. (1984). Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. *Photosynthesis research*, 5(2), 139-157.
- Kunze, C., Gerhard, M., Jacob, M., Franke, N. A., Schröder, M. et Striebel, M. (2022). Phytoplankton Community Performance Depends on the Frequency of Temperature Fluctuations. *Frontiers in Marine Science*, 8. doi: 10.3389/fmars.2021.812902
- Lande, R. et Lewis, M. R. (1989). Models of photoadaptation and photosynthesis by algal cells in a turbulent mixed layer. *Deep Sea Research*, *36*(8), 1161-1175. doi: 10.1016/0198-0149(89)90098-8
- Layden, T. J., Kremer, C. T., Brubaker, D. L., Kolk, M. A., Trout Haney, J. V., Vasseur, D. A. et Fey, S. B. (2022). Thermal acclimation influences the growth and toxin production of freshwater cyanobacteria. *Limnology and Oceanography Letters*, 7(1), 34-42. doi: 10.1002/lol2.10197

- Lichtenthaler, H. K. et Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry*, *19*(1), S29-S85. doi: 10.1080/15476510.1988.10401466
- Los, D. A. et Murata, N. (2004). Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes, 1666(1-2), 142-157. doi: 10.1016/j.bbamem.2004.08.002
- Malapascua, J. R. F., Jerez, C. G., Sergejevová, M., Figueroa, F. L. et Masojídek, J. (2014). Photosynthesis monitoring to optimize growth of microalgal mass cultures: Application of chlorophyll fluorescence techniques. *Aquatic Biology*, *22*, 123-140. doi: 10.3354/ab00597
- Mesquita, M. C. B., Prestes, A. C. C., Gomes, A. M. A. et Marinho, M. M. (2020). Direct Effects of Temperature on Growth of Different Tropical Phytoplankton Species. *Microbial Ecology*, 79(1), 1-11. doi: 10.1007/s00248-019-01384-w
- Mi, H., Endo, T., Schreiber, U., Ogawa, T. et Asada, K. (1992). Electron donation from cyclic and respiratory flows to the photosynthetic intersystem chain is mediated by pyridine nucleotide dehydrogenase in the cyanobacterium Synechocystis PCC 6803. *Plant and Cell Physiology*, *33*(8), 1233-1237. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078378
- Moisan, J. R., Moisan, T. A. et Abbott, M. R. (2002). Modelling the effect of temperature on the maximum growth rates of phytoplankton populations. *Ecological Modelling*, *153*(3), 197-215. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00008-X
- Morgan-Kiss, R. M., Priscu, J. C., Pocock, T., Gudynaite-Savitch, L. et Huner, N. P. A. (2006). Adaptation and acclimation of photosynthetic microorganisms to permanently cold environments. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 70(1), 222-252. doi: 10.1128/MMBR.70.1.222-252.2006
- Raven, J. A. et Geider, R. J. (1988). Temperature and algal growth. *New Phytologist*, *110*(4), 441-461. doi: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb00282.x

Reynolds, C. S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton Cambridge University Press.

Reynolds, C. S. (2006). The ecology of phytoplankton. doi: 10.1017/CBO9780511542145

- Rhee, G. Y. et Gotham, I. J. (1981). The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, *26*(4), 635-648. doi: 10.4319/lo.1981.26.4.0635
- Rondeau Genesse, G. (2019). Impacts actuels et appréhendés pour 2050 des fleurs d'eau de cyanobactéries et de cyanotoxines sur différents organismes fauniques de la Baie Missisquoi et de la Réserve écologique de la rivière-aux-Brochets. Ouranos. Récupéré de https://www.ouranos.ca/wp-content/uploads/FicheJuneau2019_FR.pdf
- Sato, M., Kodama, T., Hashihama, F. et Furuya, K. (2015). The effects of diel cycles and temperature on size distributions of pico-and nanophytoplankton in the subtropical and tropical Pacific Ocean. *Plankton and Benthos Research*, *10*(1), 26-33. doi: 10.3800/pbr.10.26
- Schaum, C., Buckling, A., Smirnoff, N., Studholme, D. J. et Yvon-Durocher, G. (2018). Environmental fluctuations accelerate molecular evolution of thermal tolerance in a marine diatom. *Nature Communications*, *9*(1), 1-14. doi: 10.1038/s41467-018-03906-5
- Seip, K. L. et Reynolds, C. S. (1995). Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season. *Limnology and Oceanography*, 40(3), 589-597. doi: 10.4319/lo.1995.40.3.0589
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., ... Winder, M. (2012). Beyond the plankton ecology group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 43*, 429-448. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251
- Staehr, P. A. et Sand-Jensen, K. A. J. (2006). Seasonal changes in temperature and nutrient control of photosynthesis, respiration and growth of natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology*, *51*(2), 249-262. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01490.x
- Striebel, M., Schabhüttl, S., Hodapp, D., Hingsamer, P. et Hillebrand, H. (2016). Phytoplankton responses to temperature increases are constrained by abiotic conditions and community composition. *Oecologia*, *182*(3), 815-827. doi: 10.1007/s00442-016-3693-3
- Stumm, W. et Morgan, J. J. (2012). Aquatic chemistry: chemical equilibria and rates in natural waters (vol. 126).

- Tadonléké, R. D. (2010). Evidence of warming effects on phytoplankton productivity rates and their dependence on eutrophication status. *Limnology and Oceanography*, *55*(3), 973-982. doi: 10.4319/lo.2010.55.3.0973
- Tian, C., Hao, D., Pei, H., Doblin, M. A., Ren, Y., Wei, J. et Feng, Y. (2018). Phytoplankton functional groups variation and influencing factors in a shallow temperate lake. *Water Environment Research*, 90(6), 510-519. doi: 10.2175/106143017X15131012153059
- Tseng, M., Bernhardt, J. R. et Chila, A. E. (2019). Species interactions mediate thermal evolution. *Evolutionary Applications*, 12(7), 1463-1474. doi: 10.1111/eva.12805
- Valledor, L., Furuhashi, T., Hanak, A. M. et Weckwerth, W. (2013). Systemic cold stress adaptation of chlamydomonas reinhardtIII. *Molecular and Cellular Proteomics*, 12(8), 2032-2047. doi: 10.1074/mcp.M112.026765
- Vermaas, W. (2001). Photosynthesis and respiration in cyanobacteria. *Els*, 1-7. doi: 10.1038/npg.els.0001670
- Vona, V., Di Martino Rigano, V., Lobosco, O., Carfagna, S., Esposito, S. et Rigano, C. (2004). Temperature responses of growth, photosynthesis, respiration and NADH: nitrate reductase in cryophilic and mesophilic algae. *New Phytologist*, *163*(2), 325-331. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01098.x
- Winder, M. et Sommer, U. (2012). Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, 698(1), 5-16. doi: 10.1007/s10750-012-1149-2
- Yvon-Durocher, G., Caffrey, J. M., Cescatti, A., Dossena, M., Giorgio, P. D., Gasol, J. M., . . . Trimmer, M. (2012). Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types. *Nature*, 487(7408), 472-476. doi: 10.1038/nature11205
- Zhang, M., Guan, Y., Qin, B. et Wang, X. (2019). Responses of phytoplankton species to diel temperature fluctuation patterns. *Phycological Research*, *67*(3), 184-191. doi: 10.1111/pre.12369
- Zhang, M., Qin, B., Yu, Y., Yang, Z., Shi, X. et Kong, F. (2016). Effects of temperature fluctuation on the development of cyanobacterial dominance in spring: implication of future climate change. *Hydrobiologia*, 763(1), 135-146. doi: 10.1007/s10750-015-2368-0

- Zhang, X., Fu, J., Song, S., Zhang, P., Yang, X., Zhang, L., . . . Zhu, H. (2014). Interspecific competition between Microcystis aeruginosa and Anabaena flos-aquae from Taihu Lake, China. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 69(1-2), 53-60. doi: 10.5560/znc.2012-0155
- Zheng, S., Zou, S., Feng, T., Sun, S., Guo, X., He, M., . . . Wang, Q. (2022). Low temperature combined with high inoculum density improves alpha-linolenic acid production and biochemical characteristics of Chlamydomonas reinhardtii. *Bioresource Technology*, 348, 126746. doi: 10.1016/j.biortech.2022.126746

CHAPITRE 3

L'EFFET DE L'INTERACTION D'UNE VARIATION DE TEMPÉRATURE ET D'UNE CONTAMINATION À L'ATRAZINE SUR LA CONDITION PHYSIOLOGIQUE DE *MICROCYSTIS AERUGINOSA, CHLAMYDOMONAS GLOBOSA* ET *DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUA*

Alice Blanchard, Beatrix Beisner* et Philippe Juneau*

Université du Québec à Montréal, Département des Sciences biologiques- GRIL - TOXEN, Succ. Centre-Ville, C.P. 8888, H3C 3P8, Montréal, Québec, Canada

* Développement du projet, supervision et aide à la rédaction

Résumé :

Le phytoplancton doit faire face aux changements climatiques provoquant la hausse de la température moyenne et l'intensification des variations de température. La température joue un rôle primordial dans le maintien des mécanismes physiologiques du phytoplancton, notamment la photosynthèse. Le phytoplancton subit également la contamination aux herbicides de l'environnement, notamment l'atrazine, fréquemment retrouvée dans les eaux du Québec. Cet herbicide impacte le phytoplancton en inhibant la photosynthèse. Le but de cette recherche est de déterminer comment la combinaison d'une variation de température et d'une contamination à l'atrazine influence la physiologie du phytoplancton. Pour ce faire, trois espèces : Microcystis aeruginosa, Dolichospermum flos-aquae et Chlamydomonas globosa, ont été isolées et soumises à quatre concentrations d'atrazine et huit scénarios de variations de température. Après 72 heures, l'efficacité photosynthétique, le taux de croissance et la concentration en pigments photosynthétiques ont été mesurés. Les résultats indiquent que seule l'efficacité photosynthétique a été impactée par la combinaison des deux facteurs. Ce paramètre a varié en fonction des espèces, des scénarios de température et de la contamination en atrazine. Lorsque la température a diminué, la combinaison avec l'atrazine a accentué l'impact négatif pour D. flos-aquae tandis qu'elle l'a limité pour M. aeruginosa. De plus, lorsque la température a représenté un stress pour l'espèce, les variations progressives ont limité les effets négatifs sur l'efficacité photosynthétique par rapport à des variations brusques. La température et la contamination à l'atrazine sont deux facteurs environnementaux qui selon les espèces et leur intensité interagissent sur la physiologie phytoplancton. Il est nécessaire de prendre en considération leur combinaison et leurs fluctuations dans l'environnement pour comprendre l'évolution des populations phytoplanctoniques.

Mots clés : Environnement aquatique, cyanobactéries, microalgues, AAtrex 480, Photosynthèse

3.1 Introduction

L'AAtrex 480 est un herbicide encore utilisé dans l'agriculture du maïs et du soya au Québec, dont l'atrazine est la molécule active (Giroux, 2022; Montiel-León *et al.*, 2019). Sa concentration dans les eaux de surface du Québec est en baisse, mais sa présence reste très fréquente. Dans le cadre du programme Ouranos, une étude de terrain a été réalisée en 2018 sur la Rivière aux brochets et la présence d'atrazine a été retrouvée dans 88,2% des échantillons d'eau (Giroux, 2022; Rondeau - Genesse, 2019). En 2020, la concentration maximale retrouvée dans les eaux de surface du réseau de base est de 1,5 µg/L soit en dessous du critère de vie aquatique (CVAC) qui est de 1,8 µg/L (Giroux, 2022). L'atrazine agit comme inhibiteur de la photosynthèse en bloquant la chaine de transport d'électrons au niveau du PSII (Graymore *et al.*, 2001). Les molécules d'atrazine se fixent sur les sites de liaison Q_b de la protéine D1, bloquant ainsi la fixation des électrons et empêchant leur transport. Les électrons s'accumulent au niveau de la protéine D1, ce qui provoque un déséquilibre énergétique important (Jursinic et Stemler, 1983). Ce déséquilibre entraine la formation d'espèces réactives de l'oxygène (ERO) ayant un effet délétère sur plusieurs acteurs de la photosynthèse (p. ex. pigments et protéines) (González-Barreiro *et al.*, 2004). Cette surproduction d'ERO entraine alors la dégradation de la protéine D1 (Jansen *et al.*, 1993) et par conséquent celle du système photosynthétique (Gomes et Juneau, 2017).

Une contamination à l'atrazine, herbicide hautement phytotoxique (Ramakrishnan *et al.*, 2010), entraine la restructuration des populations phytoplanctoniques (Pannard *et al.*, 2009). Cependant, toutes les espèces ne présentent pas la même sensibilité à cet herbicide. Chalifour et Juneau (2011) observent que la réponse du phytoplancton à une contamination à l'AAtrex 480 dépend de leur acclimatation à une température de croissance. La survie des individus autotrophes ne dépend pas uniquement de la contamination de leur environnement, mais d'une combinaison de facteurs. La température est un facteur abiotique jouant un rôle majeur dans le maintien des processus physiologiques du phytoplancton (Reynolds, 1984). La température contrôle : la fluidité membranaire, l'activité enzymatique ou bien le transport d'électrons (Los et Murata, 2004; Sobrino et Neale, 2007). La température joue également un rôle indirect sur la composition en pigments de l'appareil photosynthétique. Par exemple à basse température le métabolisme cellulaire va ralentir (Raven et Geider, 1988) mais la quantité d'énergie lumineuse qui parvient aux antennes collectrices quant à elle reste identique. De ce fait, la quantité de photons reçus devient trop importante pour que le processus de photosynthètiques subissent alors un stress identique à celui issus d'une trop haute intensité lumineuse (Huner *et al.*, 1998). Afin de contrer ce

phénomène les organismes photosynthétiques vont mettre en place de système de protection, notamment en adaptant leur quantité de pigments photosynthétique afin de limiter l'absorption de l'énergie lumineuse et de recréer l'équilibre photon reçus/photons absorbés (Maxwell *et al.*, 1994). Chaque espèce présente sa propre tolérance aux variations de température et en dehors de sa niche thermique, ces mêmes espèces subissent des dommages physiologiques pouvant amener à leur dégénérescence (Reynolds, 2006). Or, la température moyenne des eaux est en hausse (IPCC, 2018) et les scénarios climatiques prédisent un éloignement des extrêmes de température de plus en plus fréquent (Rondeau - Genesse, 2019) et avec plus d'intensité, surtout durant le printemps et l'été (Houghton, 2005). La grande majorité des études actuelles portant sur l'impact de la température ne prennent pas ces variations en considération. Or, il est envisageable que le phytoplancton montre une réponse physiologique différente à l'atrazine selon si la température reste constante au cours du temps ou bien varie (Kunze *et al.*, 2022). La température impacte la phytotoxicité des polluants chimiques (Carpenter *et al.*, 1992).

L'épandage des herbicides au Québec est souvent effectué au mois de mai (Giroux, 2022), où la température moyenne des eaux est aux alentours de 15°C (MDDELCC, 2017). Il a été démontré qu'à basse température (<15°C), la toxicité de l'atrazine est amplifiée, et ce notamment pour les cyanobactéries dont la température optimale de croissance est plus élevée (\geq 20°C) (Baxter *et al.*, 2016; Bérard *et al.*, 1999; Butterwick *et al.*, 2005). Cette toxicité accrue à basse température est justifiée par le ralentissement de la production de la protéine D1, qui devient alors inférieure à la dégradation provoquée indirectement par l'atrazine. Cela s'explique aussi par une faible capacité de certaines espèces à dissiper le surplus d'énergie accumulé dans la cellule. En effet, une faible température réduit le transport d'électrons tandis qu'une contamination à l'atrazine provoque une accumulation de ceux-ci, l'énergie n'étant pas dissipée (Bérard *et al.*, 1999; Gomes et Juneau, 2017). Cependant, une hausse de la température vient stimuler le métabolisme des cellules végétales et augmenter la fluidité membranaire (Los et Murata, 2004) et par conséquent l'absorption des molécules polluantes (Gomes et Juneau, 2017). Une dégradation des populations phytoplanctoniques peut avoir des répercussions sur la communauté et conséquemment sur l'intégralité de l'écosystème (Hixson et Arts, 2016).

