

UNIVERSITE DE LIEGE
FACULTE DES SCIENCES
LABORATOIRE D'OCEANOLOGIE

COMPETITION POUR L'AZOTE INORGANIQUE ENTRE LE
PELAGOS ET LE BENTHOS D'UN MILIEU COTIER
OLIGOTROPHE.
EFFETS SUR LA DYNAMIQUE DE L'ECOSYSTEME.

Par Gilles LEPOINT

Dissertation présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences de l'Université de Liège

Mai 2001

Remerciements

Je remercie très sincèrement le Professeur Jean-Marie Bouquegneau de m'avoir accueilli dans son laboratoire pour effectuer cette thèse, de m'avoir donné toute la liberté et de m'avoir fourni les moyens financiers, matériels et humains nécessaires à l'accomplissement d'une recherche doctorale.

Je remercie le Dr Patrick Dauby pour le temps et l'attention qu'il a bien voulu consacrer au présent travail.

Je suis très honoré de la participation au jury de cette thèse de Messieurs les professeurs F. Ronday (président), JM Bouquegneau, V. Demoulin et de Messieurs les docteurs JC Bussers, P Dauby, M. Elskens (Institut Scientifique de la Santé Publique Louis Pasteur, Bruxelles) et MA Mateo (Laboratoire d'Ecologie Université de Barcelone, Espagne). Je remercie ce dernier pour sa gentillesse et pour son accueil à l'Université de Barcelone lors d'un cours consacré à l'utilisation des isotopes stables en écologie.

Je remercie l'ensemble du personnel et des membres de la station océanographique STARESO pour l'accueil et les facilités dont j'ai bénéficié durant mes séjours.

Le travail de terrain, même au soleil (ou sous l'eau), est souvent un travail ingrat, long et fastidieux. Dans ce cadre, la solidarité d'une équipe soudée est un atout primordial pour l'accomplissement d'une campagne de mesure. Que Sylvie Gobert et Renzo Biondo soient remerciés de leur soutien, de leur investissement et de leur amitié. Mes pensées vont également vers Constantin Frangoulis qui s'est souvent investi dans mon propre travail. Plusieurs étudiants ont y également participé dans le cadre de mémoires de fin d'études. Je remercie en particulier Sylvie Millet et Fabienne Nyssen qui furent témoins de nombreux déboires et essais. Je remercie aussi Michel Rixen et Gabriel Gavage qui se sont investis dans la relecture de ce manuscrit.

Je remercie l'ensemble des membres du laboratoire d'Océanologie qui, souvent autour d'un verre, m'ont encouragé et soutenu, en particulier dans la phase finale de ce travail.

Les techniques de plongée sous-marine ont été très largement employées. Ces techniques, je les ai acquises au cours des nombreuses années passées au RCAE plongée. Je remercie l'ensemble des moniteurs et plongeurs de ce club. Mes pensées vont en particulier vers Serge Coura, initiateur de cette aventure et ami de toujours.

Sans subventions, aucun travail de recherche n'est possible. Je remercie le FRIA de m'avoir octroyé une bourse doctorale de 1995 à 1999. Je remercie les différents rédacteurs et concepteurs des projets ARC- 97/02-212 (Communauté Française de Belgique) et FRFC- 2.4570.97 (FNRS) dans lesquels ce travail s'intégrait et dont il a bénéficié très largement.

Enfin, je remercie mes parents pour tout.

Résumé de la thèse intitulée : Compétition pour l'azote inorganique entre le benthos et le pelagos d'un milieu côtier oligotrophe. Effets sur la dynamique de l'écosystème.

Dissertation présentée le 9 mai 2001 par Gilles Lepoint en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences de l'Université de Liège.

Dans la Baie de la Revellata (Calvi, Corse, France), comme dans de nombreux sites côtiers méditerranéens, les biocénoses benthiques sont très développées et productives, malgré le caractère oligotrophe du compartiment pélagique et la pauvreté relative en nutriment de la colonne d'eau. Dans ce travail, nous avons abordé la résolution de ce paradoxe apparent sous l'angle de la compétition pour l'azote inorganique, élément dont la disponibilité influence la dynamique des compartiments benthique et pélagique. Notre démarche scientifique s'est déroulée en trois étapes : mesure des paramètres environnementaux pouvant influencer la dynamique de l'azote dans l'écosystème (lumière, température, concentrations en azote inorganique), mesure des concentrations relatives en azote et des biomasses des organismes étudiés (phytoplancton, macroalgues, posidonies et communauté épiphyte), mesure des vitesses spécifiques et des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par ces organismes. Nous montrons que les différents producteurs de la Baie de la Revellata sont des organismes adaptés à une disponibilité faible en nutriments. Les flux d'incorporation mesurés et l'acquisition de stratégies saisonnières de type stockage / remobilisation permet aux producteurs benthiques d'assurer leurs besoins en azote. L'impact des communautés benthiques sur la dynamique du compartiment pélagique est manifeste et contribue probablement à maintenir la pauvreté en nutriments de ce système.

INTRODUCTION	10
1. Introduction générale	10
2. Couplage benthos – pelagos	11
3. Compétition pour les ressources.....	12
4 Site d'étude.....	13
4.1 Généralités	13
4.2 Caractéristiques biologiques	14
4.3 Caractéristiques physiques	14
5. Communautés biologiques.....	15
5.1 Communautés planctoniques.....	15
5.2 Herbiers à phanérogames marines.....	18
5.3 Communautés de macroalgues épilithes	34
PROBLEME ET OBJECTIF GENERAL.....	40
MATERIEL ET METHODES	41
1. Campagnes	41
2. Mesures des paramètres physiques	41
2.1 Lumière et température	41
3. Mesures des paramètres chimiques	42
3.1 Mesures des concentrations en nutriments azotés.....	42
4. Mesures des paramètres biologiques.....	43
4.1 Mesures de biomasses	43
4.2 Analyses élémentaires (carbone – azote).....	45
4.3 But et utilisation des mesures de biomasses et de contenus en azote et carbone	47
4.4 Mesures des rapports isotopiques naturels de l'azote.....	48
5. Expérimentations	49
5.1 Mesures d'incorporations	49
5.2 Recyclage interne de l'azote chez <i>P. oceanica</i>	61

6. Description des appareillages utilisés	63
6.1 Chaînes automatiques de mesures des concentrations en nutriments	63
6.2 Analyseur élémentaire.....	64
6.3 Spectromètre de masse	65
RESULTATS	68
1. Paramètres physiques	68
1.1 Lumière.....	68
1.2 Température	68
2. Paramètres chimiques	70
2.1 Concentrations en nutriments de la colonne d'eau.....	70
2.2 Concentrations en nutriments de l'eau interstitielle	71
3. Paramètres biologiques	72
3.1 Biomasses (totales ou en terme d'azote).....	72
3.2 Concentrations élémentaires	76
3.3 Rapports isotopiques naturels $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	79
4. Expériences d'incorporation.....	80
4.1 Vitesses spécifiques d'incorporation (V)	80
4.2 Flux d'incorporations (ρ).....	84
4.3 Paramètres cinétiques.....	87
5. Recyclage interne de l'azote par <i>P. oceanica</i>	89
DISCUSSION : I. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX	92
1. Introduction	92
2. Lumière.....	92
3. Température	93
4. Concentrations en ammonium et en nitrate.....	94
4.1 Concentrations dans la colonne d'eau	94
4.2 Concentrations dans l'eau interstitielle.....	95
Synthèse 1 : Paramètres environnementaux	98
DISCUSSION : II. PARAMETRES BIOLOGIQUES GENERAUX.....	99

1. Introduction	99
2. Biomasses	99
2.1 Matière organique particulaire (MOP)	99
2.2 Biomasses dans l'herbier à <i>P. oceanica</i>	102
2.3 Biomasses épiphytares	106
2.4 Biomasses des macroalgues épilithes	108
3. Concentrations élémentaires	109
3.1 Rapports C/N : aperçu général	109
3.2 Concentrations élémentaires dans les posidonies	110
3.3 Concentrations élémentaires dans la communauté épiphyte	118
3.4. Concentrations élémentaires des pieds d' <i>Halopteris</i>	120
Synthèse 2 : Biomasses et concentrations élémentaires	124
DISCUSSION : III. INCORPORATION DE L'AZOTE INORGANIQUE	127
1. Introduction	127
2. Evaluation critique des expériences	127
3. Vitesses spécifiques d'incorporations	128
3.1 Aperçu général	128
3.2 Evolution temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate	132
3.3 Evolution temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium	134
3.4 Influence des paramètres environnementaux sur les vitesses spécifiques d'incorporation	136
3.5 Vitesses d'incorporation spécifiques d' <i>H. scoparia</i>	142
Synthèse 3 : Vitesses spécifiques d'incorporation	145
4 Flux d'incorporation (ρ)	148
4.1 Aperçu général et temps de renouvellement	148
4.2 Evolution temporelle des flux d'incorporation	150
4.3 Contributions relatives des différents producteurs	152
4.4 Dynamique des stocks de nitrate et d'ammonium	155
4.5 Importance relative du nitrate et de l'ammonium	158
Synthèse 4 : Flux d'incorporation	160
DISCUSSION IV : BUDGET EN AZOTE DE <i>P. OCEANICA</i>	162

1. Introduction	162
2. Incorporation d'azote inorganique par les feuilles et les racines.....	162
2.1 Vitesses spécifiques d'incorporation des feuilles et des racines	162
2.2 Pente V_{\max}/K_m de l'incorporation d'azote par les feuilles et les racines	163
2.3 Budget en azote de <i>P. oceanica</i>	165
3. Recyclage interne de l'azote	169
3.1 Concentrations relatives en azote.....	169
3.2 Abondance relative en ^{15}N des pousses	170
3.3 Distribution de l'abondance en ^{15}N dans les feuilles.....	173
3.4 Estimation du temps de renouvellement de l'azote dans les pousses de posidonies	174
Synthèse 5 : Budget en azote de <i>P. oceanica</i>	176
CONCLUSIONS GENERALES	178
PERSPECTIVES	182
LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.....	184

INTRODUCTION

1. Introduction générale

Les milieux côtiers sont les zones marines les plus importantes dans une perspective anthropomorphe (Jickells, 1998). Ce sont également les zones les plus vulnérables et, paradoxalement, les moins bien connues. Les estuaires et les zones côtières représentent seulement 1 à 2 % de la surface océanique mais leur production primaire constitue 20% de la production primaire marine totale (Charpy-Robaud & Sournia, 1990). Cette différence découle en partie de la présence en zone côtière de macrophytes benthiques en plus du phytoplancton présent dans les deux types de milieu (Duarte, 1995).

Les écosystèmes côtiers présentent une dynamique extrêmement complexe, influencée par l'océan ouvert et le milieu terrestre, et souvent perturbée par les activités humaines. En Méditerranée, de nombreux écosystèmes côtiers subissent ces perturbations globales (*i. e.* changements climatiques, augmentation globale des concentrations en nutriments) (Marbà & Duarte, 1997; Bethoux & Gentili, 1999) ou des modifications locales de l'environnement (apports locaux de nutriments, dragages, constructions, etc.).

La Méditerranée est une mer semi-fermée qui, de part sa profondeur (1500 m en moyenne) et son étendue, présente les caractéristiques hydrodynamiques d'un océan (formation d'eau dense, upwelling, courant de fond déterminés par la densité, ...) (Gacic *et al.*, 1999). Le plateau continental est très étroit (en particulier au niveau des îles), excepté en Mer Adriatique. La circulation d'eau et les écosystèmes côtiers sont donc très influencés par la circulation au-delà du plateau continental.

Une des caractéristiques naturelles de la Méditerranée est sa pauvreté en nutriments inorganiques (Coste *et al.* 1988). En effet, l'eau atlantique superficielle entrant en Méditerranée par le détroit de Gibraltar est pauvre en nutriments. D'autre part, l'eau profonde méditerranéenne sortant par ce détroit est enrichie en nutriments (Krom *et al.*, 1991). Les apports externes naturels (fleuves, pluies, ...) ne suffisent pas pour enrichir durablement la Méditerranée (Bethoux, 1986). Sous l'influence des apports de nutriments anthropiques, cet état semble évoluer. Bethoux & Gentili (1999) rapportent une

augmentation des concentrations en nutriments dans le bassin occidental (y compris dans les eaux profondes). Cette modification pourrait avoir un impact dramatique sur les écosystèmes méditerranéens. En effet, quand les ressources en sels nutritifs sont limitées, elles ont un rôle de contrôle majeur sur la dynamique de l'écosystème (Carpenter & Capone, 1983; Herbert, 1999).

Conséquence de la pauvreté en sels nutritifs, les eaux centrales de la Méditerranée occidentale sont parmi les plus oligotrophes du monde (Berman *et al.*, 1984). Les concentrations estivales en chlorophylle *a* y sont inférieures à 1 µg.l⁻¹ (e. g. Thingstad *et al.*, 1998) excepté dans les zones frontales et les zones de remontées d'eau (Goffart *et al.*, 1995). De telles concentrations sont comparables à celles mesurées en Mer des Sargasses, qui est une des mers les moins productives du globe (Berman *et al.*, 1984). Les zones plus côtières sont soit oligotrophes, soit mésotrophes (plumes fluviales par exemple) (Bianchi *et al.*, 1999).

Mais, paradoxalement, alors que l'écosystème phytoplanctonique est qualifié d'oligotrophe, les écosystèmes benthiques côtiers méditerranéens sont caractérisés par la présence d'espèces très productives (macroalgues photophiles et phanérogames marines). Ce paradoxe semble constituer une caractéristique essentielle des écosystèmes méditerranéens côtiers et de leur dynamique. Dès lors, la gestion et la protection efficaces des milieux côtiers nécessitent une meilleure compréhension de la dynamique des écosystèmes et en particulier des relations entre compartiments benthiques et planctoniques.

2. Couplage benthos – pelagos

Pour des raisons conceptuelles et pratiques, les communautés benthiques et pélagiques sont souvent perçues comme des compartiments séparés. Cependant, il apparaît qu'en zone côtière peu profonde, les dynamiques de ces compartiments sont en relations étroites (Marcus & Boero, 1998). Dans les écosystèmes marins, ce couplage peut s'effectuer par l'intermédiaire des pressions de prédation : des poissons sur les invertébrés benthiques, des organismes filtrants benthiques sur le phytoplancton (Menge

et al., 1997). Lorsqu'il s'agit d'un lien de prédation, quel que soit l'écosystème, on parle de *top-down control* (Hairston *et al.*, 1960). L'importance de la prédation sur la dynamique et sur la structure des écosystèmes marins fait l'objet de nombreux débats (*cf.* revues de Liebold *et al.*, 1997 ; Menge *et al.*, 1997 ; Marcus & Boero, 1998), et ne sera pas abordée dans le cadre de ce travail.

Le couplage entre compartiments pélagique et benthique peut aussi s'effectuer au niveau des producteurs primaires. Les processus qui concernent les producteurs primaires sont rassemblés sous les terme de *bottom-up processes*. L'apport de nutriments est un des processus affectant la production primaire (*e. g.* Glibert, 1998). Le sédiment constitue une source de nutriments pour la production primaire pélagique et benthique (*e. g.* Blackburn & Henriksen, 1983 ; Flint, 1985 ; Stimson & Larned, 2000). De nombreuses études montrent que la présence de macrophytes influence la dynamique de l'azote dans le sédiment (*e. g.* Kenworthy *et al.*, 1982 ; Moriarty & Boon, 1989 ; Viaroli *et al.*, 1996), mais également dans la colonne d'eau (*e. g.* Valiela *et al.*, 1997 ; Hauxwell *et al.* 1998). Ce couplage peut éventuellement s'exprimer au travers d'une compétition pour les sels nutritifs (Fong *et al.*, 1993).

3. Compétition pour les ressources

Tilman (1982) définit une ressource comme : « toute substance ou facteur qui peut conduire à une augmentation du taux de croissance quand sa disponibilité dans l'environnement augmente et qui est consommé (ou utilisé) par un organisme ».

Selon cette définition, les sels nutritifs et l'espace sont des ressources pour les végétaux. Par contre, la température n'est pas une ressource puisque, bien qu'une augmentation de température amène une augmentation de la croissance, la température n'est pas consommée par les organismes. Ceci ne signifie pas qu'elle n'a pas de rôle dans la dynamique de l'écosystème, mais simplement qu'elle doit être considérée autrement que comme un consommable.