Le but de cette étude est de comprendre comment la combinaison d'une contamination à l'AAtrex et d'une variation de température peut influencer la physiologie de trois espèces de phytoplancton. Différents mécanismes physiologiques : taux de croissance, efficacité photosynthétique et composition en pigments

photosynthétiques ont été étudiés suite à plusieurs traitements de variations de températures et de contamination à l'AAtrex. Dans cette étude l'intérêt de réaliser différents scénarios de variations de température dites « extrêmes » est d'obtenir une information sur la capacité des espèces à s'acclimater au fur et à mesure que la température augmente. Les scénarios utilisés dans cette étude sont inspirés des prévisions climatiques des cinquante prochaines années. En effet, il est prédit que la température moyenne peut augmenter jusqu'à 6°C (Houghton, 2005) et que les amplitudes de température seront de plus en plus importantes (Rondeau - Genesse, 2019). Ces informations impliquent que la température moyenne peut atteindre des extrêmes de 30°C et que sur une courte période la température peut autant varier à la hausse comme à la baisse. Il est donc primordial d'analyser la réponse photosynthétique face à ces différentes variations d'autant plus quand d'autres stress environnementaux entrent en jeu, tel que la contamination à l'AATrex. La température et l'AAtrex agissent toutes les deux sur la photosynthèse, mais suivant un mode d'action différent. Cela laisse à penser que la combinaison de ces deux facteurs environnementaux peut accentuer l'impact négatif sur les espèces phytoplanctoniques.

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Isolation et condition de croissance :

Une campagne de terrain réalisée en 2019 de mai à septembre au niveau de l'embouchure de la Rivière aux brochets a permis de prélever trois échantillons de la communauté phytoplanctonique. A chacun de ces prélèvements a été ajouté 200 ml de milieu de culture de type Bold's Basal Medium (BBM) à un pH 6,8, à 24°C. Après quatre semaines d'acclimatation, trois espèces ont été isolées grâce à la méthode d'isolation sur plaques de géloses d'Agar d'Andersen et Kawachi (2005) (ratio de 0,8 g d'Agar pour 100 ml de BBM – 24°C – Cycle nycthéméral de 12h/12h) : *Microcystis aeruginosa, Dolichospermum flos-aquae* (cyanobactéries) et *Chlamydomonas globosa* (microalgue). Ces trois espèces ont été cultivées à une température de 20°C et en suivant un cycle nycthéméral de 12h/12h pour une intensité lumineuse de 100 µmol photons m⁻²s⁻¹. Afin de garder les monocultures en phase exponentielle de croissance, ces cultures ont été repiquées dans des Erlenmeyer de 125 ml suivant un ratio de 20 ml de culture pour 80 ml de BBM toutes les semaines pendant environ six mois.

3.2.2 Solution d'atrazine et variations de température

À t = 0 h, 20 ml de chacune des cultures monospécifiques ont été transférés dans des tubes à essai de 50 ml à une densité initiale de 500 000 cell.ml⁻¹ (96 échantillons multipliés par trois réplicas). La densité a été mesurée via un compteur de particules (Multisizer 3, Beckman Coulter Inc., Fullerton, USA). Chaque culture a été exposée à quatre concentrations d'une solution commerciale d'atrazine (0 ; 1,8 ; 10 et 25 μ g/L) issue d'une dilution à l'eau ultrapure d'une solution d'AAtrex 480 (Syngenta, Plattsville, Canada). L'AAtrex est composé de 42,6% d'atrazine (ingrédient actif), d'Ethylène Glycol (\leq 6%) et de plus ou moins 57,4% d'ingrédients inertes non divulgués (syngenta, 2015). Par la suite, les cultures ont été placées dans des bains thermostatés pendant 72 h. Chaque bain simulant l'un des huit scénarios de températures, répartis en quatre groupes représentés dans la figure 3.1. Les scénarios ont été définis d'après l'étude de Rondeau - Genesse (2019), qui estime que d'ici à 2050 les variations de température pourront avoir une amplitude allant jusqu'à 10°C. Dans cette étude, les variations liées uniquement à la transition entre le jour et la nuit ont été qualifiées de variations nycthémérales, tandis que toutes les autres variations (augmentations ou diminutions, brusques ou progressives) ont été qualifiées de variations périodiques. De plus pour tous les scénarios simulant une variation de la température au cours du temps (quel qu'elle soit), la température moyenne sur les 72 h a été calculée.



Figure 3.1 : Représentation de l'évolution de la température en fonction du temps des 8 scénarios de variations de température suivant les 4 groupes d'étude.

3.2.3 Mesure de la photosynthèse :

La fluorescence modulée a été mesurée toutes les 12 h et ce pendant 72h pour les 288 échantillons grâce à un Imaging-PAM (Heinz Walz, GmbH, Effeltrich, Allemagne). Pour chaque échantillon, 3 ml de culture a été placé dans un des 24 puits d'une plaque multi-puits noire avant d'être placé au noir pendant dix minutes. Après cette adaptation à l'obscurité, les échantillons ont été soumis à une cinétique de type « light curve ». À dix reprises, les cultures sont soumises à une période d'une minute de lumière actinique d'intensité croissante (0, 3, 13, 23, 38, 58, 113, 233, 463, 803 et 1253 µmol photons m⁻²s⁻¹) suivie d'un pulse de lumière saturante. De cette manière, différents niveaux de fluorescence ont été obtenus tels que le niveau minimal (F₀) et maximal (F_M) de fluorescence à l'obscurité (0 µmol photons m⁻²s⁻¹) et le niveau minimal (F₅) et maximal (F'_M) de fluorescence en présence de lumière actinique (58 µmol photons m⁻²s⁻¹). Le niveau minimal de fluorescence en présence de lumière infrarouge (F'₀) est mesuré à la fin de cette cinétique en soumettant les cultures à une lumière infrarouge. Ces différents paramètres permettent les calculs (décrits dans le tableau 3.1) : du rendement photochimique maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, le quenching photochimique relatif (qP_{rei}), le quenching non photochimique relatif, soit la dispersion de l'énergie par la chaleur (qN_{rei}) et la dissipation relative de l'énergie par fluorescence (UQF_{rei}).

Paramètres	Formules	Références
Фм	$(F_{M} - F_{0}) / F_{M} = F_{V} / F_{M}$	(Kitajima et Butler, 1975)
Ф′м	(F' _M - F _S) / F _M	(Genty <i>et al.,</i> 1989)
qP _{rel}	(F' _M - F _s) / (F _M - F' ₀)	(Buschmann, 1995)
qN _{rel}	(F _M - F' _M) / (F _M - F' ₀)	(Buschmann, 1995)
UQF _{rel}	(F _s - F' ₀) / (F _M - F' ₀)	(Juneau <i>et al.,</i> 2005)

Tableau 3.1 : Liste des paramètres photosynthétiques utilisés dans cette étude et leur formule.

Pour *M. aeruginosa* et *D. flos-aquae*, il a été ajouté à t = 72 h, 100 μ l de Diuron (DCMU) à 1 mM afin de provoquer la fermeture rapide de l'ensemble des centres réactionnels. Le DCMU est un herbicide inhibiteur de la chaine de transport d'électrons et provoque une diminution de l'activité photochimique et conséquemment un pic de la fluorescence correspondant à la valeur réelle de F_M (Campbell *et al.*, 1998).

En effet, chez les cyanobactéries, la respiration et la photosynthèse partagent le même transport d'électron (Mi *et al.*, 1992; Vermaas, 2001). De ce fait pour les cyanobactéries, le F_M obtenu en amont de l'ajout du DCMU présente un biais.

3.2.4 Mesure du taux de croissance :

Un dénombrement cellulaire D (cellules/ml) des populations a été réalisé à t = 0h (D0) et t = 72 h (Dt) à l'aide d'un compteur à particules (Multisizer 3, Beckman Coulter Inc., Fullerton, USA). Après quoi, le calcul du taux de croissance moyen (μ) des différentes populations a été calculé avec la formule suivante : μ = ln (Dt / D0)/t où t correspond au temps d'exposition.

3.2.5 Extraction et analyse des pigments photosynthétiques

Après 72 h de traitement, les monocultures ont été filtrées sous lumière verte sur des filtres de nitrocellulose de 0,2 µm (Xingya Puryfying Materials usine, Shanghai, Chine). Pour la chlorophylle *a*, 1ml d'une solution de 95% d'éthanol a été ajouté aux filtres, puis chauffé pendant sept minutes à une température de 78°C à l'aide d'une plaque chauffante. Les extraits pigmentaires ont ensuite été placés au noir et à -20°C durant 12h afin de finaliser le processus d'extraction. Pour les phycocyanines, 1 ml d'un tampon phosphate (mélange à volume égal d'une solution de K₂HPO₄ à 0,1 mol/L et d'une solution de KH₂PO₄ à 0,1 mol/L et d'une solution de KH₂PO₄ à 0,1 mol/L ; pH 6.8) a été ajoutée aux filtres avant de réaliser une série de trois congélations à l'azote liquide et décongélation. Les extraits pigmentaires ont ensuite été mesurée à l'aide d'un spectrophotomètre Cary 300 WinUV (Varian Autralia Pty Ltd, Mulgrave, VIC, Australie). Après quoi la teneur en chlorophylle *a* (Chl_a)a été calculée avec les équations de Lichtenthaler (1987) : **Chl_a = 13.95A**₆₆₆₅ – **6.88A**₆₄₉ avec *A*_X correspondant à l'absorbance à la longueur d'onde x et la teneur en phycocyanines (P) avec les équations de Bennett et Bogobad (1973) : **P = (1000A**₄₇₀ – **2.05Chl_a – 114.8Chl_b) / 245** avec Chl_b correspondant à la concentration en chlorophylle *b*. Les résultats sont exprimés en µg/cellule.

3.2.6 Analyses statistiques :

Afin de déterminer les différences significatives entre les traitements pour les variables réponses par espèce, la moyenne de tous les paramètres mesurés a été réalisée sur les 72 h de traitement. Ces moyennes ont permis des analyses statistiques qui ont été effectuées avec le logiciel JMP (SAS Campus Drive, Cary, North Carolina 27513, USA). La normalité des données a été testée grâce à un test de Shapiro-Wilks suivis d'un test d'homoscédasticité. Les données qui ne suivent pas une distribution normale ont été

transformées via la transformation par racine carrée afin de garder des données positives. Par la suite des ANOVA à 2 facteurs suivies de test post-hoc de Tukey ont été réalisés de manière à comparer les moyennes issues des différents scénarios vérifiant l'interaction des variations de température et de la contamination à l'atrazine.

3.3 Résultats

Les différents paramètres photosynthétiques (valeurs relatives) et le taux de croissance (d⁻¹) sont rassemblés dans les figures 3.2 ; 3.3 ; 3.4 et 3.5. Les facteurs : qP_{rel} , qN_{rel} et UQFrel ainsi que la concentration en pigments (µg/cellule) mesurés pour les trois espèces, ne montrent aucune différence significative entre les traitements, quelle que soit l'intensité de la variation de température et de la contamination à l'atrazine. L'ensemble de ces résultats sont répertoriés dans l'Annexe B

3.3.1 Groupe 1 – Températures constantes :

La figure 3.2 reprend les paramètres Φ_M et Φ'_M et le taux de croissance des trois espèces étudiées en fonction de trois scénarios de température constante et des quatre concentrations en AAtrex 480 (Atx). Il en ressort, que pour les trois espèces il n'y a aucune modification du taux de croissance, et ce, quelles que soient la température et quelle que soit la concentration en Atx sauf pour D. flos-aquae lorsque la température chute à de 20°C à 10°C. La réponse photosynthétique à la variation de température et à la contamination à l'Atx est propre à chaque espèce. Pour *M. aeruginosa*, les rendements photochimiques maximal et opérationnel du PSII (Φ_M et Φ'_M) ne sont pas impactés par la température. Cependant, ils vont tous les deux diminuer de près de 35% et de 60% respectivement en présence de 10 μ g/L et 25 μ g/L d'Atx. À 10°C (scénario 6), Φ'_{M} subit une diminution en lien avec la température d'environ 35% par rapport à la température témoin de 20°C (scénario 1), puis à une concentration de 25 µg/L, l'Atx vient augmenter l'inhibition de Φ'_{M} qui diminue alors de 64% par rapport au témoin et de 47% par rapport à 20°C. Concernant C. globosa, seuls Φ_M et Φ'_M sont affectés par la variation de température et la contamination à l'Atx. Φ_M diminue d'environ 20% à partir de 10 μ g/L d'Atx et ce quelle que soit la température. En l'absence d'Atx Φ_M est diminué par une hausse de la température à 30°C. L'impact de l'Atx sur Φ'_M va dépendre de la température. En effet à 20°C et 30°C, Φ'_{M} diminue à partir d'une contamination de 10 µg/L et à 10°C à partir de 25 μg/L.



Figure 3.2 : Paramètres photosynthétiques Φ_M et Φ'_M (valeurs relatives) et taux de croissance (d⁻¹) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae*, exposées à trois scénarios de températures constantes (10°C, 20°C et 30°C) et à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 µg/L; 10 µg/L et 25 µg/L) pendant 72 heures La lettre a, signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence pour une concentration d'AAtrex 480.

3.3.2 Groupe 2 – Variation nycthémérale :

La figure 3.3 permet la comparaison des paramètres Φ_M et Φ'_M et du taux de croissance des trois espèces étudiées en fonction de quatre concentrations en Atx et de deux scénarios de température : une température constante à 20°C (scénario 1) et une variation nycthémérale de 5°C (Scénario 2). De nouveau, aucune différence significative n'est observée pour : le taux de croissance, et ce, quelles que soient les espèces, les variations de température et les concentrations en Atx. Seuls les paramètres Φ_M et Φ'_M sont impactés par les deux facteurs étudiés. La toxicité de l'Atx sur Φ_M et Φ'_M est propre à chaque espèce et varie selon les températures induites. Pour *M. aeruginosa*, il n'y a aucune différence liée à la variation de température pour Φ_M et Φ'_M . L'Atx, quant à elle, entraine une diminution de Φ_M de 25 % à partir de 25 μ g/L pour le scénario 1 et de plus de 30% à 10 μ g/L et 25 μ g/L pour le scénario 2. Pour le facteur Φ'_{M} l'Atx entraine une diminution à partir de 10 μg/L, accentuée à 25 μg/L pour les deux scénarios. De plus, et uniquement pour cette espèce et le scénario 1, la teneur en chlorophylle diminue avec l'augmentation de la concentration en Atx. Pour C. globosa, la toxicité de l'Atx est identique entre les deux scénarios, en ce qui concerne le seuil de tolérance ainsi que le pourcentage d'inhibition. L'Atx, la diminution de Φ_M à partir de 10 μ g/L et la diminution de Φ'_{M} à partir de 1,8 μ g/L. De plus, une variation nycthémérale entraine une hausse d'environ 5% du facteur Φ_{M} pour une concentration de 0 et 1,8 µg/L d'Atx par rapport à une température constante de 20°C. Cette variation nycthémérale entraine également une hausse de Φ'_{M} pour une concentration de 25 µg/L d'Atx, d'environ 12% par rapport à la valeur observée pour le scénario témoin. Pour la troisième espèce, *D. flos-aquae*, l'Atx entraine la diminution de Φ_M , et de Φ'_M à partir de 1,8 µg/L pour le scénario 1 et à partir de 10 µg/L pour le scénario 2. De plus par rapport à une température constante de 20°C, la variation nycthémérale de 5°C entraine une hausse de Φ_M pour une concentration de 0 et 1,8 μ g/L d'Atx de plus ou moins 10%, tandis qu'elle entraine la diminution de Φ'_{M} à une concentration de 25 μ g/L d'Atx de 12%



Figure 3.3 : Paramètres photosynthétiques Φ_M et Φ'_M (valeurs relatives) et taux de croissance (d⁻¹) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante (20°C) et à un scénario de variation nycthémérale de 5°C de la température et à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 µg/L; 10 µg/L et 25 µg/L) pendant 72 heures. La lettre a suivant l'écart type, signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température et la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480.

3.3.3 Groupe 3 – Augmentation brusque et progressive de 10°C :

La figure 3.4 reprend les paramètres Φ_M et Φ'_M et le taux de croissance des trois espèces de cette étude soumises à quatre concentrations en Atx et suivant trois scénarios d'augmentation de la température. Il permet de comprendre si une augmentation brusque à 30°C et le maintien de cette température engendrent une réponse métabolique différente vis-à-vis de la contamination à l'Atx de celles obtenues après avoir augmenté progressivement la température de 10°C. Ces augmentations progressives de 10°C sur 72 heures amènent à des températures moyennes de 25°C et 22,5°C. Seuls les paramètres Φ_M et Φ'_M ont été impactés par la combinaison des deux facteurs de stress (température et Atx). Pour M. aeruginosa $\Phi_{\rm M}$ diminue de plus ou moins 25% à partir de 10 µg/L d'Atx, diminution accentuée à 25µg/L d'Atx pour les deux types d'augmentations progressives. Tandis que Φ'_{M} diminue de 30% et plus, à partir de 10 µg/L d'Atx quelle que soit l'intensité de l'augmentation de température. Pour la deuxième espèce de cyanobactérie D. flos-aquae, les deux augmentations progressives (scénarios 4 et 5) vont améliorer le Φ_M d'environ 30% par rapport à une augmentation brusque de 10°C (scénario 3). La toxicité de l'Atx pour ce même facteur va quant à elle dépendre de la température moyenne du scénario. Pour une température moyenne de 30°C, l'Atx n'a aucun effet, tandis qu'à 25°C, Φ_M diminue à partir de 10 µg/L d'Atx et à partir de 1,8 µg/L d'Atx pour une température moyenne de 22,5°C. Concernant le facteur Φ'_{M} , quel que soit le type d'augmentation de la température l'Atx aura un effet négatif à partir de 10 μ g/L. Φ'_{M} , diminue de 30% et plus avec l'augmentation de la concentration en Atx. De plus, la température n'a aucun impact sur Φ'_{M} , une augmentation progressive de 10°C n'engendre aucune différence significative de Φ'_{M} par rapport à une augmentation brusque. Pour C. globosa, une température moyenne de 22,5 (scénario 5) améliorera de plus ou moins 5% le facteur Φ_M pour une concentration d'Atx de 0 et 1,8 µg/L. Quelle que soit l'augmentation de température induite, Φ_M et Φ'_M diminuent de plus ou moins 20% à 10 µg/L et 25 µg/L d'Atx.



Figure 3.4 : Paramètres photosynthétiques Φ_M et Φ'_M (valeurs relatives) et Taux de croissance (d⁻¹) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante (30°C) et à deux scénarios d'augmentation progressive de 10°C de la température et à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 µg/L; 10 µg/L et 25 µg/L) pendant 72 heures. La lettre a suivant l'écart type signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480.

3.3.4 Groupe 4 – Diminution brusque et progressive de 10°C :

La figure 3.5 met en lumière la combinaison d'une diminution de température de 10°C et d'une contamination à l'Atx sur les paramètres Φ_M et Φ'_M et le taux de croissance des trois espèces étudiées. Le but est de comprendre si une diminution brusque de 10°C (scénario 6) à un impact différent d'une diminution progressive de 10°C (scénarios 7 et 8). De nouveau pour les trois espèces, seuls les facteurs Ф_м et Φ'_{M} ont été impactés. Pour *M. aeruginosa*, par rapport à une diminution brusque de 10°C, la diminution progressive de 10°C améliore Φ'_{M} de plus ou moins 15 % pour une contamination à 10 µg/L d'Atx et de 60% et 13% à 25 μg/L d'Atx, pour des températures moyennes respectives de 15°C et 12,5°C (scénarios 7 et 8). L'Atx va également entrainer la diminution de $\Phi'_{\rm M}$ de plus de 50% à partir de 25 µg/L et pour les trois scénarios de température. Φ_M quant à lui diminue de plus ou moins 40% à partir de 25µg/L d'Atx, pour les deux types de diminutions progressives de la température, tandis que pour le scénario 6, Φ_M diminue à partir de 10 µg/L de 37% puis de 52% à 25 µg/L. Concernant D. flos-aquae, l'Atx entraine la diminution de $\Phi_{\rm M}$ à partir de 1,8 µg/L pour une température moyenne de 10°C, tandis que ce sera qu'à partir de 10 µg/L pour les deux types de diminutions progressives. Pour les trois scénarios de température, la diminution de $\Phi_{\rm M}$ est de plus de 50% à 10 µg/L d'Atx et de plus 70% pour 25 µg/L d'Atx par rapport aux témoins. De plus, quel que soit le scénario de diminution de température, Φ'_{M} diminue de plus de 45% à 10 µg/L d'Atx et de plus de 78% à 25 μ g/L d'Atx. Pour *C. globosa,* la réponse de Φ_M et de Φ'_M à l'Atx dépend de la température moyenne au cours des 72 heures. Φ_M diminue à partir de 1,8 µg/L d'Atx à une température moyenne de 15°C (scénario 7), tandis qu'il ne diminue qu'à partir de 25 μg/L à 12,5°C (scénario 8) et à partir de 10 μg/L pour 10°C (scénario 6). Φ'_{M} quant à lui diminue à partir de 25 µg/L d'Atx pour une température moyenne de 10°C et 12,5°C (scénario 6 et 8) tandis qu'il diminue à partir de 10 μ g/L d'Atx pour une température moyenne de 15°C (scénario 7). Que ce soit pour Φ_{M} ou pour Φ'_{M} les diminutions liées à l'Atx sont très similaires entre les différents scénarios de températures.



Figure 3.5 : Paramètres photosynthétiques Φ_M et Φ'_M (valeurs relatives) et du taux de croissance (d⁻¹) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante (10°C) et à deux scénarios de diminutions progressives de 10°C de la température et à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 µg/L; 10 µg/L et 25 µg/L) pendant 72 heures. La lettre a suivant l'écart type, signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480.

3.4 Discussion

Tout comme Cairns et al. (1978) et Larras et al. (2013), dépendamment des paramètres considérés, nous avons observé que la toxicité de l'AAtrex 480 (Atx) est propre à chaque espèce et peut varier en fonction de la température moyenne. Dans un premier temps, nous observons qu'après 72 heures de traitement, le taux de croissance des trois espèces n'est pas impacté par les deux facteurs de stress. L'une des explication peut être que les espèces autotrophes sont en mesure de stocker l'énergie supplémentaire produite par la photosynthèse (Dubinsky et al., 1986). Lors d'un stress environnemental provoquant une dégradation temporaire de l'appareil photosynthétique, tel qu'un changement de température ou une contamination à un herbicide, le phytoplancton est en mesure d'utiliser ses réserves pour maintenir sa croissance (Halsey et Jones, 2015; Pinchasov et al., 2007). De plus, nos mesures sont effectuées après une courte période de 72 heures. Or, nombre d'études montrent une variation significative du taux de croissance sur des temps de traitements plus longs (Chalifour et al., 2014; Gill et al., 2022; Layden et al., 2022; You et al., 2018; Zhang et al., 2019; Zheng et al., 2022). Par exemple, Gill et al. (2022) ont observé qu'à la suite de plusieurs scénarios de variations de 5°C, l'espèce de diatomée Thalassiosira pseudonana voyait son taux de croissance diminuer après 13 jours. De plus, ils mentionnent que cette diminution de la croissance est accentuée par l'irrégularité des variations en comparaison à des températures constantes ou bien à des variations régulières. Par ailleurs, pour les deux espèces de cyanobactéries M. aeruginosa et D. flos-aquae, il est à considérer que les processus métaboliques ne sont pas cloisonnés au sein d'organites, ce qui permet la connexion des transports d'électrons de la chaine respiratoire et de la photosynthèse (Moro et al., 2016) permettant à la NADPH hydrogénase et à la succinate déshydrogénase, deux enzymes importantes de la chaine respiratoire de fournir des électrons au PSI (Vermaas, 2001). De ce fait, le blocage d'électrons provoqué par l'Atx au niveau du PSII (Jursinic et Stemler, 1983) est compensé et l'individu est en mesure de produire l'adénosine triphosphate (ATP) et le NADPH nécessaire à la croissance cellulaire.

Dans un second temps, nos résultats indiquent qu'après 72 heures, la performance photosynthétique des trois espèces étudiées dépend pour chacune d'elles de la combinaison entre la température moyenne et la concentration en Atx. Les facteurs qP_{rel} , qN_{rel} et UQF_{rel} n'ont montré aucune variation au cours des différents traitements température/AAtrex 480 pour les trois espèces. Cela signifie que ces dernières ont su dissiper l'énergie reçue sans provoquer de déséquilibres cellulaires (Krause et Weis, 1991). Il est avéré que la tolérance du phytoplancton à l'atrazine dépend de la température d'acclimatation (Chalifour et Juneau, 2011), qui dans notre cas, est de 20°C. Leboulanger *et al.* (2001), montrent qu'à 20°C et en dessous de 14 µg/L, l'atrazine n'a aucun impact sur le phytoplancton. Cependant, nous observons, qu'à cette même

température, la diminution de la performance photosynthétique intervient à partir de 1,8 µg/L pour *D. flos-aquae* et de 10 µg/L d'Atx pour *M. aeruginosa* et *C. globosa*. La toxicité de l'Atx dépend donc de chaque espèce et peut varier suivant les facteurs environnementaux (Cairns *et al.*, 1978). Seguin *et al.* (2001) expliquent que la sensibilité du phytoplancton à l'atrazine dépend avant tout de la combinaison des facteurs environnementaux comme par exemple : la biodiversité, la biomasse, la qualité de l'eau, les conditions physiques ou encore la température. La sensibilité du phytoplancton à un contaminant est également liée au biovolume de l'espèce (Tang *et al.*, 1998). Il en ressort que *D. flos-aquae* semble être plus sensible à l'Atx que *M. aeruginosa*, or le biovolume de cette dernière est plus faible que celui de *D. flos-aquae*. Tang *et al.* (1998) suggèrent que la toxicité de l'atrazine ne dépend que sa bioconcentration à l'intérieur de la cellule, elle-même dépendante de la surface d'absorption de l'individu. En d'autres termes, la toxicité de l'herbicide serait accentuée pour *D. flos-aquae*, en raison de son biovolume et de sa surface d'absorption plus importants que ceux de *M. aeruginosa*.

L'un des aspects de cette étude est de considérer des variations brusques de la température. Une chute de la température de 20 à 10°C (scénario 6) entraine une diminution de l'efficacité photosynthétique de *M. aeruginosa* et de *D. flos-aquae*. Une température basse peut limiter la production de la protéine D1, protéine inhérente au fonctionnement de la photosynthèse (Bérard et al., 1999). La production de cette protéine devient alors inférieure à la demande, ce qui provoque un déséquilibre photosynthétique et une baisse de la performance. La microalgue C. globosa quant à elle n'est pas affectée par le passage de 20 à 10°C (scénario 6). L'idée que les microalgues soient avantagées par les basses températures par rapport aux cyanobactéries a été largement observée (Davis et al., 2009; Reynolds, 1984; Tseng et al., 2019; Zhang et al., 2019). Une diminution brusque de la température de 10°C (scénario 6) entraine également une augmentation du seuil de tolérance à l'Atx pour les trois espèces. D. flos-aquae et M. aeruginosa subissent respectivement une diminution de leur performance photosynthétique à partir de 10 µg/L et 25 µg/L d'Atx. Pour la microalgue *C. globosa*, le seuil de tolérance à l'Atx passe de 10 μg/L à 20°C (température constante - scénario 1) à 25 µg/L à 10°C (scénario 6). Cette observation montre qu'une variation de température entraine la modification de la sensibilité des espèces de cyanobactéries à l'Atx. La baisse de température entraine la modification de plusieurs aspects métaboliques telle qu'une diminution de la fluidité membranaire (Los et Murata, 2004), ce qui par conséquent limite l'absorption des molécules polluantes. Cependant, plusieurs études reprises dans la revue de littérature de Gomes et Juneau (2017) montrent à l'inverse que la toxicité de l'atrazine est amplifiée par les basses températures. Ces études considèrent uniquement des températures constantes, à la différence de notre étude, où la réponse photosynthétique observée est la résultante d'une variation de température cumulée à une contamination à l'Atx. Wang *et al.* (2019) observent que la physiologie de l'espèce *Emiliania huxleyi* diffère entre un schéma de variation de température et une température constante, tout comme entre une hausse et une baisse de la température. Ils suggèrent que, selon l'intensité de la variation de température les mécanismes de physiologiques impliqués dans la survie de l'individu diffèrent. De plus, pour *D. flos-aquae* et *M. aeruginosa*, la combinaison d'une concentration en Atx supérieure à 10 µg/L et d'une diminution de la température, accentue drastiquement la diminution de l'efficacité photosynthétique de *D. flos-aquae* et *M. aeruginosa*. Jones et Kerswell (2003) expliquent que les changements de température agissent sur la conformation, le renouvellement ou la réparation de la protéine D1. Or, l'atrazine, agent actif de l'Atx (Syngenta, 2022), a une action directe sur la photosynthèse en se fixant sur les sites de liaisons de la protéine D1 et en bloquant la chaine de transport d'électrons (Jursinic et Stemler, 1983). La température et l'Atx agissent sur le même site d'action, il est donc envisageable que lorsque les deux facteurs sortent de la niche thermique de l'espèce, leurs actions peuvent être amplifiées.

Lorsque la température augmente brusquement de 20°C à 30°C (scénario 3), cette dernière tend à améliorer la performance photosynthétique de M. aeruginosa tandis qu'elle tend à diminuer celle de D. flos-aquae et de C. globosa. L'augmentation de la température en dehors de la niche thermique des espèces, provoque un déséquilibre énergétique entre la photosynthèse et la respiration. La photosynthèse est le premier des deux processus à être impacté et la quantité d'énergie qu'elle produit devient alors inférieure à la quantité d'énergie consommée par la respiration (Raven et Geider, 1988). Comparativement à une température moyenne constante de 20°C (scénario 1), M. aeruginosa et C. globosa ont un seuil de tolérance à l'Atx qui se maintient à 10 μ g/L tels qu'il est observé à 20°C. Tandis que pour D. flos-aquae, il augmente en passant de 1,8 μg/L à 20°C à 10μg/L à 10°C et 30°C. Perez et Brown (2014), mettent en avant le principe de tolérance croisée induite. Selon leur étude, les cellules végétales sont en mesure d'utiliser un premier stress pour mieux appréhender un second stress environnemental. Ce principe expliquerait pourquoi les trois espèces de cette étude sont en mesure de tolérer les variations de température ainsi qu'une contamination à l'Atx. De plus, Negri et al. (2011) observent qu'entre 26°C et 30°C, l'affinité de l'atrazine pour les sites de liaisons de la protéine D1 est légèrement limitée. Il est alors envisageable que chaque espèce phytoplanctonique possède un intervalle de température pour lequel la fixation des molécules d'atrazine est limitée, atténuant par conséquent sa toxicité.
Un autre aspect de cette recherche est de comparer l'impact des variations progressives de la température à des variations brusques. Il en ressort, que la performance photosynthétique des trois espèces ne dépend pas uniquement de l'intensité de la variation, mais aussi de la température moyenne du traitement. Lorsque la température diminue progressivement de 10°C (scénarios 7 et 8) et que M. aeruginosa est soumise à une concentration supérieure ou égale à 10 µg/L d'Atx, l'efficacité photosynthétique est améliorée par rapport à celle observée lors d'une diminution brusque de 10°C (scénario 6). Le seuil de tolérance à l'Atx reste identique entre les deux types de variations, mais les températures moyennes de 12,5°C et 15°C (scénarios 7 et 8), induites par une diminution progressive de la température entrainent une amélioration de l'efficacité photosynthétique par rapport à une température moyenne de 10°C (scénario 6). Wang et al. (2019) observent qu'avec une diminution de température, l'espèce Emiliania huxleyi, a plus de facilité à s'adapter à des variations de température qui se produisent tous les deux jours par rapport à des variations qui surviennent tous les jours. Ils suggèrent que l'espèce a plus de temps pour s'acclimater lorsque les variations sont plus éloignées. De plus, pour M. aeruginosa à 25µg/L, la diminution progressive de la température limite l'action négative de l'Atx. En effet à 25 μ g/L, plus la température moyenne est élevée et plus l'effet toxique de l'atrazine est limité par rapport à une température moyenne de 10°C. Phénomène que l'on observe également pour D. flos-aquae lors une augmentation progressive de 10°C de la température (scénarios 4 et 5).