Toujours selon Tilman (1982), c'est par le biais d'un changement de la disponibilité d'une ressource – causée par la consommation de celle-ci - que les espèces peuvent entrer en

compétition. C'est par cette compétition que la ressource (et sa disponibilité) influence la structure et la dynamique de l'écosystème. La compétition pour une ressource (ou plusieurs) n'est évidemment qu'un facteur parmi d'autres déterminant la dynamique et la structure d'un écosystème. Cette théorie est une des meilleures actuellement testées pour expliquer la dominance et la succession des espèces suite aux interactions biotiques entre populations (Sommer, 1996). La compétition est importante à divers niveaux d'organisation de l'écosystème : au niveau des communautés (succession, diversité spécifique,...), au niveau des populations (structure d'âge, de taille), au niveau individuel (survie individuelle, succès reproducteur) (Olson & Lubchenco, 1990).

De nombreuses études concernant la compétition pour les ressources ont été effectuées dans les communautés phytoplanctoniques d'eau douce (e. g. Tilman 1977) et marines (e.g. Riegman *et al.*, 1992 ; Fong *et al.*, 1993; Sommer, 1994), ainsi que sur les communautés à macroalgues benthiques (e. g. Carpenter, 1990 ; Olson & Lubchenco, 1990 ; Duarte, 1995 ; Fong *et al.*, 1996 ; Pedersen & Borum, 1996). Quelques études ont également été menées dans des herbiers à phanérogames marines (e. g. Fourqurean *et al.*, 1992a, 1992b).

4 Site d'étude

4.1 Généralités

Les résultats présentés dans ce travail ont été obtenus lors de campagnes réalisées à la station de recherches sous-marines et océanographiques STARESO (Baie de Calvi, Corse, France). Les prélèvements et expérimentations ont été effectués dans la Baie de la Revellata qui constitue la partie occidentale de la Baie de Calvi (fig. 1). Elle est délimitée à l'ouest par la Pointe de Revellata et à l'est par la Citadelle de Calvi. La surface au sol de la Baie de la Revellata est estimée à 245 hectares et son linéaire de côte à 12.3 km (Janssens, 2000). La profondeur maximale est d'une soixantaine de mètres. La pente du fond est faible ($\pm 2\%$) et régulière jusqu'à 40 m (Hoffmann *et al.*, 1992). En face de la Baie de Calvi, à 3 km des côtes, s'ouvre un canyon aux flancs abrupts atteignant une profondeur de 1000 m à 10 km des côtes.

4.2 Caractéristiques biologiques

La côte rocheuse est composée de granite carbonifère et est colonisée jusqu'à 30 m par la biocénose à algues photophiles (cf. § macroalgues). De petits peuplements de type coralligène occupent les parois verticales peu exposées au soleil et les rochers situés sous 30 m de profondeur (en particulier à la Pointe de la Revellata) (Wiebauer & Velimirov, 1996). Le substrat meuble constituant le fond de la baie est couvert par un herbier à *Posidonia oceanica* jusque 38 m (Bay, 1984). Au-delà, on trouve en mosaïque des peuplements de fonds détritiques, des vases terrigènes et des fonds meubles instables (Vaissière *et al.*, in Janssens 2000). D'autre part, des zones sableuses apparaissent dans l'herbier de posidonies. Certaines de ces taches peuvent être très étendues et colonisées par la phanérogame marine *Cymodocea nodosa* (e. g. sur la tache de sable de l'Oscellucia). Janssens (2000) estime que les habitats rocheux, l'herbier et les taches de sable occupent respectivement 53, 179 et 14 hectares de la Baie de la Revellata.

4.3 Caractéristiques physiques

La salinité et la température des eaux de surface ne montrent pas de grandes variations horizontales (Norro, 1995). La salinité est élevée (37-38) et est caractéristique des eaux de surface méditerranéennes. La température de surface est maximale en août (24,6°C en moyenne) et minimale en février (13°C en moyenne) (Hoffmann *et al.*, 1992). Sur la verticale, deux régimes existent en Baie de Calvi : un régime hivernal où l'eau est bien mélangée (de novembre à mars) et un régime estival où l'eau est stratifiée (d'avril à octobre) (e. g. Nihoul, 1973; Norro, 1995 ; Janssens, 2000). Cette stratification est caractérisée par une thermocline située, en moyenne, à 25-30 m et fortement influencée par les vents dominants (SO et NE) (Nihoul, 1973). Norro (1995) rapporte une différence de 10°C entre le dessus et le dessous de la thermocline.

La circulation de surface à l'intérieur de la baie est très complexe et est liée à la circulation de l'eau à l'extérieur de la baie (Norro, 1995 ; Skliris *et al.*, soumis) et aux régimes des vents (Brohée *et al.*, 1989). Nihoul (1973) a émis l'hypothèse d'une circulation à double gyre dans la Baie de Calvi (cyclonique à l'est, anticyclonique à l'ouest). Norro (1995) estime que ce système existe mais n'est pas permanent et que la circulation générale est

parfois formée par un seul gyre anticyclonique. Cette circulation apparaît complexe et fait actuellement l'objet d'une étude approfondie (G. Lacroix, S. Djenidi, N. Skliris).

D'autre part, Norro (1995) a démontré la présence de remontées d'eaux froides en relation étroite avec l'occurrence de vent de secteur NE. L'existence de telles remontées au niveau du canyon et de la Pointe de la Revellata était soupçonnée depuis longtemps (Frankignoulle & Bouqueneau, 1987 ; Brohée *et al.*, 1989). Elles sont probablement d'une importance écologique primordiale dans la mesure où elles ramènent dans la baie des eaux riches en sels nutritifs (Brohée *et al.*, 1989).

5. Communautés biologiques

5.1 Communautés planctoniques

5.1.1 Le phytoplancton dans la Baie de Calvi

a. Dynamique de la communauté phytoplanctonique

Les biomasses et productions phyto- et zooplanctoniques sont, en moyenne, plus faibles dans la Baie de Calvi que dans d'autres zones côtières du bassin Liguro-Provençal (Dauby, 1985). L'absence d'apport terrigène important et l'étroitesse du plateau continental limitent probablement l'apport de sels nutritifs dans la baie et donc le développement de communautés phytoplanctoniques plus importantes (Dauby, 1985).

Au printemps, durant le bloom phytoplanctonique, les concentrations maximales en chlorophylle a dans la Baie de Calvi sont de l'ordre de $2 \mu\text{g.l}^{-1}$ (Goffart, 1992). Ces concentrations, ainsi que diverses observations faunistiques et floristiques montrent que les communautés planctoniques de la Baie de Calvi présentent essentiellement des caractéristiques océaniques (Dauby, 1985; Brohée *et al.*, 1989; Goffart, 1992).

Le bloom phytoplanctonique est généralement observé en février-mars (Brohée *et al.*, 1989). Certaines années, il prend une allure plurimodale (Califice, 1999) ; d'autres années, il n'est pas possible de le mettre en évidence (Goffart *et al.*, soumis). Cette variabilité inter-

annuelle est à mettre en relation avec la variabilité de l'intensité des vents (Skirris *et al.*, 2000), en particulier des vents du NE, qui génèrent des remontées d'eau froide riche en nutriments le long des côtes et du canyon (Brohée *et al.*, 1989 ; Norro, 1995). La production printanière est principalement basée sur l'apport de nutriments à partir des eaux profondes dans les couches de surface par l'action des vents (Goffart, 1992). Skirris *et al.* (2000), en utilisant une modélisation 1D, montrent que l'occurrence de plusieurs coups de vent du NE successifs explique l'apparition de plusieurs pics phytoplanctoniques au printemps. Lorsque ces coups de vent ne se produisent pas, la production phytoplanctonique reste faible et ne présente pas de pics marqués (par exemple les années 1997 et 1998) (Goffart *et al.*, soumis). En période de bloom, un maximum de chlorophylle est observé à une profondeur de l'ordre de 20m (Goffart, 1992). Cette profondeur est cependant très variable et est déterminée par les gradients opposés de concentration en nutriments et de l'irradiance (Skirris *et al.*, 2000).

b. Succession des communautés phytoplanctoniques

Divers travaux, synthétisés par Jacques & Tréguer (1986), montrent qu'il existe trois étapes dans la succession écologique des communautés phytoplanctoniques méditerranéennes. La succession des communautés phytoplanctoniques dans la Baie de Calvi correspond globalement à ce schéma (Dauby, 1985; Califice, 1999). La phase initiale qui correspond au bloom printanier est caractérisée par la présence de diatomées de grande taille (>50µm). Ensuite, quand les concentrations en sels nutritifs décroissent dans le milieu, des diatomées de plus petite taille ainsi qu'une majorité de flagellates apparaissent. Enfin, l'établissement de la stratification thermique détermine un troisième stade où la diversification spécifique augmente mais où la biomasse est plus faible. Ce stade est caractérisé par la présence de dinoflagellates, silicoflagellates et coccolithophoridés au sommet de la couche euphotique, et de diatomées, formant au niveau de la thermocline, une communauté ressemblant au stade initial. La communauté de diatomées vivant juste au-dessus de la thermocline dépend de la diffusion des nutriments à partir des couches d'eau profonde (Goffart, 1992). Par contre le reste de la production primaire phytoplanctonique fonctionne avec les nutriments présents dans le système (production régénérée au sens de Dugdale & Goering, 1967) (Goffart, 1992). Durant cette période de stratification, les apports de nutriments dans la zone supérieure de la zone euphotique sont très limités. La régénération des nutriments est associée à

l'excrétion zooplanctonique, à l'activité bactérienne (e. g. Velimirov & Walenta-Simon, 1992) ainsi qu'à des protozoaires ciliés (e. g. Selmer *et al.*, 1993).

En dehors des périodes de bloom, une majorité du phytoplancton présente une taille inférieure à 50 µm et échappe donc aux méthodes d'échantillonnage à l'aide de filets (Dauby, 1985 ; Selmer *et al.*, 1993). L'étude de la composition pigmentaire apporte d'autres informations sur la composition spécifique du phytoplancton. A Calvi, Califice (1999) montre que le nanophytoplancton et le picophytoplancton dominent la communauté phytoplanctonique après le bloom.

c. Rôle des communautés bactériennes

Le rôle des communautés bactériennes et autres microorganismes est majeur dans les écosystèmes marins (Azam *et al.*, 1983). Les procaryotes (cyanobactéries, prochlorophytes, etc.) représentent entre 10 et 54 % de la chlorophylle. Ils sont parfois dominants en période stratifiée (Califice, 1999). Velimirov & Walenta-Simon (1992, 1993) estiment que la production bactérienne correspond à 8% de la production primaire brute au printemps (au moment du bloom) et à 20-50% en été.

A Calvi, l'abondance et la production des bactéries montrent une saisonnalité très marquée (Velimirov & Walenta-Simon, 1992, 1993). La période hivernale est caractérisée par des biomasses et des productions bactériennes faibles. De plus, les cellules présentent une taille réduite, ce que les auteurs considèrent comme un avantage compétitif pour incorporer des nutriments en conditions oligotrophes. La période estivale est caractérisée par des biomasses bactériennes nettement plus élevées. La température apparaît comme le facteur majeur contrôlant la dynamique saisonnière de cette communauté (Velimirov & Walenta-Simon, 1992, 1993).

5.1.2. Le zooplancton et les poissons planctonophages

La composition spécifique du zooplancton dans la Baie de Calvi présente des caractéristiques océaniques (par exemple : faible représentation des formes ou espèces néritiques) (Dauby, 1985). Les copépodes constituent le groupe zooplanctonique le plus important, représentant, en moyenne, 80 % des individus (Dauby, 1980). Brohée *et al.*

(1989) montrent que, après chaque pic phytoplanctonique, un pic de zooplancton se produit et est dominé par les espèces de copépodes herbivores. Durant la plus grande partie de l'année, l'abondance zooplanctonique est faible (environ 200 individus.m⁻³) (Dauby, 1985). Par contre, au printemps, durant les périodes de bloom, les densités peuvent atteindre des valeurs de l'ordre de 5500 individus.m⁻³.

Le macro-zooplancton herbivore (salpes, appendiculaires,...) et carnivore (chaetognathes, siphonophores, cnétophores, ...) est d'origine extérieure à la baie (Dauby, 1985). Son apparition est probablement liée au régime des vents qui influence les apports d'eau extérieure dans la baie (Dauby & Hecq, 1981).

Malgré cette relative pauvreté zooplanctonique, Pinnegar (2000) montre que 10% des espèces de poisson recensées dans la Baie de Calvi présentent un régime totalement ou partiellement zooplanctonophage. Cet auteur estime que ces espèces constituent 30% de la biomasse de poisson dans la baie (principalement *Chromis chromis*) et consomment plus de 10% de la biomasse du zooplancton. En conséquence, ces poissons ont un impact réel sur la communauté zooplanctonique et sur les transferts entre les compartiments pélagique et benthique.

5.2 Herbiers à phanérogames marines

5.2.1 Aperçu général

Il existe moins d'une centaine d'espèces d'angiospermes aquatiques exclusivement marines (Den Hartog, 1970). Ces espèces appartiennent essentiellement à 4 familles et sont rassemblées dans 12-15 genres selon les classifications (Den Hartog, 1970). Elles sont désignées comme « seagrasses » dans la littérature anglophone et forment un groupe écologique ayant 5 caractéristiques communes (Kuo & Den Hartog, 2000) : la capacité de croître en état de submersion complète, la possession d'un système d'ancrage efficace (racines et/ou rhizomes), la capacité de vivre en milieu salin, la possession d'un mécanisme de pollinisation hydrophile, la capacité d'assurer leur cycle germinatif dans un milieu complètement submergé et salé.

Malgré leur diversité spécifique relativement faible, les phanérogames marines ont conquis toutes les mers du globe, à l'exception de l'Antarctique (Den Hartog, 1970). Elles présentent une certaine variabilité morphologique (fig. 2), mais, surtout, une très grande variabilité écologique. La plupart des phanérogames marines forment des prairies sous-marines, appelées herbiers. Ces herbiers sont installés sur des sédiments meubles (e. g. *P. oceanica* en Méditerranée), mais certains sont inféodés aux milieux rocheux (e. g. *Phyllospadix torreyi*) et, en milieu tropical, il est fréquent de trouver des herbiers parmi les formations coralliennes. Ces herbiers se rencontrent dans tous les types de milieux côtiers (mers ouvertes, mers fermées, estuaires, marais salants,...), dans la zone des marées et dans l'infralittoral (exceptionnellement jusqu'à 60-80 mètres de profondeur), en zone battue et à fort courant ou en zone calme.

Les herbiers présentent une très grande variété de structure (densité, biomasse, nombre d'espèces,...), de dynamique (herbier pionnier, herbier annuel, herbier de stade climax,...) et d'écologie. Ils constituent des milieux privilégiés, lieux de reproduction pour de nombreuses espèces animales (poissons, crustacés, ...) et colonisés par de nombreuses espèces végétales et animales.

5.2.2 Herbier à *P. oceanica* (L.) Delile

a. Caractéristiques générales de *P. oceanica*

Les posidonies forment des herbiers relativement denses, considérés comme un stade climax des substrats meubles des zones côtières méditerranéennes (Péres & Picard, 1964). Les herbiers de posidonies recouvrent en Méditerranée environ 2 millions d'hectares entre 0 et 40 mètres de profondeur (Pergent, 1993) et représentent un des écosystèmes les plus importants de cette zone.

Description de *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Emberger, 1960 in Van der Ben, 1971) :
« La posidonie est une herbe marine submergée, pérennante, à rhizomes puissants recouverts d'une fourrure de restes fibreux des bases foliaires. Elle possède des feuilles distiques engainantes, ligulées, linéaires-rubanées. L'inflorescence est distique et en épis composé. Chaque épi est soutenu par une grande bractée involucre. Les fleurs sont polygames, sans bractée ni préfeuille ni périanthe. Les fruits sont des baies de la taille

d'une olive. Les racines possèdent un système conducteur très net et un système sclérifié mécanique très important. ».

Cette phanérogame marine, appartenant à la famille des *Posidoniaceae*, est une espèce endémique de la Méditerranée et est la seule représentante européenne de cette famille. Les autres espèces appartiennent toutes à la flore australienne. Huit espèces de *Posidonia* ont été décrites en Australie, mais des études morphologiques et génétiques récentes pourraient réduire ce nombre à 4 espèces distinctes, dont une avec une grande variabilité morphologique (*Posidonia ostenfeldii*) (Campey *et al.*, 2000).