Une contamination à l'atrazine envoie un signal de stress similaire à celui causé par une limitation en lumière (Plumley et Donald, 1980). Lorsqu'il est soumis à un stress lumineux, le phytoplancton est en mesure de mettre en place des mécanismes de photoprotection qui permettent d'équilibrer la production d'énergie et sa consommation (Falkowski et Raven, 2013). Dans le cadre d'un manque de lumière, le phytoplancton va réajuster ses constituants cellulaires, afin d'optimiser la collecte d'énergie lumineuse (Herzig et Dubinsky, 1992), notamment la taille de ses antennes collectrices (MacIntyre *et al.*, 2002) ou bien la concentration en pigments photosynthétiques (Deblois *et al.*, 2013). Dans cette étude, la concentration en chlorophylle, semble augmenter légèrement avec l'augmentation de la concentration en Atx. Il est envisageable que sur une période supérieure à 72 heures, ce phénomène s'intensifie. Le phytoplancton peut également être soumis à des stress thermiques lorsque la température varie. Il va alors mettre en place des processus de thermoprotection, tels que l'adaptation de la composition lipidique afin d'ajuster sa fluidité membranaire (Falkowski et Raven, 2013) ou bien la stimulation du système antioxydant qui joue un rôle dans la protection des composants cellulaires face au stress oxydatif (Suzuki et Mittler, 2006). Ce dernier survient à la suite d'une augmentation du métabolisme des cellules liée à un

changement de température (Rhee et Gotham, 1981), ou encore à une contamination à l'atrazine (Jursinic et Stemler, 1983). Nos observations suggèrent que les mécanismes thermoprotecteurs et photoprotecteurs mis en place par les espèces phytoplanctoniques viennent atténuer la toxicité de l'Atx, d'où l'action limité de la combinaison des deux facteurs. Concernant D. flos-aquae une diminution progressive de la température de 20°C à 10°C (scénarios 7 et 8) n'entraine aucune variation de l'efficacité photosynthétique par rapport à une diminution brusque. Cette espèce appréhende de la même manière les diminutions brusques que les diminutions progressives. Pour C. globosa ces mêmes diminutions progressives entrainent l'augmentation de la toxicité à l'Atx. En effet, l'herbicide est toxique à partir de 25 µg/L pour une température moyenne de 10°C et de 12,5°C (scénarios 6 et 8) tandis qu'à une température moyenne de 15°C (scénario 7), il devient toxique à partir de 10 μg/L. Tout d'abord, nous avons montré dans le chapitre 2 de ce mémoire que la performance photosynthétique de C. globosa était plus importante à 15°C. À cette température, C. globosa ne subirait pas de stress thermique et serait donc plus sensible à l'apparition d'un stress unique. Concernant la hausse de la température, la performance photosynthétique de M. aeruginosa et C. globosa reste stable que la température augmente brusquement ou bien progressivement. Pour D. flos-aquae, l'augmentation progressive de la température tend à améliorer l'efficacité photosynthétique jusqu'à limiter la toxicité de l'Atx.

L'interaction de la température et de la contamination à l'Atx sur le métabolisme des individus phytoplanctoniques ne dépend pas de l'amplitude de la température et de ses variations, mais plutôt de la température moyenne induite sur une période donnée. Il va de soi que le degré des variations de température agit sur la température moyenne, mais le phytoplancton a une très bonne capacité d'acclimatation aux variations de température tant qu'elles restent dans l'intervalle de tolérance de l'espèce (Vona *et al.*, 2004).

3.5 Conclusion

Les populations phytoplanctoniques sont soumises à un grand nombre de pressions environnementales, telles que la température, la contamination, la disponibilité en nutriment, l'intensité lumineuse... Aujourd'hui, le phytoplancton doit faire face à la combinaison de tous ces stress, mais également aux changements climatiques qui accentuent les variations de chacun de ces facteurs environnementaux. Notre étude a mis en lumière que la tolérance des espèces phytoplanctoniques à l'AAtrex 480 ne dépendait pas que de l'intensité des variations de la température, mais avant tout de la température moyenne de l'environnement. Pour les trois espèces, leur tolérance à l'herbicide tend à augmenter lorsque la température varie par rapport à une température constante. De plus, une diminution brusque de la température de 10°C et une contamination à l'Atx accentuent l'effet négatif sur les deux espèces de cyanobactéries *M. aeruginosa* et *D. flos-aquae.* Une diminution progressive de 10°C quant à elle permet de mieux tolérer la combinaison des stress par rapport à une variation brusque. À l'inverse, une augmentation progressive de la température va avoir tendance à limiter la toxicité de l'Atx, limitant de ce fait sa toxicité. Le phytoplancton est un ensemble d'individus acclimatables, qui sont en mesure de mettre en place des processus de protection afin de maintenir leur survie. Il est important de considérer l'ensemble des facteurs et de leurs impacts, et ce sur le long terme. Il serait pertinent d'approfondir les connaissances sur l'impact de l'ensemble des facteurs environnementaux, et ce à l'échelle des communautés phytoplanctoniques, à court et long terme.

3.5.1 Références :

- Andersen, R. A. et Kawachi, M. (2005). Traditional microalgae isolation techniques Dans R. A. Andersen (dir.), *Algal culturing techniques* (chap. 6, p. 83 100).
- Baxter, L. R., Brain, R. A., Lissemore, L., Solomon, K. R., Hanson, M. L. et Prosser, R. S. (2016). Influence of light, nutrients, and temperature on the toxicity of atrazine to the algal species Raphidocelis subcapitata: Implications for the risk assessment of herbicides. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 132, 250-259. doi: 10.1016/j.ecoenv.2016.06.022
- Bennett, A. et Bogobad, L. (1973). Complementary chromatic adaptation in a filamentous blue-green alga. *Journal of Cell Biology*, 58(2), 419-435. doi: 10.1083/jcb.58.2.419
- Bérard, A., Leboulanger, C. et Pelte, T. (1999). Tolerance of Oscillatoria limnetica Lemmermann to atrazine in natural phytoplankton populations and in pure culture: Influence of season and temperature. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 37(4), 472-479. doi: 10.1007/s002449900541
- Buschmann, C. (1995). Variation of the quenching of chlorophyll fluorescence under different intensities of the actinic light in wildtype plants of tobacco and in an aurea mutant deficient of

lightharvesting-complex. *Journal of Plant Physiology*, 145(3), 245-252. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81884-5

- Butterwick, C., Heaney, S. I. et Talling, J. F. (2005). Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology*, *50*(2), 291-300. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01317.x
- Cairns, J., Buikema, A. L., Heath, A. G. et Parker, B. C. (1978). *Effects of temperature on aquatic organism sensitivity to selected chemicals* (Bulletin 106). Blacksburg, Virginia, USA : Virginia Water Resources Research Center.
- Campbell, D., Hurry, V., Clarke, A. K., Gustafsson, P. et Öquist, G. (1998). Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *62*(3), 667-683.
- Carpenter, S. R., Fisher, S. G., Grimm, N. B. et Kitchell, J. F. (1992). Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1), 119-139. doi: 10.1146/annurev.es.23.110192.001003
- Chalifour, A., Arts, M. T., Kainz, M. J. et Juneau, P. (2014). Combined effect of temperature and bleaching herbicides on photosynthesis, pigment and fatty acid composition of Chlamydomonas reinhardtii. *European Journal of Phycology*, *49*(4), 508-515. doi: 10.1080/09670262.2014.977962
- Chalifour, A. et Juneau, P. (2011). Temperature-dependent sensitivity of growth and photosynthesis of Scenedesmus obliquus, Navicula pelliculosa and two strains of Microcystis aeruginosa to the herbicide atrazine. *Aquatic Toxicology*, *103*(1-2), 9-17. doi: 10.1016/j.aquatox.2011.01.016
- Davis, T. W., Berry, D. L., Boyer, G. L. et Gobler, C. J. (2009). The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of Microcystis during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*, 8(5), 715-725. doi: 10.1016/j.hal.2009.02.004
- Deblois, C. P., Dufresne, K. et Juneau, P. (2013). Response to variable light intensity in photoacclimated algae and cyanobacteria exposed to atrazine. *Aquatic Toxicology*, *126*, 77-84. doi: 10.1016/j.aquatox.2012.09.005

Dubinsky, Z., Falkowski, P. G. et Wyman, K. (1986). Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant and Cell Physiology*, *27*(7), 1335-1349. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077232

Falkowski, P. G. et Raven, J. A. (2013). Aquatic photosynthesis Princeton University Press.

- Genty, B., Briantais, J. M. et Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects, 990*(1), 87-92. doi: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9
- Gill, R. L., Collins, S., Argyle, P. A., Larsson, M. E., Fleck, R. et Doblin, M. A. (2022). Predictability of thermal fluctuations influences functional traits of a cosmopolitan marine diatom. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1973), 20212581. doi: 10.1098/rspb.2021.2581
- Giroux, I. (2022). Présence de pesticides dans l'eau au Québec : Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya 2018 à 2020
- Gomes, M. P. et Juneau, P. (2017). Temperature and light modulation of herbicide toxicity on algal and cyanobacterial physiology. *Frontiers in Environmental Science*, *5*(50). doi: 10.3389/fenvs.2017.00050
- González-Barreiro, Ó., Rioboo, C., Cid, A. et Herrero, C. (2004). Atrazine-Induced Chlorosis in Synechococcus elongatus Cells. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, *46*(3), 301-307. doi: 10.1007/s00244-003-2149-z
- Graymore, M., Stagnitti, F. et Allinson, G. (2001). Impacts of atrazine in aquatic ecosystems. *Environment International*, 26(7-8), 483-495. doi: 10.1016/S0160-4120(01)00031-9
- Halsey, K. H. et Jones, B. M. (2015). Phytoplankton strategies for photosynthetic energy allocation. *Annual Review of Marine Science*, 7, 265-297. doi: 10.1146/annurev-marine-010814-015813
- Herzig, R. et Dubinsky, Z. (1992). Photoacclimation, photosynthesis, and growth in phytoplankton. *Israel Journal of Botany*, 41(4-6), 199-212. doi: 10.1080/0021213X.1992.10677227

- Hixson, S. M. et Arts, M. T. (2016). Climate warming is predicted to reduce omega 3, long chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton. *Global Change Biology*, *22*(8), 2744-2755. doi: 10.1111/gcb.13295
- Houghton, J. (2005). Global warming. *Reports on Progress in Physics*, *68*(6), 1343-1403. doi: 10.1088/0034-4885/68/6/r02
- Huner, N., Öquist, G. et Sarhan, F. (1998). Energy balance and acclimation to light and cold. *Trends in plant science*, *3*(6), 224-230. doi: 10.1016/S1360-1385(98)01248-5

IPCC. (2018). Special report on global warming of 1.5°C. Intergovernmental Panel On Climate Change.

- Jansen, M. A. K., Depka, B., Trebst, A. et Edelman, M. (1993). Engagement of specific sites in the plastoquinone niche regulates degradation of the D1 protein in photosystem II. *Journal of Biological Chemistry*, *268*(28), 21246-21252. doi: 10.1016/S0021-9258(19)36917-0
- Jones, R. J. et Kerswell, A. P. (2003). Phytotoxicity of photosystem II (PSII) herbicides to coral. *Marine Ecology Progress Series*, 261, 149-159. doi: 10.3354/meps261149
- Juneau, P., Green, B. R. et Harrison, P. J. (2005). Simulation of Pulse-Amplitude-Modulated (PAM) fluorescence: Limitations of some PAM-parameters in studying environmental stress effects. *Photosynthetica*, *43*(1), 75-83. doi: 10.1007/s11099-005-5083-7
- Jursinic, P. et Stemler, A. (1983). Changes in [14C] atrazine binding associated with the oxidation-reduction state of the secondary quinone acceptor of photosystem II. *Plant physiology*, *73*(3), 703-708. doi: 10.1104/pp.73.3.703
- Kitajima, M. et Butler, W. L. (1975). Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 376(1), 105-115. doi: 10.1016/0005-2728(75)90209-1.
- Kunze, C., Gerhard, M., Jacob, M., Franke, N. A., Schröder, M. et Striebel, M. (2022). Phytoplankton Community Performance Depends on the Frequency of Temperature Fluctuations. *Frontiers in Marine Science*, 8. doi: 10.3389/fmars.2021.812902

- Larras, F., Lambert, A. S., Pesce, S., Rimet, F., Bouchez, A. et Montuelle, B. (2013). The effect of temperature and a herbicide mixture on freshwater periphytic algae. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *98*, 162-170. doi: 10.1016/j.ecoenv.2013.09.007
- Layden, T. J., Kremer, C. T., Brubaker, D. L., Kolk, M. A., Trout Haney, J. V., Vasseur, D. A. et Fey, S. B. (2022). Thermal acclimation influences the growth and toxin production of freshwater cyanobacteria. *Limnology and Oceanography Letters*, 7(1), 34-42. doi: 10.1002/lol2.10197
- Leboulanger, C., Rimet, F., Hème De Lacotte, M. et Bérard, A. (2001). Effects of atrazine and nicosulfuron on freshwater microalgae. *Environment International*, *26*(3), 131-135. doi: 10.1016/S0160-4120(00)00100-8
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes [Article]. Dans *Methods in Enzymology* (vol. 148, p. 350-382).
- Los, D. A. et Murata, N. (2004). Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes, 1666(1-2), 142-157. doi: 10.1016/j.bbamem.2004.08.002
- MacIntyre, H. L., Kana, T. M., Anning, T. et Geider, R. J. (2002). Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, *38*(1), 17-38. doi: 10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x
- Maxwell, D. P., Falk, S., Trick, C. G. et Huner, N. P. (1994). Growth at low temperature mimics high-light acclimation in Chlorella vulgaris. *Plant Physiology*, *105*(2), 535-543. doi: 10.1104/pp.105.2.535

MDDELCC. (2017). Atlas interactif de la qualité des eaux et des écosystèmes aquatiques. Récupéré

- Mi, H., Endo, T., Schreiber, U., Ogawa, T. et Asada, K. (1992). Electron donation from cyclic and respiratory flows to the photosynthetic intersystem chain is mediated by pyridine nucleotide dehydrogenase in the cyanobacterium Synechocystis PCC 6803. *Plant and Cell Physiology*, 33(8), 1233-1237. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078378
- Montiel-León, J. M., Munoz, G., Vo Duy, S., Do, D. T., Vaudreuil, M. A., Goeury, K., . . . Sauvé, S. (2019). Widespread occurrence and spatial distribution of glyphosate, atrazine, and neonicotinoids

pesticides in the St. Lawrence and tributary rivers. *Environmental Pollution, 250,* 29-39. doi: 10.1016/j.envpol.2019.03.125

- Moro, I., La Rocca, N. et Rascio, N. (2016). Photosynthetic apparatus in cyanobacteria and microalgae. Dans *Handbook of Photosynthesis, Third Edition* (p. 349-367).
- Negri, A. P., Flores, F., Röthig, T. et Uthicke, S. (2011). Herbicides increase the vulnerability of corals to rising sea surface temperature. *Limnology and Oceanography*, *56*(2), 471-485. doi: 10.4319/lo.2011.56.2.0471
- Pannard, A., Le Rouzic, B. et Binet, F. (2009). Response of phytoplankton community to low-dose atrazine exposure combined with phosphorus fluctuations. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, *57*(1), 50-59. doi: 10.1007/s00244-008-9245-z
- Perez, L. B. et Brown, P. J. (2014). The role of ROS signaling in cross-tolerance: From model to crop. *Frontiers in Plant Science*, 5(754), 1-6. doi: 10.3389/fpls.2014.00754
- Pinchasov, Y., Porat, R., Zur, B. et Dubinsky, Z. (2007). Photoacoustics: a novel tool for the determination of photosynthetic energy storage efficiency in phytoplankton. *Hydrobiologia*, *579*(1), 251-256. doi: 10.1007/s10750-006-0408-5
- Plumley, G. F. et Donald, D. E. (1980). The effects of a photosynthesis inhibitor atrazine, on salt marsh edaphic algae, in culture, microecosystems, and in the field. *Estuaries*, *3*(4), 271-277. doi: 10.2307/1352082
- Ramakrishnan, B., Megharaj, M., Venkateswarlu, K., Naidu, R. et Sethunathan, N. (2010). The impacts of environmental pollutants on microalgae and cyanobacteria. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 40(8), 699-821. doi: 10.1080/10643380802471068
- Raven, J. A. et Geider, R. J. (1988). Temperature and algal growth. *New Phytologist*, *110*(4), 441-461. doi: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb00282.x

Reynolds, C. S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton Cambridge University Press.