Tableau 1 : Valeurs moyennes (ou médianes) de quelques paramètres caractéristiques des herbiers à phanérogames marines - comparaisons avec *P. oceanica*. Sources : a. Bay (1984) ; b. Aioi *et al.* (1998) ; c : Hemminga *et al.* (1999) ; d : Duarte & Chiscano (1999) ; e : Marbà & Duarte (1998) ; f : Duarte (1990).

Paramètres	Unités	Valeurs moyennes toutes espèces	<i>P. oceanica</i>	Minimum - Espèce	Maximum - Espèce
Taille ^(a,b)	cm		15-150 ^a	5 <i>Halophila</i> spp. <i>Halodula</i> spp.	>700 <i>Zostera caulescens</i> (pousses fleuries) ^b
Longévité des feuilles ^c	Nb de jours		180	25 (5-60) <i>Halodule</i> et <i>Halophila</i> spp.	180 <i>P. oceanica</i>
Biomasse foliaire maximale ^d	g _{ps} .m ⁻²	239.4	501.0	2.3 <i>Halophila stipulata</i>	1005 <i>Amphibolis antarctica</i>
Biomasse souterraine maximale ^d	g _{ps} .m ⁻²	235.6	1610	2.6 <i>H. stipulata</i>	1610 <i>P. oceanica</i>
Production foliaire maximale ^d	g _{ps} .m ⁻² .j ⁻¹	3.8	2.4	0.03 <i>Halophila ovalis</i>	14.2 <i>Phyllospadix torreyi</i>
Production souterraine maximale ^d	g _{ps} .m ⁻² .j ⁻¹	1.21	0.23	0.01 <i>H. ovalis</i>	11.3 <i>P. torreyi</i>
Biom. foliaires / souterraines ^d		1.02	0.31	0.31 <i>P. oceanica</i>	2.0 <i>Zostera marina</i>
Elongation verticale des rhizomes ^e	cm.an ⁻¹		1	0 <i>Zostera</i> spp., <i>Enhalus</i> spp., <i>Halopila</i> spp.	24 <i>A. antarctica</i>
Elongation horizontale des rhizomes ^e	cm.an ⁻¹		2	2 <i>P. oceanica</i>	223 <i>Halodula uninervis</i>
Concentrations C N P (val. médianes) ^f	%ps	34 1.8 0.2	31.5 1.5 0.13	26 <i>P. australis</i> 0.6 <i>H. ovalis</i> 0.07 <i>A. antarctica</i>	38 <i>Enhalus acoroides</i> 2.5 <i>Z. marina</i> 0.4 <i>Z. marina</i>

Parmi les phanérogames marines, *P. oceanica* et les autres *Posidoniaceae* présentent quelques particularités qui méritent d'être mentionnées (tableau 1). *P. oceanica* est une espèce de taille moyenne à grande. A Calvi, les plus grandes feuilles atteignent une taille

de l'ordre de 1,5 mètres (Bay, 1984). Les pousses de *P. oceanica* peuvent vivre très longtemps (entre 20 et 30 ans) (Marbà *et al.*, 1996). Les feuilles de posidonies présentent une longévité plus importante que la plupart des autres phanérogames marines (Hemminga *et al.*, 1999). La biomasse et la production foliaires maximales sont supérieures à la moyenne des autres phanérogames marines.

La biomasse souterraine est particulièrement importante et constitue, en moyenne, plus des $\frac{3}{4}$ de la biomasse totale. Par contre, la production souterraine et l'élongation des rhizomes sont très faibles par rapport aux autres phanérogames marines. Cette croissance très lente des rhizomes de posidonies limite la vitesse d'expansion des herbiers. Marbà & Duarte (1998) ont modélisé l'expansion par reproduction clonale d'une pousse de posidonies. Ils estiment à 55 ans le temps nécessaire pour recouvrir une surface de 5m² à partir d'une seule pousse. Par contre, chez *Halophila ovalis*, ce temps est de 1 mois (Marbà & Duarte, 1998). Malgré la lenteur relative de ce processus d'expansion, l'élongation des rhizomes est le moyen le plus important de reproduction des pousses de posidonies en l'absence quasi totale de reproduction sexuée efficace (Meinesz *et al.*, 1993). Une conséquence de la prédominance du mode de reproduction clonal est que la diversité génétique des pousses de posidonies est très faible (même à l'échelle de la Méditerranée) (Procaccini & Mazzella, 1998). Enfin, les concentrations en carbone, azote et phosphore sont inférieures à la médiane de ces concentrations pour l'ensemble des espèces de phanérogames marines (Duarte, 1990).

b. Communautés animales

Les invertébrés associés à l'herbier de posidonies présentent une diversité spécifique et une biomasse importante. Cette richesse est comparable, voire supérieure, à la richesse rencontrée sur les substrats rocheux et sableux (Sarda, 1991). Gambi *et al.* (1998) attribuent cette richesse à la diversité des micro-environnements offerts par la canopée et les rhizomes de posidonies. De nombreux consommateurs, en particulier des poissons (*Sparidae*, *Serranidae*, ...), fréquentent également l'herbier.

Bianchi *et al.* (1989) distinguent la faune sessile des feuilles, la faune sessile des rhizomes, la faune vagile et l'endofaune de la matre. Les seules espèces strictement inféodées à l'herbier se retrouvent dans la faune sessile des feuilles (par ex. le bryzoaire

Electra posidoniae) (cf. paragraphe intitulé Communauté épiphyte des feuilles de posidonies).

La faune sessile des rhizomes est caractérisée par la présence d'espèces encroûtantes et sciaphiles (éponges,...). Cette communauté est peu étudiée et, récemment, Gambi (2000) a découvert plusieurs espèces de polychètes foreurs, colonisant spécifiquement les gaines des feuilles et, parfois, les rhizomes vivants.

La faune vagile des feuilles de posidonies est, de loin, le compartiment faunistique le plus étudié. Cette communauté est relativement diversifiée. Mazzella *et al.* (1989) ont recensé 229 espèces dans l'herbier d'Ischia (Italie). A Calvi, Darchambeau (1995) mesure des biomasses comprises entre 3 et 30 g_{PS}m⁻² et dénombre plusieurs centaines d'individus par m². Les mollusques gastéropodes (Russo *et al.*, 1984 ; Mazzella & Russo, 1989) et crustacés (mysidacées, amphipodes, isopodes, décapodes) en sont les principaux constituants (Scipione & Fresi, 1984 ; Gambi *et al.*, 1992). Les polychètes sont moins diversifiés mais sont également présents (Somaschini *et al.*, 1994 ; Gambi *et al.*, 1998). Les assemblages faunistiques montrent une variabilité saisonnière, liée en partie à la dynamique saisonnière de l'herbier mais également à celle de la communauté épiphyte (Mazzella *et al.*, 1989). En effet, plus de 70% des espèces rencontrées sont de type brouteur et dépendent des épiphytes comme source de nourriture (Lepoint *et al.*, 2000).

Enfin, l'endofaune de la matre est le compartiment faunistique le moins connu. Les polychètes semblent être le groupe le plus représenté. Ils sont en général cantonnés dans les quatre premiers centimètres de substrat (Willsie, 1984 ; Somaschini *et al.*, 1994). Il faut noter que de nombreux organismes effectuent des migrations journalières entre la litière et la canopée de l'herbier (en particulier gastéropodes, amphipodes, isopodes et polychètes) (Russo *et al.*, 1984).

c. Communauté épiphyte des feuilles de posidonies

Les feuilles de posidonies offrent un support idéal pour l'installation d'une communauté épiphyte complexe et diversifiée (e. g. Kerneis, 1960 ; Van der Ben, 1971). La présence de phanérogames sur un substrat meuble, impropre à la fixation des organismes, multiplie de 5 à 20 fois la surface disponible pour cette fixation (Orth & VanMonfrans, 1984). La

communauté épiphyte est très structurée temporellement (saisonnalité liée à la dynamique des feuilles, colonisations successives) et spatialement (structure marquée le long des feuilles, distribution spécifique et biomasse liée à la bathymétrie) (Casola *et al.*, 1987 ; Mazzella & Russo, 1989 ; Mazzella *et al.*, 1989 ; Van der Ben, 1971). L'évolution temporelle de la structure de la communauté épiphyte est séquentielle et partiellement déterminée par la dynamique saisonnière et l'âge des feuilles de posidonies (Alcoverro *et al.*, 1997a), c'est-à-dire essentiellement par le cycle solaire (Alcoverro *et al.*, 1995).

La flore épiphyte est très diversifiée mais peu d'espèces sont strictement inféodées à l'herbier. Cependant, beaucoup d'espèces en sont considérées comme caractéristiques (Péres & Picard, 1964 ; Van der Ben, 1971). Cette grande diversité est liée à la longévité importante des feuilles de posidonies, par rapport à la plupart des autres macrophytes benthiques. Les taxa les plus représentés sont les algues calcaires rouges encroûtantes (*Fosliella farinosa*, Mélobiésée) et diverses espèces d'algues brunes filamenteuses photophiles (*Myrionema* sp., *Gyraudia* spp., ...) (Van der Ben, 1971; Mazzella *et al.*, 1989). Les algues vertes sont absentes (ou anecdotiques) (Mazzella *et al.*, 1989).

Les autres composantes de la communauté épiphyte (faune sessile, bactéries, cyanobactéries) sont généralement négligées (Neckles *et al.*, 1994). Pourtant, à Calvi, la faune sessile représente jusqu'à 30% de la biomasse épiphyte à 10 m et jusqu'à 66% à 30 m (Lepoint *et al.*, 1999). L'exposition à la lumière et l'âge de la feuille sont les facteurs principaux déterminant la structure de la communauté le long des pousses (Mazzella *et al.*, 1989 ; Dalla Via *et al.*, 1998). Dans certaines conditions, l'hydrodynamisme agit également sur la structure de la communauté (Trautman & Borowitzka, 1999).

A Calvi, la communauté épiphyte constitue entre 5 et 30% de la biomasse épigée de l'herbier (Gobert *et al.*, 1995). Elle représente environ 50 % de la production primaire annuelle (Bouqueneau *et al.* 1994) et constitue un compartiment essentiel du réseau trophique dans l'herbier de la Baie de Calvi (Dauby, 1989 ; Lepoint *et al.* 2000 ; Pinnegar & Polunin, 2000). L'importance de cette communauté pour le réseau trophique a été décrite pour plusieurs types d'herbier (e. g. : Kitting *et al.*, 1984 ; Orth & VanMonfrans 1989), mais semble particulièrement développée dans les herbiers à posidonies (Gambi *et al.*, 1992 ; Mazzella *et al.*, 1992).

Les relations entre la communauté épiphyte et son « hôte » sont peu connues. Ces relations sont généralement considérées comme désavantageuses pour l'hôte (Orth & VanMonfrans, 1989). L'effet négatif principal est la diminution des surfaces photosynthétiques des feuilles (Sand-Jensen, 1977). A Calvi, la présence d'épiphytes peut réduire la surface photosynthétiquement active des feuilles de moitié (Dalla Via *et al.*, 1998). D'autre part, la communauté épiphyte constitue une source de nourriture pour de nombreux invertébrés brouteurs. Ce broutage endommage la surface des feuilles, créant éventuellement des zones de nécrose (Mazzella & Russo, 1989). Enfin, la flore épiphyte incorpore des nutriments pour élaborer ses constituants. Elle entre en compétition avec la plante hôte pour cette ressource.

Plusieurs auteurs ont montré que la flore épiphyte incorpore une partie des substances dissoutes relarguées par les feuilles de phanérogames (Harlin 1973 ; McRoy & Goering, 1974). Plus récemment, Brix & Lyngsby (1985) ont montré que ce processus était trop lent et trop faible pour soutenir la production épiphyte. Actuellement, la colonne d'eau est considérée comme la source principale d'azote pour la flore épiphyte (Brix & Lyngsby, 1985).

d. Compartiment souterrain et détritus

Chez *P. oceanica*, la biomasse souterraine représente en moyenne les $\frac{3}{4}$ de la biomasse vivante (Duarte & Chiscano, 1999). Cette biomasse forme un réseau extrêmement dense, mêlant matériel mort et vivant, et pouvant occuper plus de 80% du volume du sédiment. Cet ensemble est nommé *matte* par les auteurs francophones (Péres & Picard, 1964). Cette *matte*, épaisse parfois de plusieurs mètres, se constitue lentement et subit les effets de l'érosion (Romero *et al.*, 1994). L'étude de cette *matte* peut donner des informations sur la dynamique ancienne d'un herbier (Mateo *et al.*, 1997).

Les racines vivantes sont longues et épaisses et peuvent atteindre une longueur supérieure à 40 cm (Duarte *et al.*, 1998). Plus exceptionnellement, Francourt (1985) observe des racines de plus de 70 cm à Port Cros. Les couches inférieures sont constituées de matériel mort (essentiellement des racines) et de sédiment. La *matte* est colonisée par une faune adaptée, principalement composée de polychètes (Willsie, 1984).

La dynamique du compartiment souterrain diffère profondément de celle de la canopée (Romero *et al.*, 1992). Le compartiment souterrain est caractérisé par une biomasse importante mais une production annuelle très faible (3% de la production annuelle totale) (Duarte *et al.*, 1998). Le temps de renouvellement du carbone dans les feuilles de posidonies à Calvi est inférieur à 9 mois (Bouquegneau *et al.*, 1994). Par contre, ce temps est estimé à plusieurs années (0.13 an^{-1}) pour les racines et les rhizomes (Romero *et al.*, 1992). D'autre part, la dégradabilité des racines et rhizomes est nettement inférieure à celle des feuilles, partiellement à cause de leur qualité nutritive inférieure (Enriquez *et al.*, 1993). Leur décomposition est lente et souvent incomplète, de sorte qu'une fraction substantielle du carbone (et dans une moindre mesure des nutriments) contenu dans ces organes peut se retrouver enfouie à long terme dans le sédiment (Romero *et al.*, 1994). Cet enfouissement est d'ailleurs considéré comme un puits majeur de carbone dans les océans (30% du puits total associé à la photosynthèse) (Duarte & Cebrian, 1996).

La dynamique des détritiques dans l'herbier à *P. oceanica* est extrêmement complexe (Mateo & Romero, 1997). Les organes souterrains se dégradent très lentement, en particulier les sucres et les fibres de structure, ce qui permet l'accumulation de matériel et la formation de la matte (Pergent *et al.*, 1994, Mateo *et al.*, 1997). Les feuilles sont soit exportées hors de l'herbier, soit dégradées, soit enfouies dans la matte et partiellement dégradées (Pergent *et al.*, 1994 ; Mateo & Romero, 1997). L'exportation s'effectue vers les plages où les fragments de feuilles forment des amas nommés « banquettes » et vers les zones profondes. A Calvi, des fibres de posidonies sont trouvées dans le sédiment situé le long des pentes du canyon (jusqu'à plus de 1000 m de profondeur) (Burhenne, 1981). En moyenne, 30% de la production primaire de carbone est exportée (Pergent *et al.*, 1994). Cette proportion est cependant variable et est déterminée par les effets de l'hydrodynamisme (eux-mêmes liés à la profondeur et à la densité de l'herbier) (Romero *et al.*, 1992). L'impact de l'exportation de nutriments (N, P) est cependant inférieur à l'exportation de carbone (entre 10 et 20 % des besoins annuels) (Mateo & Romero, 1997). En effet, un recyclage interne relativement efficient existe chez *P. oceanica*, permettant de résorber une part importante des nutriments contenus dans les feuilles sénescentes (Alcoverro *et al.*, 2000 ; Lepoint *et al.*, soumis).

Une grande partie de la production primaire foliaire est cependant dégradée *in situ* ce qui contribue à maintenir les nutriments au sein du système (Mateo & Romero, 1997). Une

partie des détritiques est très réfractaire à la dégradation (en particulier les fibres de structure) et constitue des pelotes fibreuses fréquemment retrouvées sur les plages et dans les zones profondes. La dégradation s'effectue au niveau de la litière de feuilles mortes qui couvre le sédiment de l'herbier. L'endofaune, la macrofaune détritivore et psammivore, et les bactéries sont responsables de ce recyclage.

Enfin, une dernière partie des feuilles est enfouie et participe à l'élaboration de la matrice en tant que fraction fine particulaire (Dauby *et al.*, 1995) ou attachée au rhizome (écailles). Les processus de dégradation se poursuivent lentement dans la matrice, régénérant des nutriments éventuellement disponibles pour les racines de posidonies.

e. Communautés bactériennes

Ces communautés sont très importantes dans les herbiers à phanérogames où elles participent activement au recyclage de la matière organique (Moriarty & Boon, 1989 ; Blackburn *et al.*, 1994 ; Herbert, 1999). Les interactions entre la dynamique bactérienne et la dynamique des phanérogames sont complexes et largement méconnues.

Des bactéries de divers types sont présentes dans tous les compartiments de l'herbier : bactéries épiphytes des feuilles, bactéries de la colonne d'eau dans la canopée, bactéries benthiques et du sédiment. Les bactéries épiphytes sont considérées comme les premiers colonisateurs des jeunes feuilles (Mazzella & Russo, 1989). Elles sont généralement accompagnées de cyanobactéries fixatrices d'azote dont l'impact sur le cycle de l'azote dans l'herbier à *P. oceanica* est actuellement inconnu. Chez *Zostera marina*, les bactéries épiphytes sont présentes sur toute la longueur des feuilles et leur abondance semble corrélée à l'âge et à la longueur des feuilles (Törnblom & Søndergaard, 1999). Chez *P. oceanica*, Mazzella & Russo (1989) observent ces bactéries principalement à la base des feuilles, c'est-à-dire sur les parties jeunes et vierges.

La production, la biomasse et la composition spécifique des bactéries libres vivant dans l'eau de mer de la canopée ne semblent pas différer des communautés du reste de la colonne d'eau (Delille *et al.*, 1996). Ceci n'est cependant pas généralisable à l'ensemble des herbiers puisque Moriarty & Boon (1989) mesurent des abondances bactériennes plus grandes dans la canopée de *Thalassia hemperichii* que dans la colonne d'eau adjacente.

Les biomasses et productions bactériennes sont, en général, plus élevées dans et sur le sédiment que dans la colonne d'eau (2 à 3 ordres de grandeurs) (Delille *et al.*, 1996). De plus, ces paramètres sont plus élevés dans l'herbier que dans les sédiments sans végétation (1 ordre de grandeur) (Delille *et al.*, 1996). Cette différence semble en partie liée à l'abondance de matière organique dans les sédiments colonisés par les herbiers (Danovaro *et al.*, 1994 ; Herbert, 1999). Pedersen *et al.* (1999) ont montré expérimentalement que l'activité bactérienne augmentait suite à l'addition de détritiques issus de *Zostera marina*. D'un point de vue spatial, l'activité bactérienne tend à augmenter quand la production foliaire et la densité des pousses augmentent (Lopez *et al.*, 1995 ; Moriarty & Boon, 1989). Par contre, Lopez *et al.* (1995) montrent que les variations saisonnières de l'activité bactérienne sont inversement corrélées avec la dynamique saisonnière de l'herbier, apparemment à cause de la compétition pour les nutriments inorganiques. Ces auteurs montrent que l'activité bactérienne augmente suite à l'addition expérimentale de nutriments (Lopez *et al.*, 1998). Cet effet ne perturbe pas le cycle saisonnier de la biomasse et de la production bactérienne mais, par contre, conduit à une diminution des contenus en matière organique du sédiment, c'est-à-dire à une dégradation plus rapide des détritiques issus des posidonies. La communauté bactérienne benthique semble donc limitée en partie par la disponibilité en nutriments. Cependant, comme pour les bactéries pélagiques, c'est la température qui semble être le principal facteur contrôlant la dynamique saisonnière de cette communauté (Danovaro *et al.*, 1994). D'autre part, le broutage par la faune vagile est probablement un facteur de contrôle des bactéries de la surface du sédiment et des feuilles (Moriarty & Boon, 1989).

f. Variabilités temporelle et spatiale

Les différents écosystèmes à phanérogames marines sont connus depuis longtemps comme des écosystèmes dynamiques sur plusieurs échelles d'espace et de temps (Clarke & Kirkman, 1989). La canopée des herbiers à posidonies est caractérisée par une très grande variabilité saisonnière et spatiale (*e. g.* Bay, 1984 ; Duarte 1989 ; Buia *et al.*, 1992 ; Pergent *et al.*, 1994 ; Alcoverro *et al.*, 1995), ce qui l'oppose au compartiment souterrain (Romero *et al.*, 1992). Dans la Baie de la Revellata, les biomasses foliaires maximales sont généralement observées en juin/juillet (Bay, 1984 ; Gobert *et al.*, 1995). Cependant, Buia *et al.* (1992) rapportent que ces maxima ne sont pas toujours observés le même mois

d'une année à l'autre, en relation avec la variabilité des conditions environnementales (en particulier la température). Cette variabilité inter-annuelle existe également pour les valeurs maximales et minimales (Gobert & Bouquegneau, soumis) et les modes de croissance (Marbà *et al.*, 1996).

Les biomasses minimales sont observées entre décembre et février après la chute massive des feuilles mortes. Le vieillissement et la chute des feuilles sont continus et montrent une accélération très marquée dès la fin de l'été. Ces deux processus sont contrôlés physiologiquement ; ils s'accompagnent, par exemple, d'une résorption des éléments essentiels, de sorte que les concentrations de ces éléments dans les feuilles sénescentes sont inférieures à celles mesurées dans les tissus vivants (e. g. Mateo & Romero, 1997). La chute des feuilles est parfois considérée comme un mécanisme de défense contre l'encroûtement par les organismes épiphytes (Orth & Van Monfrans, 1984). Ce processus, en l'absence de pression par les herbivores, constitue la principale possibilité de perte de nutriments hors du système (Hemminga *et al.*, 1991). Cependant, environ 70% du carbone et 80-90% de l'azote et du phosphore incorporés dans la production foliaire sont dégradés au niveau de la prairie (Pergent *et al.* 1994 ; Mateo & Romero, 1997).

Une majorité de jeunes feuilles apparaît en automne et il est possible de caractériser des « générations » de feuilles (Bay, 1984). En automne, les feuilles sont petites et nombreuses. La production foliaire présente également un cycle saisonnier : elle est maximale au printemps (de février à juin) et minimale à la fin de l'été et en automne (Bay, 1984). Cependant, ici aussi ce plan n'est pas fixe et d'une année à l'autre les mois où la production est maximale varient quelque peu.

Les facteurs contrôlant la dynamique saisonnière de la biomasse et de la production foliaire sont multiples. En premier lieu, Marbà *et al.* (1996) rappellent que le cycle saisonnier possède une forte composante intrinsèque qui se traduit, entre autres, dans la régulation interne des pools de nutriments et qui amplifie ou minimise l'effet des facteurs externes. Alcoverro *et al.* (1995) ont montré que le cycle solaire annuel serait le facteur externe principal influençant la dynamique saisonnière de *P. oceanica*. Marbà & Duarte (1997) attribuent l'essentiel de la variabilité spatiale à grande échelle aux oscillations inter annuelles du climat. Les variations de température, reliées au cycle solaire, apparaissent

comme un meilleur paramètre que la lumière seule pour décrire et/ou modéliser la production primaire (Zupo *et al.*, 1997). La disponibilité en lumière est également un facteur influençant la structure au niveau spatial local (en particulier en relation avec la bathymétrie) (Dalla Via *et al.*, 1998; El Kalay, soumis).

Par ailleurs, les phanérogames marines présentent une production annuelle et des besoins en nutriments importants (Hemminga *et al.*, 1991). La disponibilité en nutriments peut parfois jouer un rôle limitant de la production primaire d'herbiers de différents milieux et climats (*e. g.* Fourqurean *et al.*, 1992a ; Agawin *et al.*, 1996 ; Pedersen *et al.*, 1997a ; McMahon & Walker, 1998 ; Udy *et al.*, 1999), voire déterminer la composition spécifique d'un herbier (Fourqurean *et al.*, 1995). Ce rôle est souvent limité spatialement et temporellement, et généralement subordonné au contrôle par la température et la disponibilité en lumière (*e. g.* Dennison *et al.*, 1987 ; Terrados *et al.*, 1999).

Les herbiers de zones tempérées de milieux sableux sont limités par l'azote (Short, 1987) et les herbiers tropicaux sur substrats carbonatés par le phosphore (Fourqurean *et al.*, 1992b). Mais cette généralisation souffre de nombreuses exceptions en milieux tropicaux (Udy *et al.*, 1999) et tempérés (Perez *et al.*, 1991).

Alcoverro *et al.* (1997b) montrent que, le long de la côte espagnole, la limitation par la disponibilité en nutriments (N ou P) varie d'une prairie à posidonies à l'autre qualitativement et quantitativement. Elle est parfois complètement absente. Ils montrent qu'il existe une bonne corrélation entre l'importance (et la nature) de cette limitation et la disponibilité en nutriments du sédiment. Cette relation entre concentration en nutriments du sédiment et limitation a été mise en évidence par d'autres auteurs pour d'autres herbiers (Fourqurean *et al.*, 1992b; Lee & Dunton, 1999a). D'autre part, l'élongation de feuilles suite à l'addition expérimentale de N et P est toujours modeste. L'impact de la limitation est ponctuelle et est maximale pendant l'été (Alcoverro *et al.*, 1997b). Alcoverro *et al.* (1995) montrent qu'elle explique en partie la variabilité locale (spatiale et temporelle).

Les pressions de prédation exercées par les herbivores sont un autre facteur important de contrôle de la dynamique des écosystèmes. Dans les herbiers, ce contrôle est généralement considéré comme limité (Ott & Maurer, 1977). Pour *P. oceanica*, Cebrian *et al.* (1996) estiment que l'impact des herbivores représente en moyenne 2% de la

production primaire. Localement, au nord de l'Espagne, elle atteindrait 5% (Cebrian *et al.*, 1996). Le poisson herbivore *Sarpa salpa*, ainsi que l'oursin *Paracentrotus lividus* sont les principaux macro-herbivores dans les herbiers à *P. oceanica* (Kirkman & Young, 1981). Dans la Baie de la Revellata, l'impact de *Sarpa salpa* est estimé à 15% de la production foliaire annuelle (Havelange *et al.*, 1997). A Calvi, les oursins sont pratiquement absents dans l'herbier, mais sont présents sur les rochers adjacents (Bay, 1978). Cependant, dans d'autres régions méditerranéennes, Kirkman & Young (1981) ont montré que, lorsque les populations d'oursins deviennent localement importantes, *Paracentrotus lividus* peut consommer la totalité de la biomasse présente.

Plusieurs études ont récemment remis en question les estimations de l'impact des herbivores sur les écosystèmes (Valentine & Heck, 1999 ; Valentine *et al.*, 2000). Ils rappellent que des organismes herbivores sont présents dans tous les herbiers du monde. De plus, la contribution du broutage par la faune vagile est rarement prise en compte. Par exemple, Gambi (2000) a récemment découvert des polychètes foreurs à la base des feuilles de posidonies. Leurs galeries peuvent avoir un effet délétère sur l'ensemble de la feuille. Mazzella & Russo (1989) observent des nécroses à la surface des feuilles broutées par les mollusques gastéropodes. A l'opposé, Valentine *et al.* (1997) ont montré expérimentalement que la densité et la productivité des pousses de *Thalassia testudinum* pouvaient être augmentées suite à l'action des herbivores. Enfin, plusieurs expériences récentes montrent que la pression de prédation exerce un contrôle sur la biomasse épiphyte (Heck *et al.*, 2000), ce qui, indirectement, a un effet positif sur la production foliaire (Williams & Ruckelhaus, 1993).

5.2.3 Dynamique de l'azote chez les phanérogames marines

Les phanérogames marines font face à un paradoxe quant à leurs exigences en lumière et nutriments (Hemminga *et al.*, 1991 ; Fourqurean *et al.*, 1992b). D'une part, elles ont besoin de lumière pour survivre mais elles vivent sous l'eau, un milieu où la lumière est rapidement atténuée. En plus de lumière, elles ont besoin de nutriments inorganiques. Or, la présence de nutriments dans la colonne d'eau génère une plus grande production phytoplanctonique et donc une atténuation de la lumière plus importante. Les phanérogames marines sont souvent cantonnées aux 5 premiers mètres d'eau en milieux eutrophes. Par contre, dans les milieux pauvres en nutriments et oligotrophes, les

profondeurs atteintes sont beaucoup plus importantes (plus de 40 m pour *P. oceanica*) (Duarte, 1991). Malgré la pauvreté relative de ces milieux, les phanérogames présentent une production très élevée et constituent parfois le stade climax de l'écosystème (Hemminga *et al.*, 1991). A partir de ces paradoxes, Patriquin (1972) se pose la question de savoir comment les phanérogames marines peuvent satisfaire leurs exigences en nutriments inorganiques et en particulier en azote dans de telles conditions de pauvreté en nutriments.

Une des réponses à ce problème est que leur budget en azote est particulièrement complexe tant au niveau de l'origine que de la nature de l'azote utilisé. L'aptitude des phanérogames marines à exploiter plusieurs sources d'azote (d'origine et de nature multiples) leur permet d'assurer durablement leurs besoins en nutriments (Pedersen & Borum, 1992). L'origine de l'azote peut être externe (= incorporation) ou interne (= résorption & recyclage). Grâce à leurs racines, elles exploitent les pools de nutriments dissous dans l'eau interstitielle et grâce à leurs feuilles, les nutriments issus de la colonne d'eau. Les rhizomes, à notre connaissance, ne sont jamais considérés comme pouvant incorporer des nutriments et sont généralement ignorés dans les études dont nous disposons (e. g. Lee & Dunton, 1999b). Cependant, l'incorporation d'azote par les feuilles est mesurable dans les milieux les plus pauvres en azote, ce qui traduit une relativement grande affinité de ces organes pour ces substances (Stapel *et al.*, 1996).

Dans l'ensemble, l'incorporation par les racines apparaît comme la principale source d'azote inorganique, entre autres parce que les concentrations en nutriments dans le sédiment sont généralement plus élevées que dans la colonne d'eau (Fourqurean *et al.*, 1992b). Cependant, cette situation n'est pas généralisable à l'ensemble des espèces ou des herbiers. Chez *Phyllospadix torreyi* qui vit sur les rochers, la contribution des racines est quasi nulle (Terrados & Williams, 1997). Par contre, dans l'herbier à *Thalassia testudinum* étudié par Patriquin (1972), les racines pourraient potentiellement incorporer la totalité des nutriments nécessaires à la production primaire. La principale limitation de l'incorporation de nutriments par les racines semble être la diffusion des nutriments dans l'eau interstitielle (Stapel *et al.*, 1996 ; Touchette & Burkholder, 2000). D'autre part, divers auteurs ont démontré que les feuilles, tels les thalles de macroalgues, pouvaient également incorporer des nutriments (e. g. Thursby & Harlin, 1982, 1984 ; Stapel *et al.*, 1996 ; Terrados & Williams, 1997 ; Lee & Dunton, 1999b). Chez les jeunes plantules,

l'incorporation par les feuilles est l'unique moyen d'obtenir des nutriments de l'environnement extérieur (Paling & McComb, 1994). Comme le montrent les nombreuses études effectuées sur *Zostera marina*, les contributions relatives des racines et des feuilles diffèrent en fonction des sites étudiés (e. g. Hansen *et al.*, 2000 ; Pedersen & Borum, 1993 ; Risgaard-Petersen *et al.*, 1998). Les contributions relatives des feuilles et des racines semblent en partie dépendre de la disponibilité en nutriments dans l'environnement (Touchette & Burkholder, 2000). D'autre part, Lee & Dunton (1999b) montrent que la biomasse relative des racines par rapport aux feuilles est plus élevée dans les sites où les concentrations en azote sont plus faibles dans l'eau interstitielle. En laboratoire, Thursby & Harlin (1982) ont montré que l'augmentation de l'incorporation d'ammonium par les feuilles diminue l'incorporation par les racines chez *Zostera marina*. Chez cette espèce, toutes les feuilles incorporent les nutriments à la même vitesse (Borum *et al.*, 1989). Cependant, par l'utilisation du traceur ^{15}N , ces auteurs ont montré que l'azote incorporé par les feuilles les plus âgées est transféré rapidement vers les tissus les plus actifs ou vers les fleurs (Iizumi & Hattori, 1982). C'est principalement dans ces tissus que se concentrent les activités d'assimilation de l'azote inorganique (Kraemer & Alberte, 1993). Chez *P. oceanica*, l'assimilation se déroule également préférentiellement dans les tissus les plus actifs (Kraemer *et al.*, 1997).