Reynolds, C. S. (2006). The ecology of phytoplankton. doi: 10.1017/CBO9780511542145

- Rhee, G. Y. et Gotham, I. J. (1981). The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, *26*(4), 635-648. doi: 10.4319/lo.1981.26.4.0635
- Rondeau Genesse, G. (2019). Impacts actuels et appréhendés pour 2050 des fleurs d'eau de cyanobactéries et de cyanotoxines sur différents organismes fauniques de la Baie Missisquoi et de la Réserve écologique de la rivière-aux-Brochets. Ouranos. Récupéré de https://www.ouranos.ca/wp-content/uploads/FicheJuneau2019_FR.pdf
- Seguin, F., Leboulanger, C., Rimet, F., Druart, J. C. et Bérard, A. (2001). Effects of atrazine and nicosulfuron on phytoplankton in systems of increasing complexity. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 40(2), 198-208. doi: 10.1007/s002440010164
- Sobrino, C. et Neale, P. J. (2007). Short-term and long-term effects of temperature on photosynthesis in the diatom Thalassiosira pseudonana under UVR exposure. *Journal of Phycology*, *43*(3), 426-436. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00344.x
- Suzuki, N. et Mittler, R. (2006). Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. *Physiologia Plantarum*, *126*(1), 45-51. doi: 10.1111/j.0031-9317.2005.00582.x

syngenta. (2015). Safety Data sheet AATREX [®] 4L. Syngenta Crop Protection, LLC.

- Syngenta. (2022). *Herbicide AAtrex Liquidi 480*. Récupéré de <u>https://www.syngenta.ca/Productsdetail/AAtrex-Liquid-480</u>
- Tang, J., Hoagland, K. D. et Siegfried, B. D. (1998). Uptake and bioconcentration of atrazine by selected freshwater algae. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17(6), 1085-1090. doi: 10.1002/etc.5620170614
- Tseng, M., Bernhardt, J. R. et Chila, A. E. (2019). Species interactions mediate thermal evolution. *Evolutionary Applications*, 12(7), 1463-1474. doi: 10.1111/eva.12805
- Vermaas, W. (2001). Photosynthesis and respiration in cyanobacteria. *Els*, 1-7. doi: 10.1038/npg.els.0001670

- Vona, V., Di Martino Rigano, V., Lobosco, O., Carfagna, S., Esposito, S. et Rigano, C. (2004). Temperature responses of growth, photosynthesis, respiration and NADH: nitrate reductase in cryophilic and mesophilic algae. *New Phytologist*, *163*(2), 325-331. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01098.x
- Wang, X., Fu, F., Qu, P., Kling, J., Jiang, H., Gao, Y. et Hutchins, D. A. (2019). How will the key marine calcifier Emiliania huxleyi respond to a warmer and more thermally variable ocean? *Biogeosciences*, 16(22), 4393-4409. doi: 10.5194/bg-16-4393-2019
- You, J., Mallery, K., Hong, J. et Hondzo, M. (2018). Temperature effects on growth and buoyancy of Microcystis aeruginosa. *Journal of Plankton Research*, 40(1), 16-28. doi: 10.1093/plankt/fbx059
- Zhang, M., Guan, Y., Qin, B. et Wang, X. (2019). Responses of phytoplankton species to diel temperature fluctuation patterns. *Phycological Research*, *67*(3), 184-191. doi: 10.1111/pre.12369
- Zheng, S., Zou, S., Feng, T., Sun, S., Guo, X., He, M., ... Wang, Q. (2022). Low temperature combined with high inoculum density improves alpha-linolenic acid production and biochemical characteristics of Chlamydomonas reinhardtii. *Bioresource Technology*, 348, 126746. doi: 10.1016/j.biortech.2022.126746

CONCLUSION

L'objectif de cette recherche était de comprendre l'impact d'une variation de température sur la photosynthèse de trois espèces de phytoplancton selon différentes conditions de contamination à l'atrazine. Dans un premier temps, le chapitre 2 de ce mémoire présente l'évolution de l'efficacité photosynthétique des trois espèces phytoplanctoniques après leur exposition à plusieurs scénarios dans un environnement dépourvu de contamination. Les changements climatiques entrainent la modification du profil de température environnementale et accentuent l'intensité de ses variations. Ce sont des faits, que les études actuelles ne prennent pas en considération. Cette étude avait pour objectif de déterminer l'impact d'une variation plus ou moins intense de la température sur la photosynthèse du phytoplancton et de le comparer avec une température constante. Il en ressort que la réponse photosynthétique des espèces dépend avant tout de leur intervalle de tolérance à la température. En dehors de cette niche thermique, la température constitue un stress et les individus vont subir des dommages cellulaires, pouvant altérer leur système photosynthétique. Les deux espèces de cyanobactéries Microcystis aeruginosa et Dolichospermum flos-aquae sont moins tolérantes à une diminution de la température que l'espère de microalgue Chlamydomonas globosa. À l'inverse, une augmentation de la température tend à être favorable pour les deux cyanobactéries, tandis que C. globosa maintien son efficacité photosynthétique. Les trois espèces ne montrent donc aucune préférence entre une augmentation progressive de la température ou bien une température haute constante. En revanche lorsque la température diminue de 10°C, ce qui représente un stress pour M. aeruginosa et D. flos-aguae, une variation progressive de 20°C à 10°C permet à M. aeruginosa de mieux tolérer cette diminution de la température par rapport à une température de 10°C constante. D. flos-aquae, quant à elle, tolère aussi bien les températures constantes que les diminutions progressives. De ce fait, D. flos-aquae présente un avantage par rapport à M. aeruginosa concernant les changements de température, tout comme C. *globosa* qui a une bonne tolérance photosynthétique face aux variations de température, et ce quelle que soit leur intensité. Ces différences de tolérances sont avant tout liées à l'individualité de chaque espèce ainsi qu'à l'influence de la température sur : la fluidité membranaire, l'activité enzymatique ou encore le transport d'électrons. Cependant, après 72 heures de traitement, M. aeruginosa, D. flos-aquae et C. globosa ont su garder un taux photosynthétique suffisant pour leur survie. Il est possible qu'un temps plus long accroisse le phénomène de stress et vienne impacter plus drastiquement la survie des trois espèces.

Dans un deuxième temps, le chapitre 3 présente l'évolution de l'efficacité photosynthétique des trois mêmes espèces suivant différents scénarios de température et de contamination à l'atrazine. La température et la contamination aux herbicides sont deux facteurs environnementaux impactant la survie du phytoplancton. Les changements climatiques amènent une modification importante du spectre d'action de ces deux facteurs, il est donc important de comprendre leur interaction. Après 72 heures de traitement, il en ressort que le taux de croissance des trois espèces n'a pas été impacté ce qui signifie que chacune d'elles a su mettre en place des mécanismes de défense leur permettant de garantir leur survie. Cependant, comme pour le chapitre précédent de ce mémoire, le temps de traitement est très court et il est possible que l'interaction des deux stress environnementaux ait un impact plus marqué sur une durée plus longue. L'efficacité photosynthétique a quant à elle été impactée par la combinaison d'une contamination à l'atrazine et d'une variation de température. Pour les deux espèces de cyanobactérie, lorsque chacun des facteurs constituent un stress, leur combinaison accentue l'effet négatif. À l'inverse, lorsque la température est favorable, elle peut tendre à limiter l'action de l'AAtrex. Finalement, l'impact d'une contamination à l'atrazine ne dépend pas de l'intensité de la variation de la température, mais essentiellement de sa moyenne sur le temps de traitement. Les espèces phytoplanctoniques sont en mesure de mettre en place une panoplie de mécanismes de défense pour pallier les effets délétères que peuvent avoir la température et l'atrazine. Cependant, l'interaction des deux peut mener les individus à des situations métaboliques complexes entravant les mécanismes physiologiques tels que la photosynthèse.

L'impact d'une variation de température est très peu étudié, cependant cette problématique se situe au cœur des questionnements écologiques actuels. Il est important de les considérer et d'étudier l'entièreté des mécanismes physiologiques du phytoplancton pour approfondir nos connaissances en la matière. Nous avons étudié des espèces isolées en monocultures, il est envisageable que leur réponse soit modifiée si ces mêmes espèces se retrouvent en communautés. De plus, nous n'avons tenu compte que de la variation de la température et de la contamination à l'atrazine, cependant d'autres facteurs peuvent jouer un rôle tels que la luminosité ou bien la disponibilité en nutriment. Cette étude ne constitue que les prémisses et doit être approfondie en prenant en considération la réalité environnementale.

ANNEXE A

ENSEMBLE DES RÉSULTATS OBTENUS DANS LE CADRE DU CHAPITRE 2

Tableau A.1: Rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, quenching photochimique relatif (qP_{rel}), quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae*, exposées à cinq scénarios de températures constantes pendant 72 h. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans ce cas-ci le scénario 1 (20°C).

	GROUPE 1												
Espèces	Paramètres	Scénario 1 (20°C)	Scénario 4 (25°C)	Scénario 7 (30°C)	Scénario 10 (15°C)	Scénario 13 (10°C)							
M. aeruginosa	Фм	0,340 (0,021)	0,290 (0,013) ^a	0,287 (0,006) ^a	0,391 (0,010) ^a	0,374 (0,057) ^a							
	ф'м	0,282 (0,019)	0,261 (0,012)	0,268 (0,003)	0,241 (0,006) ^a	0,189 (0,003) ^a							
	qP _{rel}	0,501 (0,086)	0,506 (0,050)	0,444 (0,009)	0,414 (0,058)	0,352 (0,039)							
	qN _{rel}	0,277 (0,126)	0,156 (0,027)	0,243 (0,020)	0,344 (0,054)	0,096 (0,120) ^a							
		0,222 (0,047)	0,338 (0,047) ^a	0,313 (0,020) ^a	0,243 (0,004)	0,584 (0,091) ^a							
C. globosa	фм	0,648 (0,010)	0,633 (0,017)	0,636 (0,008)	0,677 (0,004) ^a	0,685 (0,008) ^a							
	ф'м	0,530 (0,026)	0,491 (0,027)	0,489 (0,028)	0,611 (0,007) ^a	0,564 (0,008)							
	qP _{rel}	0,636 (0,100)	0,565 (0,075)	0,556 (0,055)	0,801 (0,038) ^a	0,584 (0,032)							
	qN _{rel}	0,110 (0,085)	0,107 (0,048)	0,140 (0,038)	0,089 (0,044)	0,228 (0,049)							
		0,254 (0,073)	0,328 (0,038)	0,305 (0,073)	0,111 (0,012) ^a	0,188 (0,017)							
D. flos-aquae	фм	0,281 (0,061)	0,297 (0,010)	0,365 (0,024)	0,197 (0,025) ^a	0,283 (0,055)							
	ф' м	0,198 (0,033)	0,206 (0,006)	0,209 (0,019)	0,159 (0,012)	0,145 (0,011) ^a							
	qP _{rel}	0,550 (0,142)	0,502 (0,010)	0,433 (0,041)	0,502 (0,034)	0,263 (0,057)							
	qN _{rel}	0,137 (0,058)	0,043 (0,029)	0,125 (0,017)	0,213 (0,012)	0,142 (0,071)							
	UQF _{rel}	0,319 (0,174)	0,456 (0,030)	0,442 (0,027)	0,286 (0,045)	0,596 (0,038)							

Tableau A.2 : Rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, quenching photochimique relatif (qP_{rel}), quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et dissipation relative de l'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante à 20°C et deux scénarios de variations nycthémérales pendant 72 h. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type, correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans ce cas-ci le scénario 1 (20°C).

GROUPE 2											
Espèces	Paramètres	Scénario 1 (20°C)	Scénario 2 (18,5°C)	Scénario 3 (17,5°C)							
M. aeruginosa	Фм	0,340 (0,021)	0,344 (0,012)	0,355 (0,014)							
	ф' _м	0,282 (0,019)	0,260 (0,015) ^a	0,289 (0,010)							
	qP _{rel}	0,501 (0,086)	0,361 (0,032)	0,454 (0,040)							
	qN _{rel}	0,277 (0,126)	0,464 (0,048)	0,339 (0,068)							
		0,222 (0,047)	0,175 (0,017)	0,207 (0,036)							
C. globosa	Фм	0,648 (0,010)	0,659 (0,016)	0,677 (0,013) ⁱ							
	ф'м	0,530 (0,026)	0,569 (0,025) ^ª	0,562 (0,019)							
	qP _{rel}	0,636 (0,100)	0,805 (0,109) ^a	0,639 (0,068)							
	qN _{rel}	0,110 (0,085)	0,076 (0,118)	0,133 (0,045)							
		0,254 (0,073)	0,145 (0,028) ^a	0,228 (0,041)							
D. flos-aquae	Фм	0,281 (0,061)	0,330 (0,049)	0,283 (0,047)							
	ф'м	0,198 (0,033)	0,207 (0,042)	0,201 (0,028)							
	qP _{rel}	0,550 (0,142)	0,432 (0,102)	0,386 (0,032)							
	qN _{rel}	0,137 (0,058)	0,108 (0,032)	0,203 (0,040)							
		0,319 (0,174)	0,461 (0,083)	0,410 (0,053)							

Tableau A.3 : Rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, quenching photochimique relatif (qP_{rel}), quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et dissipation relative d'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à deux scénarios d'augmentations brusques de 5°C et 10°C et quatre scénarios d'augmentations progressives de 5°C et 10°C, pendant 72 h. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans les cas ci-dessus le scénario 4 (25°C) pour le groupe 3 et le scénario 7 (30°C) pour le groupe 4.