En général, l'affinité des feuilles pour les nitrates et l'ammonium est plus grande que celle des racines (Thursby & Harlin, 1982 ; Lee & Dunton, 1999b). Touchette & Burkholder (2000) considèrent que les nitrates sont la source principale d'azote incorporée par les feuilles et que l'ammonium est la source préférentiellement incorporée par les racines. Pour ces dernières, l'incorporation des nitrates est très limitée (e. g. Iizumi & Hattori, 1982) et souvent considérée comme négligeable (Lee & Dunton, 1999b).

En ce qui concerne l'incorporation de nutriments organiques (acides aminés dissous,...) par les phanérogames marines, il n'existe, à notre connaissance, aucune étude. Il est démontré que ces composés constituent dans les zones oligotrophes et eutrophes une source d'azote importante pour le phytoplancton et pour les bactéries hétérotrophes (Bronk *et al.*, 1994 ; Middelburg & Nieuwenhuize, 2000).

La fixation d'azote atmosphérique est une autre source externe d'azote pour les phanérogames marines. Plusieurs études rapportent des associations plus ou moins

étroites entre des organismes fixateurs de N_2 et des phanérogames marines. Ces organismes sont présents parmi les épiphytes et dans la rhizosphère où ils peuvent être étroitement liés aux racines et aux rhizomes (O'Donohue *et al.*, 1991). Dans une étude effectuée dans un herbier à *Z. noltii* du bassin d'Arcachon, Welsh *et al.* (1996) estiment que la fixation de N_2 par les bactéries de la rhizosphère représente potentiellement 5 à 10% des besoins annuels de la plante. Ceci correspond aux estimations de McGlathery *et al.* (1998) pour un autre herbier de zone tempérée. Par contre, cette contribution est beaucoup plus élevée dans les herbiers tropicaux puisque O'Donohue *et al.* (1991) estiment que 50% de l'azote incorporé par *Zostera capricorni* provient de la fixation de l'azote atmosphérique dans la rhizosphère. Ces auteurs démontrent, à l'aide du traceur ^{15}N , qu'il y a un transfert effectif entre le sédiment et la plante. Ce transfert est à double sens puisque McGlathery *et al.* (1998) montrent qu'il y a couplage entre les dynamiques saisonnières de la fixation d'azote et de la production de racines par *Zostera marina*.

Enfin, la réutilisation des pools internes de nutriments, résorbés des tissus sénescents et transloqués dans des tissus en croissance peut constituer un processus important permettant à la plante de couvrir ses besoins en azote et phosphore (Patriquin, 1972). Ce recyclage permet également de diminuer la dépendance de la plante vis-à-vis du milieu extérieur (Borum *et al.*, 1989). Ce processus est bien établi pour les plantes terrestres chez lesquels il peut couvrir 90% des besoins annuels en azote (Chapin & Kedrowski, 1983). Dans une revue récente de la littérature, Hemminga *et al.* (1999) estiment que chez les phanérogames, paradoxalement, le recyclage est peu efficient et peu développé. En moyenne, le recyclage permet de réduire de 10 à 20 % les besoins extérieurs en azote chez *Zostera marina* et diverses espèces tropicales (Pedersen & Borum, 1993 ; Stapel & Hemminga, 1997). Mais chez *P. oceanica*, Alcoverro *et al.* (2000) ont montré que cette contribution était de 40% pour l'azote et 60% pour le phosphore. Dès lors, le recyclage des constituants internes représente probablement chez cette espèce un processus important pour couvrir les besoins en nutriments.

5.3 Communautés de macroalgues épilithes

5.3.1 Généralités

Les macroalgues sont présentes sur toutes les côtes du monde où elles constituent un des compartiments autotrophes les plus importants (Hanisak, 1983). On dénombre actuellement 9000 espèces de macroalgues marines qui sont classées selon leur morphologie, leur cycle reproducteur et leur composition pigmentaire dans trois embranchements distincts (Chlorophycées, Rhodophycées, Phéophycées). La diversité morphologique et écologique de ces plantes est extrêmement importante. Les macroalgues constituent des associations pluri-spécifiques appelées peuplements (Péres & Picard, 1964). Ces peuplements occupent souvent des zones très précises sur la ceinture rocheuse, déterminées par les exigences (par exemple : la disponibilité en lumière), et/ou la tolérance aux facteurs externes (dessiccation dans la zone des marées, résistance à l'action des vagues, ...) de chaque espèce. L'action des herbivores a également un rôle structurant sur la répartition spécifique des algues (e. g. Hauxwell *et al.*, 1998). Enfin, les disponibilités en substrats rocheux et en nutriments exercent parfois un contrôle limitant sur le développement de ces communautés (Hanisak, 1983).

5.3.2 Biocénose à algues photophiles (BAP)

En Méditerranée, l'étage infra-littoral des zones rocheuses est colonisé par des macroalgues formant la biocénose à algues photophiles (BAP) (Péres & Picard, 1964). Cette biocénose se rencontre entre quelques centimètres sous la surface de l'eau (niveau moyen) et 40 m de profondeur. Dans la Baie de Calvi, la limite inférieure de cette biocénose se situe vers 30 mètres (Clarisse, 1984).

La BAP est caractérisée par la présence d'une strate algale élevée formée de Phéophycées ou de Rhodophycées (souvent très épiphytées) et d'une sous-strate composée d'algues gazonnantes. Cette biocénose se diversifie en un nombre important de peuplements caractérisés par leur composition spécifique (fig. 3). Jusque dans les années 80, le peuplement dominant de la BAP dans l'ensemble de la Baie était l'association à *Cystoseira balearica* (Clarisse, 1984). Cette association forme un environnement complexe qui abrite de nombreuses espèces animales sessiles ou

mobiles. Par exemple, Poulicek (1985) y dénombre plus de 100 espèces de mollusques. A partir de la fin des années 80, cette algue a fortement régressé (Hoffmann *et al.*, 1992). Actuellement, elle reste dominante sur 40 % de la surface rocheuse de la Baie de la Revellata. Elle est présente en petits peuplements sur 30 % de cette surface et est absente sur les 30 % restants (Janssens, 2000). Cette régression est généralement attribuée à l'impact du développement du tourisme dans la ville de Calvi et à l'augmentation des effluents anthropiques déversés dans la baie (Hoffmann *et al.*, 1988). Cette hypothèse semble confirmée par le fait que les peuplements sont très dégradés au niveau de la citadelle et de l'égout de Calvi (Janssens *et al.*, 1993).

Dans les zones où *Cystoseira balearica* a régressé, d'autres algues photophiles ont colonisé le substrat, en particulier *Halopteris scoparia* et *Dictyota dichotoma*. Ces algues font également partie de la BAP, mais n'étaient pas dominantes auparavant. Ces peuplements présentent des biomasses nettement inférieures à celles des cystoseires (Janssens, 2000) et, d'autre part, des changements profonds de la faune associée ont été constatés (Havelange, 1991).

Dans la BAP, nous avons choisi d'échantillonner le peuplement à *H. scoparia*. Ce peuplement n'est pas représentatif de l'ensemble des peuplements algaux de la baie qui sont particulièrement diversifiés. L'étude des variations spatiales et temporelles des différents peuplements d'algues photophiles ne figurant pas parmi nos objectifs, nous avons choisi un peuplement qui constitue sur notre lieu (et profondeur) d'expérimentation la majeure partie des peuplements photophiles algaux. *Halopteris scoparia* (L) Sauvageau est une algue brune qui se présente sous forme de touffes brun foncé de 10-15 cm de hauteur, constituées de filaments rudes au toucher, et fixées par des rhizoïdes. Les axes ramifiés prennent une forme différente en été et en hiver. Les cellules apicales de ces axes sont très grosses et bourrées de granules phénoliques. Il s'agit d'une espèce pérenne que l'on rencontre dans les biotopes calmes et battus depuis la surface jusqu'à 15 m de profondeur.

5.3.3 Dynamique de la BAP

Comme les herbiers à phanérogames, la biocénose à algues photophiles est une communauté extrêmement dynamique et productive. Ballesteros (1989) estime que la

production primaire des différents peuplements varie entre $77 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (peuplement à *Halimeda tuna*) et $2175 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (peuplement à *Cystoseira mediterranea*), soit, respectivement, 36.5 et 880 $\text{gC}.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Dans la Baie de la Revellata, des études de croissance permettent d'estimer que la production de *Cystoseira balearica* est comprise entre 130 et 520 $\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ soit entre 48 et 160 $\text{gC}.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (respectivement Hoffmann *et al.*, 1992 et Janssens, 2000). La production primaire d'*Halopteris* est apparemment du même ordre de grandeur (Gacia *et al.*, 1996). L'étude de la dynamique de ces peuplements est cependant difficile en raison de la composition pluri-spécifique de la communauté et de la variabilité expérimentale (Littler & Arnold, 1980).

Chaque espèce de la BAP possède sa propre dynamique saisonnière : par exemple *Cystoseira balearica* est une algue dont les parties basales sont persistantes et qui présente deux périodes annuelles de croissance puis de perte de rameaux (Hoffmann *et al.* 1992). Plus de 90% de matériel produit par cette algue ne se retrouve pas dans les parties persistantes. *H. scoparia* est également une algue dont certaines parties sont persistantes mais elle présente une croissance unimodale (Janssens, 2000). Janssens (com. pers.) estime que 60% de la plante sont renouvelés chaque année. Par contre, les *Dictyota spp* sont des algues annuelles qui se développent principalement au printemps et en été (Larock, 1998).

Les dynamiques saisonnières de ces plantes possèdent une forte composante intrinsèque sur laquelle agissent différents facteurs environnementaux. La température et la disponibilité en lumière sont deux facteurs prépondérants (Ballesteros, 1989). Cependant, la disponibilité en nutriments est également un facteur important, en particulier dans les zones pauvres en nutriments comme la Méditerranée (e. g. Ballesteros, 1989 ; Vidondo & Duarte, 1995).

5.3.4 Catégories fonctionnelles

Littler & Littler (1980) ont déterminé différentes catégories fonctionnelles basées sur des considérations morphologiques, physiologiques et écologiques. Ils distinguent, entre autres, les algues opportunistes qui présentent des morphologies simples et des taux de croissance très élevés (stratégie de type R) et les algues persistantes qui sont morphologiquement plus complexes et présentent des taux de croissance plus faibles

(stratégie de type K). Ces deux stratégies sont évidemment les deux extrêmes d'un continuum de stratégies possibles (Rosenberg & Ramus, 1984). Cependant, les groupements de Littler & Littler (1980) semblent avoir été utilisés abusivement pour expliquer tous les aspects de l'écologie des macroalgues (Padilla & Allen, 2000). Ces auteurs montrent que les mesures de production primaire et d'incorporation collent bien avec ces groupements, mais que les études sur la résistance aux herbivores ou aux stress physiologiques sont en désaccord avec le modèle basé sur la morphologie. Padilla & Allen (2000) plaident pour plus d'expérimentation et pour une remise en question du modèle de Littler & Littler (1980).

5.3.5 Dynamique de l'azote chez les macroalgues

Les algues opportunistes ont des besoins en N et P élevés et sont susceptibles d'être limitées par la disponibilité de ces nutriments (Pedersen, 1995). Les algues pérennes sont considérées comme tolérantes au stress (Grime, 1979) et adaptées à des concentrations faibles en nutriments. Elles constituent une part importante des communautés algales en zone oligotrophe (Duarte, 1995).

Pedersen & Borum (1996) montrent que, dans un estuaire de la zone tempérée, l'azote requis par unité de biomasse est 30 fois plus élevé chez une algue opportuniste que chez une algue persistante. Ils attribuent cette différence au fait que les algues opportunistes étudiées présentent des taux de croissance 10 fois plus élevés et des besoins internes en azote 3 fois plus élevés. Ces résultats suggèrent que les différences spécifiques du taux de croissance et des besoins internes en azote déterminent l'étendue de la limitation de la croissance par les nutriments. Rosenberg & Ramus (1984) et Wallentinus (1984) confirment l'hypothèse de Littler & Littler (1980) selon laquelle les espèces à croissance rapide possèdent, en général, des vitesses d'incorporation de l'azote plus élevées que les espèces à croissance lente. Ces vitesses sont influencées par l'appartenance à un groupe fonctionnel donné mais également par la concentration externe en nutriments, la température et la morphologie du thalle (Hanisak, 1983 ; Wallentinus, 1984). En particulier, il existe une relation entre les vitesses maximum d'incorporation et le rapport surface : volume (Hein *et al.*, 1995). Cependant, en l'absence d'incorporation active (et de cinétique de saturation), Taylor *et al.* (1998) montrent que l'incorporation d'ammonium est reliée à la surface seule. Pedersen & Borum (1997) trouvent des vitesses de quatre à six

fois plus élevées chez les algues à croissance rapide que chez les algues à croissance lente. Mais le rapport entre capacité d'incorporation et besoin interne en azote est favorable aux algues à croissance lente qui sont plus capables de rencontrer leurs besoins en milieux pauvres en nutriments (Pedersen & Borum, 1997). Ceci expliquerait que, lorsque les concentrations en nutriments augmentent dans le milieu, les algues éphémères sont favorisées et remplacent les algues à croissance lente (Pedersen, 1995 ; Valiela *et al.*, 1997).

D'autre part, la plupart des algues pérennes ont la possibilité de stocker les nutriments et d'en différer l'utilisation (de quelques semaines à plusieurs mois) (e. g. Pedersen & Borum, 1996). Ils peuvent être stockés soit sous leur forme d'incorporation (en particulier NO_3) (e. g. *Laminaria longicornis*, Chapman & Craigie, 1977), soit sous une forme organique (AA dissous chez *Gracilaria tikvahiae*, Bird *et al.*, 1982). Il existe probablement aussi des processus de remobilisation similaires à ceux observés chez les plantes supérieures. Cette capacité de stockage est particulièrement développée chez les algues de milieux pauvres en nutriments (Vidondo & Duarte, 1995). Elle n'est cependant pas uniformément répandue parmi les algues : *Dictyosphaeria cavernosa* est pratiquement incapable de stockage ce qui nécessite un apport constant d'azote et de phosphore chez cette espèce tropicale (Larned & Stimson, 1996).

5.3.6 Limitation par les nutriments

Néanmoins, diverses études effectuées en zone oligotrophe démontrent que, comme les autres organismes autotrophes, la limitation par les nutriments existe chez les macroalgues (Duarte, 1995). Cette limitation peut être faible et ponctuelle comme chez *Caulerpa taxifolia* (Delgado *et al.*, 1996, Gacia *et al.*, 1996). Par contre, chez *Codium bursa*, Vidondo & Duarte (1995) montrent que la production est directement corrélée aux concentrations ambiantes en phosphore. Ce contrôle est si sévère que chez *Codium bursa* le cycle de production est découplé par rapport au cycle saisonnier de la lumière et de la température (Vidondo & Duarte, 1995). D'autres algues, comme les cystoseires, présentent des limitations ponctuelles et saisonnières (Delgado *et al.*, 1994) se rapprochant de ce qui est observé pour les posidonies (Alcoverro, 1997b).

Dans la Baie de Calvi, *Cystoseira balearica*, *H. scoparia* et *Dictyota* spp. présentent des rapport N :P élevés, ce qui pourrait témoigner d'une limitation par le phosphore de ces algues (Larock, 1998).

D'autre part, Lapointe *et al.* (1987) démontrent que le degré et le type de limitation des macroalgues marines tropicales sont dépendants de l'espèce mais aussi de l'écosystème. Dans cette étude, les échantillons d'algues provenant d'une mangrove n'étaient jamais limités par l'azote ou le phosphore, contrairement aux échantillons prélevés dans le récif corallien.

La plupart des macroalgues vivent attachées à un substrat dur qui ne peut constituer une source de nutriments. La colonne d'eau est la source principale de nutriments pour la plante (Hanisak, 1983). Les algues vivants sur (ou à proximité) du sédiment constituent une première exception. Par exemple, chez les caulerpales, les rhizoïdes sont fonctionnellement aptes à incorporer l'azote inorganique du sédiment (Williams, 1984). Cette particularité pourrait expliquer l'absence de limitation par les nutriments chez *Caulerpa taxifolia* quand elle se développe dans les herbiers à posidonies (Delgado *et al.*, 1996). Certaines algues développent des lacunes dans lesquelles elles « piègent » le flux de nutriments provenant du sédiment où les concentrations en azote inorganique sont de dix à cent fois supérieures à celles de la colonne d'eau (Stimson & Larned, 2000). *Dictyosphaeria cavernosa* utilise les deux sources d'azote à sa disposition (Larned & Stimson, 1996). Lorsque les vitesses de courant sont supérieures à 0.05 m.s^{-1} , elle utilise préférentiellement l'azote de la colonne d'eau. Lorsque ces vitesses décroissent, cet apport devient insuffisant et l'algue utilise l'azote en provenance du sédiment (Larned & Atkinson, 1997).

D'autre part, les macroalgues sont souvent colonisées par une faune sessile et mobile abondante. Les produits d'excrétion de cette faune peuvent suffire à assurer les besoins en azote d'algues dont la canopée est suffisamment complexe et haute pour créer un micro-environnement où les mouvements d'eau sont faibles (Taylor & Rees, 1998). Cette relation, démontrée pour la fucale *Carpophyllum plumosum*, est probablement très répandue chez les algues à morphologie semblable des zones oligotrophes (Taylor & Rees, 1998).

PROBLÈME ET OBJECTIF GÉNÉRAL

Dans ce travail, nous tentons de répondre au paradoxe apparent suivant : d'une part, les eaux de la Baie de Calvi (Corse) possèdent des caractéristiques océaniques (pauvreté extrême en nutriments, oligotrophie, composition spécifique du plancton) (Dauby, 1985 ; Brohée *et al.*, 1989 ; Goffart, 1992) mais, d'autre part, les communautés végétales benthiques sont caractérisées par la présence d'espèces productives et abondantes (phanérogames marines, microalgues et macroalgues photophiles) (Bay 1984 ; Hoffmann *et al.*, 1992). Ces différentes espèces entrent en compétition pour les différents nutriments inorganiques qui, dans la Baie de Calvi, constituent une ressource limitée. Cette compétition est extrêmement complexe et agit à de nombreux niveaux d'organisation de l'écosystème. Elle est un trait essentiel de la dynamique des organismes vivants dans les zones côtières méditerranéennes.

Notre premier objectif général est d'aborder l'étude de la compétition pour les nutriments inorganiques azotés par la caractérisation et la quantification des transferts d'azote dans l'écosystème de la Baie de la Revellata (Corse). Notre second objectif général est d'estimer l'impact de cette compétition sur l'écologie de ce milieu côtier méditerranéen oligotrophe.

Plus spécifiquement, nous nous sommes focalisé sur les flux d'incorporation d'azote inorganique dissous (nitrate et ammonium) par les producteurs primaires benthiques (macroalgues et phanérogames marines) et le phytoplancton. Nous avons choisi une approche expérimentale *in situ* utilisant l'isotope stable 15 de l'azote (^{15}N).

Notre stratégie scientifique suit le schéma suivant :

1. mesures des paramètres environnementaux pouvant influencer la dynamique de l'azote dans l'écosystème (lumière, température, concentrations en azote inorganique),
2. mesures des concentrations relatives en azote et des biomasses des organismes étudiés (phytoplancton, macroalgues, posidonies et communauté épiphyte),
3. mesures des vitesses spécifiques et des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par ces organismes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Campagnes

Onze campagnes de prélèvements et expérimentations ont été effectuées à la STARESO (Baie de Calvi, Corse), dont une de plusieurs mois. Le tableau 2 reprend les dates et durées de ces différentes campagnes.

Tableau 2 : Dates et durées des campagnes de prélèvement et d'expérimentation effectuées à la STARESO.

Années	Dates	Durées (jours)
1996	09/02-16/02; 27/05-08/06, 18/10-28/10	28
1997	22/02-04/03; 25/05-06/06; 14/10-24/10	32
1998	16/02-26/02; 26/05-10/06; 23/08-29/08; 23/10-30/10	40
1999	25/02-10/06	100

2. Mesures des paramètres physiques

2.1 Lumière et température

A partir d'octobre 1997, un quantamètre Li-cor (modèle LI-192SA et LI-100-32 pour respectivement le capteur et le data logger) a été utilisé afin de mesurer la flux de photon à la surface de l'eau et à 10 m de profondeur. Les longueurs d'onde mesurées comprises entre 400 et 700 nm correspondent à celles utilisées par les plantes pour la photosynthèse (=PAR : photosynthétique active radiations). Les mesures sont intégrées toutes les 10 minutes. Les résultats sont exprimés en quantité de photons arrivant par unité de surface et par unité de temps ($\text{mole } h\nu \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

Une sonde de température (capteur de température Aanderra 3444, précision : 0.01°C) a été placée par A. Norro en 1996 dans le port de la STARESO (3 m de profondeur). Les données de température sont traitées, notamment, par Gobert *et al.* (soumis) et Janssens

(2000) et sont utilisées dans ce travail pour déterminer l'influence éventuelle de ce paramètre sur les vitesses d'incorporation de nutriments azotés.

3. Mesures des paramètres chimiques

3.1 Mesures des concentrations en nutriments azotés

3.1.1 Types et modes de prélèvements

Les concentrations en nitrate (+nitrites) et ammonium ont été mesurées dans la colonne d'eau et dans l'eau interstitielle du sédiment. Ces prélèvements ont été réalisés lors des mesures d'incorporation de nutriments azotés par les producteurs primaires.

Tout le matériel utilisé pour les prélèvements d'eau de mer sont rincés avec de l'HCl (0.1M) pour décontamination.

Les prélèvements d'eau libre sont réalisés à l'aide de seringues. Les échantillons sont récoltés dans des fioles rincées plusieurs fois avec une partie du prélèvement. Les échantillons sont ensuite congelés (-18°C). Lors des expériences d'incorporation, ces prélèvements sont effectués à 10 m de profondeur dans le système expérimental (description ci-dessous).

Les prélèvements d'eau interstitielle sont réalisés dans l'herbier de posidonies à 10 m de profondeur. Des seringues pourvues d'une pointe inox (10 cm) sont plantées dans le sédiment. Le piston est tiré et maintenu en position d'aspiration. Les seringues sont récupérées après au moins trois heures. Le prélèvement est filtré (GF/A 2.5 cm, Whatman) puis conditionné comme les prélèvements d'eau libre.

3.1.2 Méthodes de mesure

Les mesures de concentration en ammonium et nitrate sont réalisées à l'aide d'une chaîne automatique d'analyse. Les mesures ont été effectuées entre février 1996 et février 1998 sur une chaîne analytique Technicon (Dr Goffart, Laboratoire d'Eco-hydrodynamique). A

partir de cette date, les mesures ont été réalisées sur une chaîne analytique SKALAR (modèle San⁺ avec l'option SA-7052). Les méthodes analytiques utilisées et le type d'appareillage sont similaires et sont décrits ci-dessous. Les limites de détection de ces appareils sont de l'ordre de 0.1 et 0.02 μM pour l'ammonium et les nitrates respectivement. Les précisions analytiques sont respectivement de 0.05 μM pour l'ammonium et 0.01 μM pour les nitrates.

4. Mesures des paramètres biologiques

4.1 Mesures de biomasses

4.1.1 Matière organique particulaire (MOP)

Dans le cadre des expériences d'incorporation de nutriments azotés, la MOP a été récoltée sur filtre GF/F (Whatman). La quantité en carbone et azote contenue sur le filtre a été mesurée et, connaissant le volume filtré, la concentration en carbone ou azote particulaire dans la colonne d'eau a été calculée. Ce type de mesure ne permet pas de faire la distinction entre le carbone et l'azote phytoplanctonique et les autres composantes de la matière particulaire. Ces mesures sont utilisées dans le calcul des flux d'incorporation.

*4.1.2 Herbier à *P. oceanica**

a. Feuilles et communauté épiphyte

Les valeurs de biomasse dans l'herbier sont calculées à partir de la mesure de la densité moyenne en pousses (nombre de pousses $\cdot \text{m}^{-2}$) et du poids sec moyen d'une pousse (g). La mesure de densité s'effectue en plongée selon la méthode décrite par Soullard *et al.* (1994). Il s'agit de compter le nombre de pousses contenues à l'intérieur d'un cercle de surface connue. Ce cercle est lancé au hasard le long de l'isobathe 10 m. Le poids moyen de pousse (ou de chaque type de feuille) est mesuré sur un échantillon de pousse prélevé à 10 m de profondeur. Les feuilles sont grattées pour obtenir la biomasse d'organismes épiphytes, séchées 48 heures à 60°C et pesées ($\pm 0.1 \text{ mg}$). Ces mesures ont été

effectuées régulièrement depuis 1990. Elles sont traitées en détails dans Gobert (1993) et Gobert & Bouquegneau (soumis).

b. Parties souterraines

Les données concernant la biomasse (et la nécromasse) souterraine de l'herbier de posidonies sont plutôt rares. Quatre mesures de biomasse et nécromasse souterraines ont été réalisées afin de quantifier ce stock particulièrement important dans le fonctionnement de l'écosystème.

Un volume de 25X25X30 cm³ de matte a été prélevé à 12m de profondeur. La surface (25X25) est celle employée pour la mesure de densité et la hauteur (30cm). Les racines et les rhizomes vivants et morts contenus dans ce volume ont été triés et pesés.

4.1.3 Biocénose épilithe à algues photophiles

Parmi la biocénose épilithe à algues photophiles, nous avons choisi d'échantillonner le peuplement à *H. scoparia*. L'étude des variations spatiales et temporelles des différents peuplements d'algues photophiles ne figurant pas parmi nos objectifs, nous avons choisi un peuplement qui constitue sur notre lieu (et profondeur) d'expérimentation la majeure partie des peuplements photophiles algaux. Cependant, ce peuplement n'est pas représentatif de l'ensemble des peuplements algaux de la baie qui sont particulièrement diversifiés. Pour l'étude extensive des peuplements algaux de la Baie de Calvi, on se référera aux travaux effectués dans le laboratoire d'algologie de l'Université de Liège (par exemple : Hoffmann *et al.* 1992 ; Janssens *et al.*, 1993 ; Larock, 1998 ; Janssens 2000, Hoffmann *et al.*, 2000).

Les mesures sont réalisées en plongée à proximité de notre site d'expérimentation (8-10m de profondeur) à l'aide d'une suceuse à air comprimé (Janssens, modifiée d'après Bussers *et al.*, 1983). L'ensemble du recouvrement algal est prélevé avec un couteau sur une surface de 20X20cm. Les prélèvements sont tripliqués. Au laboratoire, les prélèvements sont séparés en trois catégories : *Halopteris* sp, *Dictyota* spp et « Autres ». La catégorie « Autres » reprend l'ensemble des autres espèces d'algues (à l'exception des algues très calcifiées du type Corallinacées) qui peuvent constituer une part importante du peuplement à *Halopteris* sp. Chaque catégorie est séchée à 60°C jusqu'à obtention d'un

poids constant. En 1997 et 1998, une mesure de biomasse a été réalisée au cours de chaque campagne de prélèvement. De février à juin 1999, cette mesure a été effectuée mensuellement.

4.2 Analyses élémentaires (carbone – azote)

4.2.1 Prélèvements

a. Algues épilithes

En 1996 et 1997, plusieurs transects verticaux et horizontaux ont été effectués dans la biocénose épilithe à algues photophiles. Des échantillons d'*H. scoparia* ont été prélevés afin de mesurer leur contenu et concentration en azote et carbone ainsi que leur rapport isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Ces prélèvements ont été effectués à proximité du site d'expérimentation. Le tableau 3 reprend les détails concernant ces transects.

Ces analyses sont également réalisées sur les échantillons utilisés lors des expériences d'incorporation.

Tableau 3 : Dates et détails des transects verticaux et horizontaux effectués dans la biocénose épilithe à algues photophiles.

Dates	Détails
22.10.96	Transect vertical 0-10m Prélèvements de 2 <i>H. scoparia</i> tous les mètres
30.06.97	Transect horizontal 100m à partir de l'entrée du port de la STARESO vers la Baie de l'Alga. Prélèvements de 2 <i>H. scoparia</i> tous les 10 m Profondeur 8m

b. Herbier de posidonies

Afin d'estimer les variations spatiales et temporelles du contenu en carbone et en azote ainsi que du rapport isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ des feuilles et organes souterrains de posidonies, trois transects verticaux et un transect horizontal ont été réalisés. Le tableau 4 reprend les détails concernant ces transects. Ces mesures ont été également effectuées sur les

échantillons de matre (biomasse et nécromasse) et sur les échantillons utilisés lors des expériences d'incorporation.

Tableau 4 : Dates et détails des transects verticaux effectués dans l'herbier à posidonies.

Dates	Détails
10.97	Transect vertical de 4 à 40 m à partir de la Bouée 40m (Bloc Bussers) vers la STARESO; 2 pousses prélevées à chaque profondeur (y compris racines et rhizomes) Profondeurs : 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 25, 32, 35, 38
02.98	Transect vertical de 4 à 40 m à partir de la Bouée 40m (Bloc Bussers) vers la STARESO; 2 pousses prélevées à chaque profondeur (y compris racines et rhizomes) Profondeurs : 4, 6, 8, 10, 12, 15, 20, 25, 28, 30, 35, 38
06.06.98	Transect vertical de 4 à 40 m à partir de la Bouée 40m (Bloc Bussers) vers la STARESO; 2 pousses prélevées à chaque profondeur (y compris racines et rhizomes) Profondeurs : 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 20, 25, 30, 35, 38

c. Matière organique particulaire

Des mesures des concentrations et des contenus en azote et carbone ont été réalisées sur les échantillons de matière particulaire récoltés lors des expériences d'incorporation.

4.2.2 Traitement des échantillons

Les algues sont séchées à 60°C pendant 48 heures, pesées puis sont réduites en poudre pour l'analyse élémentaire.

Les feuilles de posidonies sont grattées à l'aide d'une lame de scalpel afin d'en retirer les organismes épiphytes. Les feuilles sont classées en trois groupes, en accord avec la classification de Giraud (1979). Ces trois catégories sont respectivement les jeunes feuilles (taille inférieure à 5cm), les feuilles intermédiaires (taille supérieure à 5cm, absence de ligule) et feuilles adultes (taille supérieure à 5cm, présence de ligule).

Pour les transects verticaux, nous avons sélectionné trois feuilles particulières: la feuille intermédiaire la plus jeune, la feuille adulte la plus jeune et la feuille adulte la plus vieille. Lors de ces transects, deux pousses (feuilles, racines, rhizomes) ont été collectées à chaque profondeur (voir tableau 4).

Les échantillons sont séchés 48 heures à 60°C, pesés et réduits en poudre pour l'analyse élémentaire. Les organismes épiphytes sont décarbonatés par ajout d'une solution HCl (1N) durant 24 heures. Les échantillons sont re-séchés et repesés avant d'être réduits en poudre. Ce traitement permet de réaliser spécifiquement le dosage du carbone organique.

4.2.3 Mesure des concentrations en azote et carbone

Ces mesures sont effectuées à l'aide d'un analyseur élémentaire NA1500 (Carlo Erba, Italie). Cet appareil et les principes relatifs à ces analyses sont présentés ci-après.

Les mesures fournies par l'analyseur élémentaire représentent la concentration relative d'un élément (N ou C) (en poids) par rapport au poids sec total (%ps). A l'aide des données de poids sec, ces mesures sont convertibles en contenus, c'est-à-dire en quantité d'élément contenue dans un échantillon (gN ou gC). Les concentrations relatives en N et C sont également utilisées pour convertir les données de biomasse (poids sec total x unité de surface⁻¹) en terme d'un élément particulier (poids d'azote ou de carbone x unité de surface⁻¹). Dans le cas des organismes épiphytes, la conversion se fait par rapport au poids total, avant le traitement à l'acide.

4.3 But et utilisation des mesures de biomasses et de contenus en azote et carbone

Les mesures de biomasses et de concentrations en azote et carbone sont utilisées d'une part pour calculer les flux d'incorporation de nutriments azotés par les producteurs primaires étudiés dans ce travail et pour constituer un modèle boîte – flux du cycle de l'azote dans la Baie de la Revellata. Les aspects de la variabilité spatiale et temporelle de ces paramètres sont également envisagés.

4.4 Mesures des rapports isotopiques naturels de l'azote

4.4.1 But

Le but de ces mesures est d'établir la valeur naturelle du rapport isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ des différents producteurs primaires utilisés dans les expériences d'incorporation. Cette valeur est utilisée lors des calculs de vitesse d'incorporation (voir calcul des résultats de ces expériences).