			GROUPE 3			GROUPE 4	
Espèces	Paramètres	Scénario 4 (25°C)	Scénario 5 (22,5°C)	Scénario 6 (21,3°C)	Scénario 7 (30°C)	Scénario 8 (25°C)	Scénario 9 (20,83°C)
M. aeruginosa	фм	0,290 (0,013)	0,316 (0,014)	0,320 (0,006)	0,287 (0,006)	0,308 (0,002) ^ª	0,327 (0,014) ^ª
	ф'м	0,261 (0,012)	0,281 (0,011)	0,274 (0,012)	0,268 <mark>(</mark> 0,003)	0,287 (0,010)	0,285 (0,011)
	qP _{rel}	0,506 (0,050)	0,503 <mark>(</mark> 0,038)	0,506 <mark>(</mark> 0,076)	0,444 (0,009)	0,475 (0,046)	0,447 (0,014)
	qN _{rel}	0,156 (0,027)	0,226 <mark>(</mark> 0,032)	0,195 <mark>(</mark> 0,050)	0,243 <mark>(</mark> 0,020)	0,233 (0,035)	0,325 (0,041)
	UQF _{rel}	0,338 (0,047)	0,272 (0,022)	0,299 <mark>(</mark> 0,027)	0,313 <mark>(</mark> 0,020)	0,292 (0,011)	0,228 (0,034)
C. globosa	фм	0,633 (0,017)	0,641 (0,011)	0,633 (0,022)	0,636 (0,008)	0,630 (0,025)	0,641 (0,008)
	ф'м	0,491 (0,027)	0,536 <mark>(</mark> 0,006)	0,539 <mark>(</mark> 0,030)	0,489 <mark>(</mark> 0,028)	0,522 (0,014)	0,537 (0,010)
	qP _{rel}	0,565 (0,075)	0,614 (0,075)	0,669 <mark>(</mark> 0,032)	0,556 <mark>(</mark> 0,055)	0,596 (0,004)	0,566 (0,047)
	qN _{rel}	0,107 (0,048)	0,122 <mark>(</mark> 0,077)	0,055 (0,028)	0,140 <mark>(</mark> 0,038)	0,153 (0,043)	0,204 (0,016)
	UQF _{rel}	0,328 (0,038)	0,306 <mark>(</mark> 0,016)	0,276 <mark>(</mark> 0,040)	0,305 <mark>(</mark> 0,073)	0,251 (0,047)	0,230 (0,032)
D. flos-aquae	фм	0,297 (0,010)	0,287 (0,011)	0,290 <mark>(</mark> 0,027)	0,197 (0,025)	0,272 (0,008)	0,276 (0,028)
	ф'м	0,206 (0,006)	0,190 <mark>(</mark> 0,006)	0,184 <mark>(</mark> 0,026)	0,159 <mark>(</mark> 0,012)	0,218 (0,010)	0,201 (0,015)
	qP _{rel}	0,502 (0,010)	0,525 <mark>(</mark> 0,020)	0,494 <mark>(</mark> 0,030)	0,502 (0,034)	0,469 (0,028)	0,305 (0,196)
	q N _{rel}	0,043 (0,029)	0,045 (0,056)	0,053 <mark>(</mark> 0,017)	0,213 <mark>(</mark> 0,012)	0,204 (0,032)	0,228 (0,123)
		0,456 (0,030)	0,445 (0,029)	0,470 (0,061)	0,286 (0,045)	0,328 (0,019)	0,405 (0,083)

Tableau A.4 : Rendements photochimiques maximal (Φ_M) et opérationnel (Φ'_M) du PSII, quenching photochimique relatif (qP_{rel}), quenching non photochimique relatif (qN_{rel}) et dissipation relative d'énergie sous forme de fluorescence (UQF_{rel}) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa* et *Dolichospermum flos-aquae* exposées à deux scénarios de diminution brusque de la température de 5°C et 10°C et quatre scénarios de diminutions progressives de 5°C et 10°C pendant 72 h. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type correspond à une différence significative avec le traitement témoin, dans les cas ci-dessus le scénario 10 (15°C) pour le groupe 5 et le scénario 13 (10°C) pour le groupe 6.

			GROUPE 5			GROUPE 6	
Espèces	Paramètres	Scénario 10 (15°C)	Scénario 11 (17,5°C)	Scénario 12 (16°C)	Scénario 13 (10℃)	Scénario 14 (15°C)	Scénario 15 (12,5°C)
M. aeruginosa	фм	0,391 (0,010)	0,348 (0,014) ^a	0,356 (0,015) ^a	0,374 (0,057)	0,414 (0,057) ^a	0,348 (0,008)
	ф'м	0,241 (0,006)	0,247 (0,006)	0,233 (0,008)	0,189 (0,003)	0,265 (0,005) ^a	0,255 (0,016) ^a
	qP _{rel}	0,414 (0,058)	0,390 (0,065)	0,397 (0,022)	0,352 (0,039)	0,476 (0,033)	0,500 (0,075) ^a
	qN _{rel}	0,344 (0,054)	0,402 (0,058)	0,306 (0,028)	0,096 (0,120)	0,216 (0,039)	0,066 (0,033)
		0,243 (0,004)	0,208 (0,008)	0,296 (0,027)	0,584 (0,091)	0,308 (0,017) ^a	0,434 (0,042) ^a
C. globosa	фм	0,677 (0,004)	0,650 (0,026)	0,645 (0,002) ^a	0,685 (0,008)	0,687 (0,011)	0,680 (0,008)
	ф'м	0,611 (0,007)	0,560 (0,030)	0,568 (0,015)	0,564 (0,008)	0,554 (0,025)	0,526 (0,003)
	qP _{rel}	0,801 (0,038)	0,765 (0,129)	0,752 (0,085)	0,584 (0,032)	0,636 (0,033)	0,428 (0,029) ^a
	qN _{rel}	0,089 (0,044)	0,119 <mark>(</mark> 0,079)	0,100 (0,109)	0,228 (0,049)	0,186 <mark>(</mark> 0,028)	0,192 (0,005)
		0,111 (0,012)	0,116 <mark>(</mark> 0,051)	0,148 (0,029)	0,188 (0,017)	0,178 <mark>(</mark> 0,050)	0,379 (0,025) ^a
D. flos-aqua e	фм	0,365 (0,024)	0,372 (0,028)	0,378 (0,033)	0,283 (0,055)	0,242 (0,012)	0,231 (0,017)
	ф'м	0,209 (0,019)	0,231 (0,020)	0,228 (0,027)	0,145 (0,011)	0,161 (0,012) ^a	0,135 (0,012)
	qP _{rel}	0,433 (0,041)	0,457 (0,027)	0,455 (0,062)	0,263 (0,057)	0,363 (0,042)	0,210 (0,063)
	qN _{rel}	0,125 (0,017)	0,106 <mark>(</mark> 0,034)	0,056 (0,060)	0,142 (0,071)	0,062 (0,050)	0,070 (0,037)
		0,442 (0,027)	0,437 (0,049)	0,508 (0,054)	0,596 (0,038)	0,574 (0,089)	0,744 (0,016)ª

ANNEXE B

ENSEMBLE DES RÉSULTATS OBTENUS DANS LE CADRE DU CHAPITRE 3

Tableau B.1: Paramètres photosynthétiques: qPrel, qNrel et UQFrel et concentration en pigments photosynthétiques (μ g/cellule) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa et Dolichospermum flos-aquae* exposées à trois scénarios de températures constantes (10°C, 20°C et 30°C) et à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 μ g/L; 10 μ g/L et 25 μ g/L) pendant 72 heures. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480, n.s signifie qu'il y a une interaction non significative entre la température et le pesticide AAtrex 480 tandis qu'une ** signifie qu'il y a une interaction significative.

						G	ROUPE 1							
			Scénario	o 1 (20°C)			Scénario	3 (30°C)		Scénario 6 (10°C)				
Espèces	Paramètres	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Interaction Température* Aatrex
M. aeruginosa	qP _{rel}	0,302 (0,175)	0,390 (0,113)	0,306 (0,125)	0,154 (0,125)	0,443 (0,056)	0,0540 (0,009)	0,0398 (0,062)	0,247 (0,078) ^a	0,342 (0,049)	0,375 (0,028)	0,299 (0,063)	0,213 (0,059)	n.s
	qN _{rel}	0,324 (0,176)	0,189 (0,097)	0,244 (0,133)	0,242 (0,135)	0,317 (0,151)	0,185 (0,020)	0,185 (0,058)	0,128 (0,061)	0,269 (0,030)	0,142 (0,047)	0,116 (0,083)	0,554 (0,100)	n.s
	UQF _{rel}	0,469 (0,094)	0,457 (0,101)	0,530 (0,164)	0,619 (0,141)	0,293 (0,082)	0,275 (0,012)	0,416 (0,004) ^a	0,625 (0,038) ^a	0,350 (0,089)	0,472 (0,088)	0,585 (0,042)	0,249 (0,175)	n.s
	Phycobilines	0,208 (0,101)	0,270 (0,061)	0,242 (0,120)	0,148 (0,044)	0,192 (0,068)	0,247 (0,052)	0,319 (0,172)	0,163 (0,104)	0,281 (0,101)	0,277 (0,051)	0,263 (0,096)	0,266 (0,105)	n.s
	Chlorophylle a	0,537 (0,132)	0,191 (0,097) ^a	0,374 (0,127) ^a	0,187 (0,091) ^a	0,544 (0,108)	0,854 (0,172) ^t	1,266 (0,558) ^t	1,204 (0,743) ^t	0,152 (0,051) ^t	0,246 (0,034)	0,344 (0,069)	0,184 (0,072)	n.s
C. globosa	qP _{rel}	0,635 (0,098)	0,626 (0,057)	0,570 (0,150)	0,537 (0,099)	0,673 (0,032)	0,669 (0,149)	0,658 (0,115)	0,481 (0,058)	0,630 (0,062)	0,601 (0,051)	0,595 (0,050)	0,526 (0,013)	n.s
	qN _{rel}	0,131 (0,085)	0,106 (0,067)	0,090 (0,070)	0,108 (0,129)	0,098 (0,059)	0,064 (0,053)	0,027 (0,037)	0,092 (0,037)	0,173 (0,052)	0,187 (0,071)	0,148 (0,052)	0,136 (0,055)	n.s
	UQF _{rel}	0,234 (0,115)	0,267 (0,058)	0,341 (0,145)	0,355 (0,093)	0,229 (0,065)	0,267 (0,102)	0,199 (0,124)	0,351 (0,080)	0,196 (0,027)	0,211 (0,040)	0,258 (0,037)	0,339 (0,058)	n.s
	Chlorophylle a	1,905 (0,806)	1,513(0,586)	1,237 (0,792)	1,097 (0,997)	0,828 (0,451)	0,409 (0,327)	0,373 (0,466)	0,902 (0,478)	0,682 (0,240)	0,720 (0,182)	0,527 (0,120)	0,477 (0,027)	n.s
D. flos-aquae	qP _{rel}	0,537 (0,282)	0,546 (0,152)	0,334 (0,193)	0,304 (0,243)	0,502 (0,034)	0,412 (0,058)	0,243 (0,050)	0,301 (0,038)	0,289 (0,072)	0,203 (0,052)	0,065 (0,054)	0,279 (0,123)	**
	qN _{rel}	0,244 (0,160)	0,168 (0,073)	0,219 (0,086)	0,204 (0,109)	0,213 (0,012)	0,228 (0,033)	0,278 (0,053)	0,187 (0,012)	0,115 (0,102)	0,101 (0,059)	0,169 (0,031)	0,022 (0,001)	**
	UQF _{rel}	0,219 (0,193)	0,286 (0,197)	0,447 (0,219)	0,492 (0,262)	0,286 (0,045)	0,360 (0,070)	0,479 (0,060)	0,512 (0,049)	0,596 (0,038)	0,697 (0,024)	0,766 (0,053)	0,707 (0,122)	n.s
	Phycobilines	1,092 (0,212)	1,173 (0,023)	1,371 (1,011)	1,636 (0,688)	0,002 (0,001) ^t	0,002 (0,000) ^t	0,003 (0,001) ^t	0,003 (0,001) ^t	0,793 (0,008)	1,294 (0,289)	1,227 (0,212)	1,654 (0,627)	n.s
	Chlorophylle a	1,393 (0,264)	1,634 (0,557)	1,794 (0,879)	1,646 (0,449)	0,919 (0,168)	0,926 (0,149)	0,774 (0,326)	0,709 (0,150)	0,900 (0,935)	0,877 (0,329)	1,274 (0,027)	1,140 (0,185)	n.s

Tableau B.2 : Paramètres photosynthétiques : qPrel, qNrel et UQFrel et concentration en pigments photosynthétiques (μ g/cellule) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa et Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante (20°C) et à un scénario de variation nycthémérale de 5°C de la température ainsi qu'à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 μ g/L; 10 μ g/L et 25 μ g/L) pendant 72 heures. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence pour une concentration d'AAtrex 480, n.s signifie qu'il y a une interaction non significative entre la température et le pesticide AAtrex 480 tandis qu'une ** signifie qu'il y a une interaction significative

	Groupe 2												
			Scénario	1 (20°C)			Scénario 2 (moy: 17,5°C)					
Espèces	Paramètres	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 μg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Interaction Température* Aatrex			
M. aeruginosa	qP _{rel}	0,302 (0,175)	0,390 (0,113)	0,306 (0,125)	0,154 (0,125)	0,321 (0,169)	0,408 (0,109)	0,213 (0,136)	0,112 (0,096) ^a	n.s			
	qN _{rel}	0,324 (0,176)	0,189 (0,097)	0,244 (0,133)	0,242 (0,135)	0,305 (0,049)	0,191 (0,084)	0,160 (0,178)	0,239 (0,213)	n.s			
	UQF _{rel}	0,469 (0,094)	0,457 (0,101)	0,530 (0,164)	0,619 (0,141)	0,375 (0,181)	0,375 (0,216)	0,603 (0,149)	0,714 (0,164)	n.s			
	Phycobilines	0,208 (0,101)	0,270 (0,061)	0,242 (0,120)	0,148 (0,044)	0,216 (0,074)	0,344 (0,332)	0,277 (0,251)	0,251 (0,172)	n.s			
	Chlorophylle a	0,537 (0,132)	0,191 (0,097) ^a	0,374 (0,127) ^a	0,187 (0,091) ^a	0,176 (0,073)	0,241 (0,088)	0,143 (0,054)	0,206 (0,118)	n.s			
C. globosa	qP _{rel}	0,635 (0,098)	0,626 (0,057)	0,570 (0,150)	0,537 (0,099)	0,687 (0,087)	0,640 (0,064)	0,645 (0,042)	0,450 (0,132)	n.s			
	qN _{rel}	0,131 (0,085)	0,106 (0,067)	0,090 (0,070)	0,108 (0,129)	0,121 (0,051)	0,140 (0,080)	0,091 (0,052)	0,209 (0,128)	n.s			
	UQF _{rel}	0,234 (0,115)	0,267 (0,058)	0,341 (0,145)	0,355 (0,093)	0,193 (0,094)	0,220 (0,096)	0,264 (0,056)	0,342 (0,087)	n.s			
	Chlorophylle a	1,905 (0,806)	1,513(0,586)	1,237 (0,792)	1,097 (0,997)	1,606 (0,096)	1,976 (0,125)	1,506 (0,495)	1,400 (0,911)	n.s			
D. flos-aquae	qP _{rel}	0,537 (0,282)	0,546 (0,152)	0,334 (0,193)	0,304 (0,243)	0,394 (0,024)	0,372 (0,060)	0,271 (0,080)	0,141 (0,105)	n.s			
	qN _{rel}	0,244 (0,160)	0,168 (0,073)	0,219 (0,086)	0,204 (0,109)	0,240 (0,067)	0,182 (0,071)	0,102 (0,042)	0,090 (0,064)	n.s			
	UQF _{rel}	0,219 (0,193)	0,286 (0,197)	0,447 (0,219)	0,492 (0,262)	0,366 (0,088)	0,446 (0,118)	0,627 (0,103)	0,769 (0,066)	n.s			
	Phycobilines	1,092 (0,212)	1,173 (0,023)	1,371 (1,011)	1,636 (0,688)	1,633 (0,710)	1,906 (0,545)	1,665 (0,514)	1,601 (0,469)	n.s			
	Chlorophylle a	1,393 (0,264)	1,634 (0,557)	1,794 (0,879)	1,646 (0,449)	1,322 (0,262)	1,849 (0,321)	1,600 (0,357)	1,255 (0,265)	n.s			

Tableau B.3 : Paramètres photosynthétiques : qPrel, qNrel et UQFrel et concentration en pigments photosynthétiques (μ g/cellule) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa et Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante (30°C) et à deux scénarios d'augmentation progressive de 10°C de la température ainsi qu'à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 μ g/L; 10 μ g/L et 25 μ g/L) pendant 72 heures. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480, n.s signifie qu'il y a une interaction non significative entre la température et le pesticide AAtrex 480 tandis qu'une ** signifie qu'il y a une interaction significative

	Groupe 3													
			Scénario	o 3 (30°C)			Scénario 4	(Moy: 25°C)			Scénario 5 (Moy: 22,5°C)		
Espèces	Paramètres	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 µg/L	Atx 25 μg/L	Interaction Température* Aatrex
M. aeruginosa	qP _{rel}	0,443 (0,056)	0,0540 (0,009)	0,0398 (0,062)	0,247 (0,078)	0,483 (0,070)	0,408 (0,041)	0,381 (0,071)	0,217 (0,042)	0,429 (0,069)	0,374 (0,075)	0,378 (0,032)	0,387 (0,074)	n.s
	qN _{rel}	0,317 (0,151)	0,185 (0,020)	0,185 (0,058)	0,128 (0,061)	0,408 (0,071)	0,151 (0,012)	0,134 (0,075)	0,372 (0,136)	0,334 (0,079)	0,361 (0,198)	0,236 (0,063)	0,191 (0,099)	n.s
	UQF _{rel}	0,293 (0,082)	0,275 (0,012)	0,416 (0,004)	0,625 (0,038)	0,148 (0,067)	0,380 (0,097)	0,415 (0,062)	0,411 (0,173)	0,329 (0,187)	0,295 (0,100)	0,451 (0,123)	0,466 (0,172)	n.s
	Phycobilines	0,192 (0,068)	0,247 (0,052)	0,319 (0,172)	0,163 (0,104)	0,440 (0,169)	0,550 (0,117)	0,472 (0,118)	0,254 (0,225)	0,444 (0,151)	0,463 (0,211)	0,550 (0,034)	0,324 (0,254)	n.s
	Chlorophylle a	0,544 (0,108)	0,854 (0,172)	1,266 (0,558)	1,204 (0,743)	0,535 (0,231)	1,171 (0,231)	1,090 (0,374)	0,574 (0,134)	0,959 (0,013)	0,708 (0,079)	1,109 (0,128)	0,625 (0,265)	n.s
C. globosa	qP _{rel}	0,673 (0,032)	0,669 (0,149)	0,658 (0,115)	0,481 (0,058)	0,594 (0,176)	0,618 (0,089)	0,557 (0,114)	0,461 (0,130)	0,601 (0,109)	0,685 (0,093)	0,598 (0,062)	0,540 (0,093)	n.s
	qN _{rel}	0,098 (0,059)	0,064 (0,053)	0,027 (0,037)	0,092 (0,037)	0,090 (0,071)	0,049 (0,032)	0,073 (0,064)	0,105 (0,061)	0,119 (0,051)	0,040 (0,053)	0,060 (0,029)	0,186 (0,021)	n.s
		0,229 (0,065)	0,267 (0,102)	0,199 (0,124)	0,351 (0,080)	0,316 (0,117)	0,332 (0,057)	0,370 (0,050)	0,434 (0,147)	0,280 (0,062)	0,275 (0,049)	0,343 (0,062)	0,335(0,093)	n.s
	Chlorophylle a	0,828 (0,451)	0,409 (0,327)	0,373 (0,466)	0,902 (0,478)	1,934 (0,327)	1,753 (0,746)	1,859 (0,334)	2,289 (0,476)	0,596 (0,049)	0,293 (0,196)	1,443 (0,251)	1,787 (0,521)	n.s
D. flos-aquae	qP _{rel}	0,502 (0,034)	0,412 (0,058)	0,243 (0,050)	0,301 (0,038)	0,469 (0,028)	0,466 (0,024)	0,433 (0,012)	0,353 (0,038)	0,368 (0,179)	0,439 (0,009)	0,381 (0,027)	0,312(0,030)	n.s
	qN _{rel}	0,213 (0,012)	0,228 (0,033)	0,278 (0,053)	0,187 (0,012)	0,204 (0,032)	0,164 (0,022)	0,118 (0,013)	0,072 (0,034)	0,228 (0,123)	0,176 (0,007)	0,105 (0,090)	0,087 (0,050)	n.s
	UQF _{rel}	0,286 (0,045)	0,360 (0,070)	0,479 (0,060)	0,512 (0,049)	0,328 (0,019)	0,370 (0,023)	0,449 (0,014)	0,575 (0,020)	0,405 (0,083)	0,385 (0,009)	0,514 (0,065)	0,602 (0,051)	n.s
	Phycobilines	0,002 (0,001)	0,002 (0,000)	0,003 (0,001)	0,003 (0,001)	0,001	0,002 (0,001)	0,002	0,002 (0,001)	0,001	0,002 (0,001)	0,002 (0,001)	0,002 (0,001)	n.s
	Chlorophylle a	0,919 (0,168)	0,926 (0,149)	0,774 (0,326)	0,709 (0,150)	0,885 (0,162)	0,859 (0,343)	0,825 (0,220)	0,679 (0,137)	0,492 (0,320)	0,610 (0,288)	0,492 (0,102)	0,570 (0,149)	n.s

Tableau B.4 : Paramètres photosynthétiques : qPrel, qNrel et UQFrel et concentration en pigments photosynthétiques (μ g/cellule) pour *Microcystis aeruginosa, Chlamydomonas globosa et Dolichospermum flos-aquae* exposées à un scénario de température constante (10°C) et à deux scénarios de diminutions progressives de 10°C de la température ainsi qu'à quatre concentrations en AAtrex 480 (0 ; 1,8 μ g/L; 10 μ g/L et 25 μ g/L) pendant 72 heures. L'écart type est noté entre parenthèses et la lettre a suivant l'écart type signifie qu'il y a une différence avec le contrôle AAtrex pour un scénario de température, la lettre t signifie qu'il y a une différence significative avec le témoin température pour une concentration d'AAtrex 480, n.s signifie qu'il y a une interaction non significative entre la température et le pesticide AAtrex 480 tandis qu'une ** signifie qu'il y a une interaction significative.

							Groupe 4							
			Scénar	io 6 (10°C)			Scénario 7	' (Moy: 15°C)			Scénario 8	(Moy: 12,5°C)		
Espèces	Paramètres	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 μg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 μg/L	Atx 25 μg/L	Témoin	Atx 1,8 μg/L	Atx 10 μg/L	Atx 25 μg/L	Interaction Température*A atrex
M. aeruginosa	qP _{rel}	0,342 (0,049)	0,375 (0,028)	0,299 (0,063)	0,213 (0,059)	0,328 (0,061)	0,312 (0,072)	0,258 (0,065)	0,057 (0,008)	0,271 (0,079)	0,197 (0,130)	0,195 (0,087)	0,063 (0,036)	n.s
	qN _{rel}	0,269 (0,030)	0,142 (0,047)	0,116 (0,083)	0,554 (0,100)	0,250 (0,099)	0,102 (0,061)	0,102 (0,055)	0,119 (0,070)	0,122 (0,077)	0,128 (0,059)	0,111 (0,048)	0,201 (0,028)	n.s
	UQF _{rel}	0,350 (0,089)	0,472 (0,088)	0,585 (0,042)	0,249 (0,175)	0,422 (0,097)	0,586 (0,082)	0,641 (0,079)	0,718 (0,119)	0,608 (0,072)	0,644 (0,075)	0,634 (0,108)	0,659 (0,140)	n.s
	Phycobilines	0,281 (0,101)	0,277 (0,051)	0,263 (0,096)	0,266 (0,105)	0,321 (0,068)	0,492 (0,301)	0,461 (0,037)	0,491 (0,005)	0,231 (0,053)	0,243 (0,041)	0,149 (0,025)	0,225 (0,127)	n.s
	Chlorophylle a	0,152 (0,051)	0,246 (0,034)	0,344 (0,069)	0,184 (0,072)	0,178 (0,076)	0,202 (0,086)	0,152 (0,049)	0,217 (0,104)	0,102 (0,019)	0,199 (0,049)	0,153 (0,035)	0,147 (0,063)	n.s
C. globosa	qP _{rel}	0,630 (0,062)	0,601 (0,051)	0,595 (0,050)	0,526 (0,013)	0,620 (0,050)	0,575 (0,042)	0,619 (0,019)	0,593 (0,024)	0,532 (0,073)	0,535 (0,093)	0,594 (0,080)	0,576 (0,061)	n.s
	qN _{rel}	0,173 (0,052)	0,187 (0,071)	0,148 (0,052)	0,136 (0,055)	0,168 (0,033)	0,173 (0,088)	0,139 (0,051)	0,143 (0,094)	0,159 (0,070)	0,159 (0,044)	0,107 (0,033)	0,088 (0,029)	n.s
	UQF _{rel}	0,196 (0,027)	0,211 (0,040)	0,258 (0,037)	0,339 (0,058)	0,213 (0,065)	0,252 (0,070)	0,243 (0,032)	0,264 (0,071)	0,309 (0,025)	0,307 (0,052)	0,300 (0,059)	0,336 (0,090)	n.s
	Chlorophylle a	0,682 (0,240)	0,720 (0,182)	0,527 (0,120)	0,477 (0,027)	0,637 (0,287)	1,032 (0,584)	0,652 (0,354)	0,507 (0,333)	1,020 (0,214)	1,054 (0,286)	0,963 (0,243)	0,662 (0,347)	n.s
D. flos-aquae	qP _{rel}	0,289 (0,072)	0,203 (0,052)	0,065 (0,054)	0,279 (0,123)	0,363 (0,042)	0,325 (0,035)	0,082 (0,065)	0,078 (0,061)	0,156 (0,095)	0,162 (0,061)	0,077 (0,029)	0,322 (0,069)	n.s
	qN _{rel}	0,115 (0,102)	0,101 (0,059)	0,169 (0,031)	0,022 (0,001)	0,062 (0,050)	0,040 (0,012)	0,133 (0,063)	0,082 (0,070)	0,133 (0,076)	0,102 (0,080)	0,075 (0,013)	0,027 (0,009)	n.s
	UQF _{rel}	0,596 (0,038)	0,697 (0,024)	0,766 (0,053)	0,707 (0,122)	0,574 (0,089)	0,647 (0,020)	0,786 (0,010)	0,840 (0,084)	0,712 (0,069)	0,736 (0,022)	0,848 (0,040)	0,651 (0,068)	n.s
	Phycobilines	0,793 (0,008)	1,294 (0,289)	1,227 (0,212)	1,654 (0,627)	1,184 (0,532)	1,036 (0,464)	1,344 (0,609)	1,233 (0,474)	1,025 (0,345)	1,193 (0,452)	1,117 (0,554)	1,215 (0,481)	n.s
	Chlorophylle a	0,900 (0,935)	0,877 (0,329)	1,274 (0,027)	1,140 (0,185)	1,083 (0,443)	1,251 (0,644)	1,350 (0,556)	1,249 (0,493)	1,183 (0,390)	1,348 (0,527)	1,124 (0,525)	1,106 (0,729)	n.s

RÉFÉRENCES

- Angilletta Jr, M. J., Wilson, R. S., Navas, C. A. et James, R. S. (2003). Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(5), 234-240. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00087-9
- Apel, K. et Hirt, H. (2004) Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *: Vol. 55. Annual Review of Plant Biology* (pp. 373-399).
- Atkin, O. K. et Tjoelker, M. G. (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*, *8*(7), 343-351.
- Baker, K. G. et Geider, R. J. (2021). Phytoplankton mortality in a changing thermal seascape. *Global Change Biology*, 27(20), 5253-5261. doi: 10.1111/gcb.15772
- Baxter, L. R., Brain, R. A., Lissemore, L., Solomon, K. R., Hanson, M. L. et Prosser, R. S. (2016). Influence of light, nutrients, and temperature on the toxicity of atrazine to the algal species Raphidocelis subcapitata: Implications for the risk assessment of herbicides. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 132, 250-259. doi: 10.1016/j.ecoenv.2016.06.022
- Beardall, J., Allen, D., Bragg, J., Finkel, Z. V., Flynn, K. J., Quigg, A., . . . Raven, J. A. (2009). Allometry and stoichiometry of unicellular, colonial and multicellular phytoplankton. *New Phytologist*, 181, 295-309. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02660.x
- Bérard, A., Leboulanger, C. et Pelte, T. (1999). Tolerance of Oscillatoria limnetica Lemmermann to atrazine in natural phytoplankton populations and in pure culture: Influence of season and temperature. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 37(4), 472-479. doi: 10.1007/s002449900541
- Buschmann, C. (1995). Variation of the quenching of chlorophyll fluorescence under different intensities of the actinic light in wildtype plants of tobacco and in an aurea mutant deficient of lightharvesting-complex. *Journal of Plant Physiology*, *145*(3), 245-252. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81884-5

- Campbell, D., Hurry, V., Clarke, A. K., Gustafsson, P. et Öquist, G. (1998). Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *62*(3), 667-683.
- Chalifour, A., Arts, M. T., Kainz, M. J. et Juneau, P. (2014). Combined effect of temperature and bleaching herbicides on photosynthesis, pigment and fatty acid composition of Chlamydomonas reinhardtii. *European Journal of Phycology*, *49*(4), 508-515. doi: 10.1080/09670262.2014.977962
- Chalifour, A. et Juneau, P. (2011). Temperature-dependent sensitivity of growth and photosynthesis of Scenedesmus obliquus, Navicula pelliculosa and two strains of Microcystis aeruginosa to the herbicide atrazine. *Aquatic Toxicology*, *103*(1-2), 9-17. doi: 10.1016/j.aquatox.2011.01.016
- Chalifour, A., LeBlanc, A., Sleno, L. et Juneau, P. (2016). Sensitivity of *Scenedesmus obliquus* and *Microcystis aeruginosa* to atrazine: effects of acclimation and mixed cultures, and their removal ability. *Ecotoxicology*, *25*(10), 1822-1831. doi: 10.1007/s10646-016-1728-5
- Chorus, I. et Welker, M. (2021). *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management* Taylor & Francis. doi: 10.1201/9781003081449
- Chylek, P., Folland, C., Klett, J. D., Wang, M., Hengartner, N., Lesins, G. et Dubey, M. K. (2022). Annual mean arctic amplification 1970–2020: observed and simulated by CMIP6 climate models. *Geophysical Research Letters*, 49(13). doi: 10.1029/2022GL099371
- Cohen, J., Screen, J. A., Furtado, J. C., Barlow, M., Whittleston, D., Coumou, D., . . . Jones, J. (2014). Recent Arctic amplification and extreme mid-latitude weather. *Nature Geoscience*, 7(9), 627-637. doi: 10.1038/ngeo2234
- Collén, J. et Davison, I. R. (2001). Seasonality and thermal acclimation of reactive oxygen metabolism in Fucus vesiculosus (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, *37*(4), 474-481. doi: 10.1046/j.1529-8817.2001.037004474.x
- Da Silva, C. F. M., Torgan, L. C. et Schneck, F. (2019). Temperature and surface runoff affect the community of periphytic diatoms and have distinct effects on functional groups: evidence of a mesocosms experiment. *Hydrobiologia*, *839*(1), 37-50. doi: 10.1007/s10750-019-03992-6

- Dann, E. K., Diers, B. W. et Hammerschmidt, R. (1999). Suppression of sclerotinia stem rot of soybean by lactofen herbicide treatment. *Phytopathology*, *89*(7), 598-602. doi: 10.1094/PHYTO.1999.89.7.598
- Davis, T. W., Berry, D. L., Boyer, G. L. et Gobler, C. J. (2009). The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of Microcystis during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*, *8*(5), 715-725. doi: 10.1016/j.hal.2009.02.004
- De Souza, R. M., Seibert, D., Quesada, H. B., de Jesus Bassetti, F., Fagundes-Klen, M. R. et Bergamasco, R. (2020). Occurrence, impacts and general aspects of pesticides in surface water: A review. *Process Safety and Environmental Protection*, *135*, 22-37. doi: 10.1016/j.psep.2019.12.035
- DeLorenzo, M. E., Scott, G. I. et Ross, P. E. (2001). Toxicity of pesticides to aquatic microorganisms: A review. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 20(1), 84-98. doi: 10.1002/etc.5620200108
- Dewar, R. C., Medlyn, B. E. et McMurtrie, R. E. (1999). Acclimation of the to respiration/photosynthesis ratio to temperature insights from a model. *Global Change Biology*, *5*(5), 615-622. doi: 10.1046/j.1365-2486.1999.00253.x
- El-Sheekh, M. M., Kotkat, H. M. et Hammouda, O. H. (1994). Effect of atrazine herbicide on growth, photosynthesis, protein synthesis, and fatty acid composition in the unicellular green alga Chlorella kessleri. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *29*(3), 349-358. doi: 10.1016/0147-6513(94)90007-8
- Fairchild, J. F. (2011). Structural and functional effects of herbicides on non-target organisms in aquatic ecosystems with an emphasis on atrazine. *Herbicides and Environment, 18,* 383-404. doi: 10.5772/13451
- Falkowski, P. G., Barber, R. T. et Smetacek, V. V. (1998). Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, *281*(5374), 200-206. doi: 10.1126/science.281.5374.200

Falkowski, P. G. et Raven, J. A. (2013). Aquatic photosynthesis Princeton University Press.