4.4.2 Prélèvement et traitement des échantillons

Les mesures de rapports isotopiques sont réalisées sur les mêmes prélèvements et échantillons que les analyses élémentaires, à l'exception des mesures effectuées sur la matière particulaire. Dans ce cas, les mesures isotopiques proviennent d'échantillons prélevés par le Dr A. Goffart et C. Frangoulis (Laboratoire d'Eco-hydrodynamique, Université de Liège) (Lepoint *et al.*, 2000).

4.4.3 Mesure des rapports isotopiques

Les valeurs des rapports isotopiques de l'azote sont mesurées par spectrométrie de masse (VG Optima, Micromass, GB). Le principe de cette mesure et la description de l'appareillage sont repris ci-après. Le spectromètre de masse employé au Laboratoire d'Océanologie est couplé directement à l'analyseur élémentaire, ce qui permet de réaliser l'ensemble des mesures élémentaires et isotopiques sur une seule partie aliquote. Les résultats présentés sont la moyenne de trois mesures effectuées sur trois parties aliquotes distinctes.

4.4.4 Expression des résultats

L'abondance relative d'un isotope peut être exprimée en atom%, unité qui représente la proportion de l'isotope le moins abondant (en nombre d'atomes) par rapport à la totalité des isotopes stables d'un élément (en nombre d'atomes), soit dans le cas de l'azote :

$$\text{atom}^{15}\text{N}\% = \left(\frac{[^{15}\text{N}]}{[^{14}\text{N}] + [^{15}\text{N}]} \right) \times 100$$

L'abondance naturelle du ^{15}N dans les organismes vivants est d'environ 0.365 atom $^{15}\text{N}\%$. Les premiers isotopistes (par exemple Craig, 1953) ont rapidement mis en évidence que cette valeur moyenne variait dans la biosphère dans une proportion minime (entre la 2^{ème} et 5^{ème} décimale) mais mesurable. Une seconde notation, la notation δ , a été élaborée afin de permettre, d'une part, une standardisation des mesures de l'abondance isotopique, et d'autre part de mettre en évidence les variations naturelles de cette abondance. Le δ , nombre sans dimension, exprime (en ‰) l'enrichissement ou l'appauvrissement de l'échantillon en isotope le moins abondant par rapport à un standard. Le δ est obtenu à partir de l'équation suivante :

$$\delta^* \text{A} = \frac{(R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}})}{R_{\text{standard}}} \times 1000$$

avec R= rapport des concentrations des isotopes $[^* \text{A}]/[\text{A}]$,

où *A est le moins abondant des isotopes étudiés (ici ^{15}N)

Les $\delta^{13}\text{C}$ et ^{15}N sont respectivement calculés par rapport au standard vPDB (Vienna Peedee Belemnite) et par rapport à l'azote atmosphérique. Le rapport isotopique du gaz carbonique et de l'azote moléculaire gazeux, calibrés par rapport à ces standards, sont mesurés pour chaque échantillon. Des standards isotopiques solides (sucrose pour le carbone et IAEA-N1 pour l'azote) (Agence internationale de l'énergie atomique, Vienne) sont également introduits parmi les échantillons (tous les 15 échantillons). Les résultats sont calculés sous les deux formes par le logiciel gérant le spectromètre de masse.

5. Expérimentations

5.1 Mesures d'incorporations

5.1.1 But

Le but de ces expériences est de mesurer *in situ*, dans des conditions les plus proches possible des conditions naturelles, les vitesses spécifiques et les flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les différents producteurs benthiques et pélagiques de la Baie

de la Revellata. Des protocoles expérimentaux ont également été établis pour déterminer les paramètres cinétiques de vitesses d'incorporation maximale (V_{max}) et la constante de Michaelis-Menten (K_m) pour l'ammonium et le nitrate.

5.1.2 Principe général

Le principe général de ces expériences est d'injecter une solution de nitrate ou d'ammonium marquée au ^{15}N dans des enceintes transparentes contenant un type de producteur primaire benthique et de la matière organique particulaire. La quantité de ^{15}N incorporée dans la matière organique est mesurée ensuite à l'aide d'un spectromètre de masse.

5.1.3 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental consiste en deux cylindres en plexiglas transparent et une pompe immergeable (fig. 4). Les trois éléments sont reliés entre eux par des tuyaux en silicone souple. Ce dispositif a une contenance d'environ 8 litres. La pompe immergeable permet d'assurer un courant d'eau constant dans le système. Ceci a pour but d'homogénéiser l'eau contenue dans les cylindres. L'injection d'un colorant dans le système montre que le contenu du premier cylindre est homogène après 20 secondes et celui du second après 2 minutes. Les cylindres plexiglas sont pourvus de robinets trois voies permettant les injections de solutions traceurs et les prélèvements d'eau.

Ces cloches ont été conçues pour être multi-fonctionnelles : le système peut être adapté pour des expériences dans les communautés épilithes ou dans l'herbier de posidonies. Pour les expériences dans les rochers, les cylindres sont fermés par des couvercles pourvus de grilles, empêchant les échantillons d'algues de circuler dans le système. Pour les expériences dans l'herbier de posidonies, un socle ouvert est adapté sur l'un des cylindres. Ce socle ouvert est enfoncé préalablement dans le sédiment, isolant une pousse de posidonie. Une membrane de caoutchouc fendue est posée sur le socle ce qui permet de diviser le système en une partie souterraine et une partie aérienne contenant la partie feuillée de la pousse de posidonie. De plus, il est possible d'adapter un socle fermé sur le cylindre. Ce socle fermé en PVC, d'une contenance approximative de deux litres, est opaque et pourvu de robinets trois voies pour l'injection et le prélèvement d'eau. Une

membrane en caoutchouc permet également de compartimenter le dispositif en deux chambres. Ces socles sont employés lors d'expériences réalisées sur le compartiment racine des pousses de posidonies. Dans ce cas, la pompe immergeable est branchée sur le compartiment racine.

5.1.4 Protocole

Les expériences sont menées *in situ* à 10 m de profondeur soit dans les rochers soit dans l'herbier de posidonies. Dans les rochers, deux *H. scoparia* sont enfermés dans une des deux enceintes en plexiglas.

Dans l'herbier, deux cas se présentent : soit l'expérience est menée dans le compartiment feuilles, soit dans le compartiment racines. Si l'expérience est menée dans le compartiment feuille, le cylindre est placé verticalement sur un socle isolant une pousse de posidonies. Ce socle est généralement placé dans le sédiment la veille de l'expérience. Une membrane en caoutchouc compartimente la cloche en une chambre sédiment et une chambre feuilles. Si l'expérience est menée dans le compartiment racine, une pousse de posidonie est arrachée et est placée dans une enceinte pourvue d'un socle fermé. Nous veillons à maintenir le plus grand nombre possible de racines intactes lors de l'arrachage.

Un second cylindre est adjoint dans le cas d'expériences sur les algues ou sur le compartiment feuille. Ce cylindre est remonté en fin d'expérience afin d'être filtré pour récolter la MOP.

Tous les éléments de verrerie, de flaconnage et le matériel utilisé pour la dilution, l'injection ou le prélèvement effectué dans le cadre de ces expériences sont décontaminés avec une solution HCl (0.1M) et rincés à l'eau milliQ. Des seringues sont utilisées pour injecter une solution de sulfate d'ammonium ($(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 99,0 % ^{15}N) ou de nitrate de sodium ($\text{Na}^{15}\text{NO}_3$, 99,0% ^{15}N) au niveau des robinets à trois voies.

Deux types d'ajouts ont été effectués : des ajouts limités pour obtenir une mesure de la vitesse *in situ* de l'incorporation de ces nutriments et des ajouts plus importants et croissants dans le but de déterminer les paramètres cinétiques V_{max} et K_m . Dans le premier cas, l'ajout de nutriments correspond à une concentration finale de 0.1 μM pour

l'ammonium et $0.05\mu\text{M}$ pour les nitrates. Ces concentrations sont un compromis entre, d'une part la nécessité de ne pas perturber le système en augmentant inconsidérément les concentrations en nutriment et d'autre part la nécessité de détecter cette augmentation de concentration. Afin de suivre l'évolution de ces concentrations à l'intérieur du dispositif, un prélèvement d'eau est effectué dans le cylindre à l'aide d'une seringue avant l'injection du traceur, cinq minutes après l'injection et en fin d'expérience (1 heure). Les échantillons d'eau sont congelés directement après la sortie de l'eau. Les concentrations en nitrate et ammonium sont mesurées ultérieurement à l'aide de la chaîne d'analyse automatique.

Au terme de l'expérience, les échantillons de plantes sont récupérés. Le second cylindre est remonté en surface pour filtration. La filtration (filtres GF/F, décontaminés par combustion 48 heures à 450°C) est effectuée sous pression en connectant une pompe et une capsule de filtration directement sur le cylindre. Après la filtration, la capsule de filtration est connectée à un autre récipient contenant de l'eau de mer oligotrophe filtrée. Le filtre est rincé avec 100 ml de cette eau afin d'éliminer le ^{15}N adsorbé sur le filtre. Ce rinçage est également réalisé sous pression, en prenant soin de limiter la pression imposée sur le filtre. Les filtres sont séchés 48 heures à 60°C . Les échantillons de plantes sont directement congelés.

5.1.5 Traitements des échantillons

Les filtres ne subissent aucune autre manipulation avant le passage au spectromètre de masse. Les plantes benthiques sont rincées à l'eau distillée (ou milliQ) afin d'éliminer le ^{15}N adsorbé sur la surface des organismes. Des expériences préliminaires ont montré qu'un rinçage suffisait pour éliminer le ^{15}N adsorbé à la surface de plantes congelées préalablement à l'expérience ou sur les parties mortes de posidonies (écailles par exemple). Les algues sont pesées ($\pm 0.1\text{ mg}$) après séchage 48 heures à 60°C . Les feuilles de posidonies sont grattées à l'aide d'une lame de rasoir (Dauby et Poulicek, 1995) afin de récupérer les organismes épiphytes fixés à leur surface. Les organismes épiphytes, racines et feuilles de posidonies sont pesés séparément après séchage 48 heures à 60°C . Pour les expériences menées dans le compartiment feuilles des posidonies, les feuilles sont séparées en trois catégories, conformément à la classification de Giraud (1979).

Les échantillons sont réduits en poudre avant leur passage au spectromètre de masse. Les mesures sont réalisées selon le protocole décrit au paragraphe 5.4 et 7.3. Les organismes épiphytes sont décalcifiés avec une solution HCl (1 N), re-séchés et pesés avant leur passage à l'analyseur élémentaire.

5.1.6 Calculs et expression des résultats

L'équation générale permettant de calculer les incorporations est dérivée à partir de l'équation décrivant la balance isotopique à la fin de l'expérience d'incubation (Collos, 1987 ; Collos et Slawyk, 1984). Dans cette équation, le nombre d'atomes de ^{15}N dans les organismes en fin d'expérience est égal au nombre initial d'atomes de ^{15}N contenus dans ces organismes plus le nombre d'atomes de ^{15}N qu'ils ont incorporés durant l'incubation.

$$C_f \times N_f = C_0 \times N_0 + C_d \times \Delta N$$

avec C_f : concentration relative finale du traceur dans les organismes (atom $^{15}\text{N}\%$)

N_f : biomasse d'azote finale

C_0 : concentration relative initiale du traceur dans les organismes

N_0 : biomasse d'azote initiale

C_d : concentration relative initiale du traceur dans la phase dissoute (ou enrichissement isotopique)

ΔN : quantité d'azote incorporée par les organismes.

Après réarrangement :

$$\Delta N = \frac{C_f \times N_f - C_0 \times N_0}{C_d}$$

La dérivation de cette équation par rapport au temps permet de calculer le flux d'incorporation ρ (traduction de l'anglais : *absolute uptake rate* ou *transport rate*) et est exprimé en $\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ou en $\text{gN.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ (Dugdale et Goering, 1967).

$$\rho = \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{C_f \times N_f - C_0 \times N_0}{C_d \times \Delta t}$$

Cette équation initialement conçue pour l'étude de l'incorporation de l'azote par le phytoplancton est appliquée à l'ensemble des producteurs étudiés dans ce travail. Cette équation de base se retrouve sous diverses formes dans la littérature selon les simplifications et hypothèses réalisées par les auteurs (*cf.* § hypothèses et biais). On définit également la vitesse spécifique d'incorporation V (en anglais : *specific uptake rate*) qui représente la quantité d'azote incorporée par la biomasse (en terme de N) et par unité de temps et qui est une normalisation de ρ par rapport à la biomasse (N_f ou N_0). L'équation simplifiée de V s'obtient en arguant que la biomasse finale égale la biomasse initiale :

$$V = \frac{\rho}{\text{BiomasseN}} = \frac{C_f - C_0}{C_d \times \Delta t}$$

V est exprimé en $\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (ou plus simplement h^{-1}). C_f est obtenu par spectrométrie de masse. Les variations spatiales et temporelles de C_0 des différents producteurs primaires benthiques et pélagiques font l'objet d'un chapitre particulier (§ Rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ naturels). Dans ce travail, Δt est égal à une heure et C_d (ou enrichissement isotopique) est calculé à partir de l'équation de la balance isotopique :

$$C_d \times \text{Nut}_{0+aj} = C_{d0} \times \text{Nut}_0 + C_{aj} \times \text{Nut}_{aj}$$

$$\Rightarrow C_d = \frac{C_{d0} \times \text{Nut}_0 + C_{aj} \times \text{Nut}_{aj}}{\text{Nut}_{0+aj}}$$

avec Nut_{0+aj} : concentration en nitrate ou en ammonium de la phase dissoute après l'ajout du traceur

C_{d0} : concentration initiale naturelle du ^{15}N dans la phase dissoute

Nut_0 : concentration initiale en nitrate ou l'ammonium de la phase dissoute

C_{aj} : concentration relative en ^{15}N dans le traceur

Nut_{aj} : concentration en nitrate ou en ammonium de l'ajout (en pratique = $\text{Nut}_{0+aj} - \text{Nut}_0$).

En pratique, les différents auteurs partent de l'équation de V qui ne contient que des termes en $^{15}\text{N}\%$ et en heures pour calculer le flux d'incorporation ρ . Le calcul de l'incorporation se déroule donc à l'inverse de la démarche intellectuelle qui a permis d'établir les différentes équations. Le choix de la valeur de biomasse (initiale ou finale) utilisée pour calculer ρ est important. En général, la biomasse est mesurée en début ou en fin d'expérience, voire dans un échantillon pris en dehors de l'expérience. Collos (1987) a démontré que des différences importantes pouvaient découler du choix du moment (et de

la fréquence) auquel la biomasse est mesurée. Cette influence est particulièrement importante si les variations de biomasse excèdent 10% au cours de l'expérience. De telles variations ne sont envisageables dans notre travail que pour la matière particulaire. Afin de limiter cet effet, nous avons réduit le temps d'expérience à une heure et nous utilisons, pour la matière particulaire, les biomasses mesurées en fin d'expérience comme conseillé par Collos (1987) et Legendre & Gosselin (1997). Pour les producteurs benthiques, nous utilisons les mesures de biomasses effectuées dans le cadre de chaque campagne de prélèvement (*cf.* § mesure paramètres biologiques).

5.1.7 Hypothèses et biais

a. Hypothèses

Plusieurs hypothèses simplificatrices sont sous-entendues pour permettre la résolution (et la normalisation) de ces équations (Collos, 1987 ; Dugdale & Wilkerson, 1986 ; Legendre & Gosselin, 1997) :

- une seule source d'azote est exploitée,
- il n'y a pas de changement de C_d (ou enrichissement isotopique) au cours du temps,
- les deux isotopes ^{14}N et ^{15}N sont incorporés de la même façon, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de discrimination entre les deux isotopes.

Aucune de ces hypothèses n'est vérifiée en condition naturelle. Seule la discrimination entre ^{14}N et ^{15}N peut être considérée comme négligeable dans le cadre d'expériences d'incorporation ; elle est par contre utilisée dans la mesure des abondances isotopiques naturelles pour les études du réseau trophique notamment.