FAO. (2010). Code international de conduite pour la distribution et l'utilisation des pesticides.

- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. et Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237-240. doi: 10.1126/science.281.5374.237
- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V. et Raven, J. A. (2010). Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32(1), 119-137. doi: 10.1093/plankt/fbp098
- Fischer, B. B., Pomati, F. et Eggen, R. I. L. (2013). The toxicity of chemical pollutants in dynamic natural systems: The challenge of integrating environmental factors and biological complexity. *Science of the Total Environment*, 449, 253-259. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.01.066
- Funari, E. et Testai, E. (2008). Human health risk assessment related to cyanotoxins exposure. *Critical Reviews in Toxicology*, *38*(2), 97-125. doi: 10.1080/10408440701749454
- Geider, R. J., MacIntyre, H. L. et Kana, T. M. (1997). Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, *148*, 187-200. doi: 10.3354/meps148187
- Genty, B., Briantais, J. M. et Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, *990*(1), 87-92. doi: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9
- Gill, S. S. et Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, *48*(12), 909-930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Giroux, I. (2015). Présence de pesticides dans l'eau au Québec: Protrait et tendances dans les zones de maïs et de soya 2011 à 2014
- Giroux, I. (2019). Présence de pesticides dans l'eau au Québec: Protrait et tendances dans les zones de maïs et de soya 2015 à 2017
- Giroux, I. (2022). Présence de pesticides dans l'eau au Québec : Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya 2018 à 2020

- Gomes, M. P. et Juneau, P. (2017). Temperature and light modulation of herbicide toxicity on algal and cyanobacterial physiology. *Frontiers in Environmental Science*, *5*(50). doi: 10.3389/fenvs.2017.00050
- González-Barreiro, Ó., Rioboo, C., Cid, A. et Herrero, C. (2004). Atrazine-Induced Chlorosis in Synechococcus elongatus Cells. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, *46*(3), 301-307. doi: 10.1007/s00244-003-2149-z
- Gustavson, K. et Wängberg, S. Å. (1995). Tolerance induction and succession in microalgae communities exposed to copper and atrazine. *Aquatic Toxicology*, *32*(4), 283-302. doi: 10.1016/0166-445X(95)00002-L
- Hixson, S. M. et Arts, M. T. (2016). Climate warming is predicted to reduce omega 3, long chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton. *Global Change Biology*, *22*(8), 2744-2755. doi: 10.1111/gcb.13295
- Hoffmann, A. A. et Sgrò, C. M. (2011). Climate Change and Evolutionary Adaptation. *Nature*, 470(7335), 479-485. doi: 10.1038/nature09670
- Houghton, J. (2005). Global warming. *Reports on Progress in Physics*, *68*(6), 1343-1403. doi: 10.1088/0034-4885/68/6/r02
- Huey, R. B. et Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, *19*(1), 357-366. doi: 10.1093/icb/19.1.357
- Huisman, J., Codd, G. A., Paerl, H. W., Ibelings, B. W., Verspagen, J. M. H. et Visser, P. M. (2018). Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, *16*(8), 471-483. doi: 10.1038/s41579-018-0040-1
- IFREMER. (2018). *Le Phytoplancton*. Récupéré de <u>https://wwz.ifremer.fr/lerpc/Environnement-des-</u> <u>Pertuis/Le-Phytoplancton</u>

IPCC. (2018). Special report on global warming of 1.5°C. Intergovernmental Panel On Climate Change.

- Isaksen, K., Nordli, Ø., Ivanov, B., Køltzow, M., Aaboe, S., Gjelten, H. M., . . . Benestad, R. E. (2022). Exceptional warming over the Barents area. *Scientific Reports*, *12*(1), 1-18. doi: 10.1038/s41598-022-13568-5
- Jansen, M. A. K., Depka, B., Trebst, A. et Edelman, M. (1993). Engagement of specific sites in the plastoquinone niche regulates degradation of the D1 protein in photosystem II. *Journal of Biological Chemistry*, *268*(28), 21246-21252. doi: 10.1016/S0021-9258(19)36917-0
- Jöhnk, K. D., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P. M. et Stroom, J. M. (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*, *14*(3), 495-512. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01510.x
- Juneau, P., Green, B. R. et Harrison, P. J. (2005). Simulation of Pulse-Amplitude-Modulated (PAM) fluorescence: Limitations of some PAM-parameters in studying environmental stress effects. *Photosynthetica*, *43*(1), 75-83. doi: 10.1007/s11099-005-5083-7
- Jursinic, P. et Stemler, A. (1983). Changes in [14C] atrazine binding associated with the oxidation-reduction state of the secondary quinone acceptor of photosystem II. *Plant physiology*, *73*(3), 703-708. doi: 10.1104/pp.73.3.703
- Kiørboe, T. (1993). Turbulence, Phytoplankton Cell Size, and the Structure of Pelagic Food Webs [Article]. Dans Advances in Marine Biology (vol. 29, p. 1-72).
- Kitajima, M. et Butler, W. L. (1975). Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 376(1), 105-115. doi: 10.1016/0005-2728(75)90209-1.
- Krause, G. H. et Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review* of *Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42(1), 313-349. doi: 10.1146/annurev.pp.42.060191.001525
- Larras, F., Lambert, A. S., Pesce, S., Rimet, F., Bouchez, A. et Montuelle, B. (2013). The effect of temperature and a herbicide mixture on freshwater periphytic algae. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *98*, 162-170. doi: 10.1016/j.ecoenv.2013.09.007

- Leboulanger, C., Rimet, F., Hème De Lacotte, M. et Bérard, A. (2001). Effects of atrazine and nicosulfuron on freshwater microalgae. *Environment International*, *26*(3), 131-135. doi: 10.1016/S0160-4120(00)00100-8
- Lee, R. E. (2018). Phycology. Récupéré de
- Liu, S. S., Wang, C. L., Zhang, J., Zhu, X. W. et Li, W. Y. (2013). Combined toxicity of pesticide mixtures on green algae and photobacteria. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *95*, 98-103. doi: 10.1016/j.ecoenv.2013.05.018
- Los, D. A. et Murata, N. (2004). Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes, 1666(1-2), 142-157. doi: 10.1016/j.bbamem.2004.08.002
- MAPAQ. (2002). *Qualité de l'eau en milieu agricole: L'utilisation des pesticides dans le maïs et le soya.* . Ministère de l'Agriculture, Pêcheries et Alimentation du Québec.
- Masojídek, J., Torzillo, G. et Koblízek, M. (2013). Photosynthesis in Microalgae. Dans Handbook of Microalgal Culture: Applied Phycology and Biotechnology: Second Edition (p. 21-36).
- Mattson, M. P. (2008). Hormesis defined. *Ageing Research Reviews*, 7(1), 1-7. doi: 10.1016/j.arr.2007.08.007
- Maxwell, K. et Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659-668. doi: 10.1093/jxb/51.345.659
- Mayasich, J. M., Karlander, E. P. et Terlizzi Jr, D. E. (1987). Growth responses of Nannochloris oculata Droop and Phaeodactylum tricornutum Bohlin to the herbicide atrazine as influenced by light intensity and temperature in unialgal and bialgal assemblage. *Aquatic Toxicology*, *10*(4), 187-197. doi: 10.1016/0166-445X(87)90011-7

MDDELCC. (2017). Atlas interactif de la qualité des eaux et des écosystèmes aquatiques. Récupéré

MDDELCC. (2019). Présence de pesticides dans l'eau au Québec, Portrait et tendances dans les zones de maïs et de soya – 2015 à 2017, Rivière de la Montérégie

- Mesquita, M. C. B., Prestes, A. C. C., Gomes, A. M. A. et Marinho, M. M. (2020). Direct Effects of Temperature on Growth of Different Tropical Phytoplankton Species. *Microbial Ecology*, 79(1), 1-11. doi: 10.1007/s00248-019-01384-w
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. et Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, *9*(10), 490-498. doi: 10.1016/j.tplants.2004.08.009
- Montiel-León, J. M., Munoz, G., Vo Duy, S., Do, D. T., Vaudreuil, M. A., Goeury, K., . . . Sauvé, S. (2019). Widespread occurrence and spatial distribution of glyphosate, atrazine, and neonicotinoids pesticides in the St. Lawrence and tributary rivers. *Environmental Pollution*, 250, 29-39. doi: 10.1016/j.envpol.2019.03.125
- Moro, I., La Rocca, N. et Rascio, N. (2016). Photosynthetic apparatus in cyanobacteria and microalgae. Dans *Handbook of Photosynthesis, Third Edition* (p. 349-367).
- Müller, P., Li, X. P. et Niyogi, K. K. (2001). Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant physiology*, *125*(4), 1558-1566. doi: 10.1104/pp.125.4.1558
- OBVBM. (2015). Plan directeur de l'eau du Bassin versant de la Baie Missisquoi. Organisme de Bassin Versant de la Baie Missisquoi.
- ONU. (2019). World population prospect 2019. United Nation Organization.
- Oren, A. (2014). Cyanobacteria: biology, ecology and evolution. Dans *Cyanobacteria: an economic perspective* (p. 1-20).
- Parrish, C. C. (2013). Lipids in marine ecosystems. *International Scholarly Research Notices*, 2013, 1-17. doi: 10.5402/2013/604045
- Perez, L. B. et Brown, P. J. (2014). The role of ROS signaling in cross-tolerance: From model to crop. *Frontiers in Plant Science*, 5(754), 1-6. doi: 10.3389/fpls.2014.00754

- Pesce, S., Bouchez, A. et Montuelle, B. (2011). Effects of organic herbicides on phototrophic microbial communities in freshwater ecosystems. Dans *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* (vol. 214, p. 87-124).
- Ramakrishnan, B., Megharaj, M., Venkateswarlu, K., Naidu, R. et Sethunathan, N. (2010). The impacts of environmental pollutants on microalgae and cyanobacteria. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 40(8), 699-821. doi: 10.1080/10643380802471068
- Rasconi, S., Winter, K. et Kainz, M. J. (2017). Temperature increase and fluctuation induce phytoplankton biodiversity loss – Evidence from a multi-seasonal mesocosm experiment. *Ecology and Evolution*, 7(9), 2936-2946. doi: 10.1002/ece3.2889
- Raven, J. A. et Geider, R. J. (1988). Temperature and algal growth. *New Phytologist*, *110*(4), 441-461. doi: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb00282.x
- Reichenberger, S., Bach, M., Skitschak, A. et Frede, H. G. (2007). Mitigation strategies to reduce pesticide inputs into ground- and surface water and their effectiveness; A review. *Science of the Total Environment*, 384(1-3), 1-35. doi: 10.1016/j.scitotenv.2007.04.046
- Relyea, R. A. (2009). A cocktail of contaminants: How mixtures of pesticides at low concentrations affect aquatic communities. *Oecologia*, *159*(2), 363-376. doi: 10.1007/s00442-008-1213-9

Reynolds, C. S. (1984). The ecology of freshwater phytoplankton Cambridge University Press.

Reynolds, C. S. (2006). The ecology of phytoplankton. doi: 10.1017/CBO9780511542145

- Rhee, G. Y. et Gotham, I. J. (1981). The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, *26*(4), 635-648. doi: 10.4319/lo.1981.26.4.0635
- Roach, T. et Krieger-Liszkay, A. (2014). Regulation of photosynthetic electron transport and photoinhibition. *Current Protein and Peptide Science*, *15*(4), 351-362. doi: 10.2174/1389203715666140327105143

- Roháček, K. (2002). Chlorophyll fluorescence parameters: The definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, 40(1), 13-29. doi: 10.1023/A:1020125719386
- Romay, C. H., Armesto, J., Remirez, D., González, R., Ledon, N. et Garcia, I. (1998). Antioxidant and antiinflammatory properties of C-phycocyanin from blue-green algae. *Inflammation Research*, 47(1), 36-41. doi: 10.1007/s000110050256
- Roos, J. C. et Vincent, W. F. (1998). Temperature dependence of UV radiation effects on Antarctic cyanobacteria. *Journal of Phycology*, *34*(1), 118-125. doi: 10.1046/j.1529-8817.1998.340118.x
- Sage, R. F. et Kubien, D. S. (2007). The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, *30*(9), 1086-1106. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x
- Samuel, O., Dion, S., St-Laurent, L. et April, M. H. (2012). *Indicateur de risque des pesticides du Québec IRPeQ Santé et Environnement*. Québec : ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation / ministère du Développement durable, de l'Environnement et des parcs / Institit national de santé publique du Québec.
- Santé Canada. (1993). *L'atrazine: Recommandations pour la qualité de l'eau potable au Canada.* : Gouvernement du Canada. Récupéré de <u>www.hc-sc.gc.ca/ewh-semt/pubs/water-eau/atrazine/index-fra.php</u>
- Schreiber, U., Schliwa, U. et Bilger, W. (1986). Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, *10*(1), 51-62. doi: 10.1007/BF00024185
- Seguin, F., Leboulanger, C., Rimet, F., Druart, J. C. et Bérard, A. (2001). Effects of atrazine and nicosulfuron on phytoplankton in systems of increasing complexity. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 40(2), 198-208. doi: 10.1007/s002440010164
- Seip, K. L. et Reynolds, C. S. (1995). Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season. *Limnology and Oceanography*, 40(3), 589-597. doi: 10.4319/lo.1995.40.3.0589
- Staehr, P. A. et Sand-Jensen, K. A. J. (2006). Seasonal changes in temperature and nutrient control of photosynthesis, respiration and growth of natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology*, 51(2), 249-262. doi: 10.1111/j.1365-2427.2005.01490.x

Sullivan, D. J., Vecchia, A. V., Lorenz, D. L., Gilliom, R. J. et Martin, J. D. (2009). *Trends in pesticide concentrations in Corn-Belt streams, 1996-2006*. U. S. Geological Survey.

Taiz, L. et Zeiger, E. (2010). Plant Physiology, 5th: Sinauer Associated, Inc. .

- Tiwari, S., Tiwari, S., Singh, M., Singh, A. et Prasad, S. M. (2017). Generation mechanisms of reactive oxygen species in the plant cell: An overview. Dans *Reactive Oxygen Species in Plants: Boon Or Bane Revisiting the Role of ROS* (p. 1-22).
- Tseng, M., Bernhardt, J. R. et Chila, A. E. (2019). Species interactions mediate thermal evolution. *Evolutionary Applications*, 12(7), 1463-1474. doi: 10.1111/eva.12805
- USEPA. (2006). *Decision documents for Atrazine*. United States Environmental Protection Agency.
- USEPA. (2020). *Basic informations about pesticides ingredients*. United States Environmental Protection Agency.
- Van Den Hoek, C., Mann, D. et Jahns, H. M. (1995). *Algae: an introduction to phycology* Cambridge university press.
- Vermaas, W. (2001). Photosynthesis and respiration in cyanobacteria. *Els*, 1-7. doi: 10.1038/npg.els.0001670
- Wetzel, R. G. (2001). Limnology: lake and river ecosystems Academic Press.
- Zhang, M., Guan, Y., Qin, B. et Wang, X. (2019). Responses of phytoplankton species to diel temperature fluctuation patterns. *Phycological Research*, *67*(3), 184-191. doi: 10.1111/pre.12369
- Zhang, M., Qin, B., Yu, Y., Yang, Z., Shi, X. et Kong, F. (2016). Effects of temperature fluctuation on the development of cyanobacterial dominance in spring: implication of future climate change. *Hydrobiologia*, *763*(1), 135-146. doi: 10.1007/s10750-015-2368-0