Plusieurs biais sont introduits par le non respect de ces hypothèses. Ces biais sont de plusieurs ordres et sont traités séparément ci-après :

- assimilation de plusieurs sources d'azote :

En condition naturelle, plusieurs sources d'azote sont généralement incorporées simultanément par un organisme. Collos (1987) a démontré que la vitesse spécifique

d'incorporation d'un composé marqué est sous-estimé à cause de l'incorporation de composés non marqués. Collos (1987) et d'autres estiment que dans de nombreuses études le V_{NO_3} a été sous-estimé du fait de l'occurrence de concentration importante d'ammonium et de l'incorporation simultanée de ce composé. Ils montrent que, lorsque la concentration relative en ammonium augmente (et donc son incorporation) par rapport au nitrate marqué, l'incorporation apparente de nitrate diminue. Cette diminution n'est pas seulement une adaptation physiologique mais aussi un artéfact de calcul : le $^{14}NH_4$ assimilé dilue l'abondance relative du ^{15}N mesurée dans la phase particulaire. Cet artéfact de calcul est une conséquence directe de la méthodologie employée qui est basée sur la mesure d'un rapport isotopique (et d'abondance relative) et non sur la mesure d'une quantité absolue d'un isotope (comme dans le cas des méthodes employant des isotopes radioactifs). La présence de plusieurs sources d'azote conduit donc à une sous-estimation importante de la vitesse spécifique d'incorporation. Aucune équation ne permet d'éliminer cette erreur. Par contre, l'équation du flux d'incorporation (équation 4 de Collos, 1987) présentée ci-dessous et dérivée de l'équation de base définissant cette valeur est insensible à la présence de plusieurs sources d'azote :

$$\rho = N_f \frac{C_f - C_0}{(C_d - C_0) \times \Delta t}$$

avec C_f : concentration relative finale du traceur dans les organismes (atom $^{15}N\%$)

N_f : biomasse d'azote finale

C_0 : concentration relative initiale du traceur dans les organismes

C_d : concentration relative initiale du traceur dans la phase dissoute (ou enrichissement isotopique).

-Changement de l'enrichissement isotopique (C_d) au cours de l'expérience :

L'enrichissement de la phase dissoute (en atom $^{15}N\%$) peut varier pour deux raisons : soit il augmente parce que le ^{14}N est préférentiellement incorporé par les organismes, soit il diminue suite à l'augmentation de la concentration des composés non marqués. La première possibilité est négligeable, au regard de l'importance du second phénomène. La diminution de l'enrichissement suite à l'augmentation des concentrations de produits non marqués dans le milieu est appelé dilution isotopique. Cette dilution isotopique est une conséquence de la production de substances non marquées lors des divers processus de re-minéralisation et l'excrétion se déroulant durant l'expérience. Dans les expériences

employant des nitrates, cette dilution isotopique est considérée comme négligeable parce que l'excrétion et la production de nitrate non marqué sont très lentes (plusieurs ordres de grandeur en-dessous des vitesses d'incorporation). Par contre, la dilution isotopique constitue la principale source d'erreur en zone oligotrophe pour les mesures d'incorporation d'ammonium (Dugdale & Wilkerson, 1986 ; Harrison & Harris, 1986). En effet, les vitesses de production de ce composé peuvent être du même ordre de grandeur que les vitesses d'incorporation (Glibert *et al.*, 1982). L'ammonium est un des principaux produits d'excrétion du zooplancton et de la faune fixée et un des principaux produit de la re-minéralisation de la matière organique par les bactéries marines. Glibert *et al.* (1982) ont établi un système d'équation permettant de calculer les vitesses spécifiques d'incorporation en tenant compte de la dilution isotopique et d'obtenir en même temps des vitesses spécifiques de re-minéralisation. Pour résoudre ces équations, il est nécessaire d'obtenir une mesure précise de l'enrichissement de la phase dissoute (et non un calcul). Dans ce travail, nous n'avons pas effectué ce type de mesure en raison des concentrations en nutriments extrêmement faibles dans le milieu étudié. Nos résultats d'incorporation d'ammonium seront discutés en tenant compte de cet état de fait. L'effet de la dilution isotopique se marque à la fois sur la mesure des vitesses spécifiques et des flux d'incorporation.

b. Autres biais

Dugdale & Wilkerson (1986) ont déterminé d'autres biais associés aux expériences d'incorporation :

- le premier biais est introduit par le choix des équations employées pour V et ρ , qui découle généralement du protocole expérimental (par exemple du moment auquel les biomasses sont mesurées ou de l'intervalle entre les prélèvements si plusieurs prélèvements sont effectués).
- la précision des mesures (concentrations en nutriments, analyses spectrométriques et élémentaires) détermine une seconde limite. Dans ce travail, cette limite concerne plus particulièrement les mesures des concentrations en nutriments dans l'eau de mer. La majorité des échantillons présente des concentrations proches des limites de détection des méthodes employées. L'absence de variation entre les différents prélèvements d'une

expérience est courante, ce qui justifie l'emploi de techniques isotopiques mais complique le calcul de l'enrichissement isotopique ($=C_d$). Néanmoins, les progrès des techniques spectrométriques et élémentaires permettent d'obtenir une précision suffisante pour la plupart des expériences d'incorporation.

- un troisième biais est introduit par la présence de matériel organique qui n'incorpore pas d'azote mais dont la biomasse est mesurée en même temps que celle des organismes incorporant le traceur. Par exemple, le phytoplancton récolté sur le filtre, se trouve en mélange avec de la matière détritique et du zooplancton. Pour les producteurs benthiques le problème se pose aussi lorsqu'on examine la communauté épiphyte. Celle des feuilles de posidonies à 10m de profondeur est parfois constituée de 30% d'organismes animaux fixés dans la Baie de la Revellata (Lepoint *et al.*, 1999). Il est très difficile de séparer rapidement les différents composants de cette communauté. Les mesures ont été effectuées sur l'ensemble du compartiment épiphyte. Pour la matière particulaire, Dugdale & Wilkerson (1986) et Legendre & Gosselin (1997) ont montré que la présence de matériel détritique et zooplanctonique amenait à sous-estimer la vitesse spécifique d'incorporation, à partir du raisonnement suivant :

$$V_{\text{phytoplancton}} = V_{\text{mesuré}} \times \frac{N_{\text{phytoplancton+détritus+zooplancton}}}{N_{\text{phytoplancton}}}$$

avec N qui représente la biomasse d'azote particulaire (dans le phytoplancton ou dans la matière organique particulaire totale)

Par contre, le flux d'incorporation n'est pas affecté par la présence de matériel qui n'incorpore pas le traceur :

$$\rho_{\text{phytoplancton}} = V_{\text{phytoplancton}} \times N_{\text{phytoplancton}}$$

$$\Rightarrow \rho_{\text{phytoplancton}} = \frac{V_{\text{mesuré}} \times N_{\text{phytoplancton+détritus+zooplancton}} \times N_{\text{phytoplancton}}}{N_{\text{phytoplancton}}}$$

$$\Rightarrow \rho_{\text{phytoplancton}} = V_{\text{mesuré}} \times N_{\text{phytoplancton+détritus+zooplancton}}$$

Ce raisonnement peut aussi être appliqué à la communauté épiphyte des feuilles de posidonies. Legendre & Gosselin (1997) déconseillent l'emploi de V pour exprimer des résultats d'expérience où la composition exacte de la matière particulaire est ignorée. Ces auteurs recommandent d'utiliser V uniquement comme étape de calcul vers les ρ . Malgré ces remarques, dans ce travail, V est utilisé pour comparer les vitesses spécifiques d'incorporation des différents producteurs en supprimant l'effet de leurs biomasses respectives. Ces comparaisons seront effectués en connaissant le biais important introduit par la présence de matériel n'incorporant pas le traceur injecté durant l'expérience.

- une quatrième source d'erreurs est constituée par l'utilisation inadéquate de matériaux pouvant adsorber une partie de la substance traçante (en particulier les ions ammonium). Afin d'éviter cet effet, l'emploi de verrerie est limité au maximum, excepté pour effectuer les dilutions.

-une cinquième possibilité d'erreurs est lié à l'hypothèse que la vitesse d'incorporation est constante au cours du temps. Plusieurs cas de figure peuvent conduire à rejeter cette hypothèse. D'une part, Goldman *et al.* (1981) rapportent l'existence «d'incorporation d'urgence» (= *surge uptake rates*) qui sont mesurés dans les premiers instants de l'expérience (5 minutes) et qui pourraient correspondre soit à un artéfact expérimental (adsorption du traceur sur la surface des organismes) ou à une adaptation rapide des organismes à l'apparition soudaine d'une nouvelle source d'azote.

D'autre part, l'incorporation des nutriments présents dans l'enceinte expérimentale conduit à leur diminution dans le milieu, voire à leur épuisement. Ceci amène à un ralentissement de l'incorporation et à une sous-estimation de V . Afin de limiter l'influence de ces deux erreurs, la durée des expériences est fixée à une heure et les échantillons sont rincés à l'eau milli-Q. Cette durée est assez longue pour dépasser l'incorporation d'urgence et pour éviter une diminution trop importante des concentrations en nutriments. Le rinçage à l'eau milli-Q (ou eau de mer filtrée dans le cas de la matière particulaire) permet d'éliminer efficacement le traceur adsorbé sur la surface des organismes ou sur la surface du filtre.

Tableau 5 : Effet des biais expérimentaux et artéfacts de calcul sur la mesure et le calcul des vitesses spécifiques et des flux d'incorporation, respectivement V et ρ (d'après Collos, 1987 ; Dugdale & Wilkerson, 1986 ; Legendre & Gosselin, 1997)

Biais/artéfacts	V	ρ
Moment de mesure de la biomasse (en début ou en fin d'expérience ?)	Pas d'effet	Influence négligeable si variation <10% (\Rightarrow limitation de la durée expérience, mesure de la biomasse en fin d'expérience)
Précision et limite de détection analytique (en particulier mesure des concentrations en nutriments)	Affecte le calcul de V et ρ par l'incertitude pesant sur le calcul de l'enrichissement C_d	Affecte le calcul de V et ρ par l'incertitude pesant sur le calcul de l'enrichissement C_d
Présence de matériel organique n'incorporant pas le traceur durant l'expérience	Sous-estimation si matière récoltée en même temps que matière incorporant le traceur	Pas d'effet
Changement des vitesses d'incorporation au cours du temps (causé par l'incorporation d'urgence ou l'épuisement du substrat)	Effets limités si durée expérience supérieure à 30min et si absence d'épuisement du substrat (ici limitation de la durée à 1heure)	Effets limités si durée expérience supérieure à 30min et si absence d'épuisement du substrat (ici limitation de la durée à 1heure)
Incorporation simultanée de plusieurs sources (dont une seule est marquée)	Sous-estimation (liée à l'importance des concentrations et vitesses d'incorporation des autres composés).	Pas d'effet
Dilution isotopique (dilution de la concentration relative du traceur dans la phase dissoute suite à la production de composés non marqués)	Incorporation nitrate: effet négligeable Incorporation ammonium : sous-estimation très importante	Incorporation nitrate: effet négligeable Incorporation ammonium : sous-estimation très importante
Production d'azote organique dissous	Sous-estimation inconnue	Sous-estimation inconnue

- pour terminer, les méthodes classiques de mesure d'incorporation présentées ci-dessus ne prennent pas en compte le pool d'azote organique dissous (DON) produit par les producteurs primaires. Bronk *et al.* (1994) ont montré que, dans divers types d'environnements marins, une moyenne de 25 à 40% de l'azote inorganique dissous incorporé par le phytoplancton était relargué sous forme de DON. Le fait de ne pas prendre en compte ce pool d'azote amène donc une sous-estimation des vitesses

spécifiques et des flux d'incorporation. Plus récemment, Slawyk *et al.* (1998) ont montré qu'en système océanique ouvert, la contribution de la DON représentait moins de 15% de l'azote inorganique incorporé. Il est probable qu'en système oligotrophe comme la Baie de la Revellata, la contribution de la DON soit du même ordre. En ce qui concerne les macrophytes benthiques, Jørgensen *et al.* (1981) ont montré que, à Calvi, les concentrations en acides aminés étaient plus élevées dans la canopée et le sédiment d'un herbier à posidonies que dans la colonne d'eau. La contribution du relargage de DON par les phanérogames serait cependant faible, environ 5% de la production journalière.

Le tableau 5 reprend l'ensemble des biais énumérés ci-dessus.

5.2 Recyclage interne de l'azote chez *P. oceanica*

5.2.1 But

Nous avons établi un protocole d'expérimentation utilisant l'isotope 15 de l'azote dans le but d'établir *in situ* et sur un long terme (un an) l'existence d'un recyclage interne de l'azote chez *P. oceanica* et d'estimer la contribution relative de ce processus dans le budget annuel azoté de cette espèce.

5.2.2 Protocole

Cette expérience a été réalisée dans l'herbier à *P. oceanica* situé en face de la STARESO entre juin 1998 et juin 1999. En juin 1998, 40 pousses de posidonies sont marquées à l'aide d'un flotteur et isolées par un petit sac en plastique (fig. 5). Ces pousses étaient espacées de deux mètres au moins et situées le long de l'isobathe des 10 mètres.

Cinq millilitres d'une solution de sulfate d'ammonium marqué au ^{15}N (concentration : 10 mM; 99.0 atom $^{15}\text{N}\%$) (Eurisotop, France) sont injectés dans chaque sac plastique avec une seringue (fig. 5). Après deux jours, les sacs isolant les pousses sont retirés et quatre pousses marquées sont prélevées (=Temps 0). Les autres pousses sont perforées à l'aide d'un poinçon juste au-dessus de la ligule de la feuille la plus extérieure (Zieman, 1974). Cette perforation est utilisée comme repère : dans les prélèvements ultérieurs (= Temps 1

à 4), les tissus compris entre cette marque et la base de la ligule sont des tissus formés après l'addition de la solution marquée. Si, lors du traitement des échantillons, aucune perforation n'est détectée sur une feuille, cette feuille est considérée comme entièrement formée après l'ajout de la solution marquée. Au terme de l'expérience, 21 pousses ne furent pas retrouvées (soit 50%) suite à la perte des flotteurs (tempête, alourdissement des flotteurs par la colonisation animale, ...).

5.2.3 Traitement des échantillons

Après le prélèvement, les organismes épiphytes des feuilles de posidonies sont enlevés avec une lame de rasoir, comme conseillé par Dauby et Poulicek (1995). Les feuilles de chaque pousse sont séparées et numérotées de la plus vieille vers la plus jeune. Les échantillons sont séchés pendant 48 heures dans une étuve à 50°C, avant d'être pesés et réduits en poudre fine. Les nouveaux et anciens tissus de chaque échantillon sont pesés séparément, puis sont regroupés pour obtenir une poudre par feuille. Nous mesurons ensuite l'abondance relative en ^{15}N et la composition élémentaire de chaque échantillon.

5.2.4 Expression des résultats

L'abondance en ^{15}N dans les feuilles de posidonies est exprimée en atom % ^{15}N qui représente la proportion d'atome d'azote-15 par rapport à la quantité totale d'atomes d'azote ($^{15}\text{N} + ^{14}\text{N}$). Nous utilisons deux unités pour exprimer la composition élémentaire des feuilles : le contenu en azote des feuilles est exprimé en mgN et la concentration en azote qui est exprimée en % du poids sec (%ps).

6. Description des appareillages utilisés

6.1 Chaînes automatiques de mesures des concentrations en nutriments

6.1.1 Principe et méthodes analytiques

Le principe analytique de base est de générer chimiquement un composé coloré, spécifique de la molécule dont on veut connaître la concentration. L'absorbance de ce composé à une longueur d'onde déterminée est mesurée par spectrophotométrie. L'intensité de la coloration (et donc l'absorbance) est proportionnelle à la concentration du composé coloré.

6.1.2 Appareillage

Les analyseurs automatiques de type Skalar et Technicon utilisent les principes et méthodes décrits ci-dessus. Cependant, les différentes réactions et étapes sont rassemblées dans une même chaîne d'analyse. Schématiquement, les analyseurs automatiques sont composés de 3 éléments : un échantillonneur qui permet d'aspirer les échantillons, une cassette où se déroule le développement des complexes colorés et le spectrophotomètre. Un système de pompe crée un flux continu entre les différents éléments de la chaîne, flux qui entraîne automatiquement l'échantillon au travers du système. Il est possible de mettre plusieurs chaînes en parallèle et de mesurer les concentrations de plusieurs nutriments sur un volume d'eau extrêmement faible. L'usage de catalyseur et de chauffage permet de diminuer très fortement le temps nécessaire à la mesure.

6.1.3 Mesures et calculs

Le signal d'absorption mesuré en continu par les spectrophotomètres prend la forme d'un pic. Ce pic est transcrit soit sur un enregistreur papier soit envoyé vers un ordinateur interfacé. La hauteur du pic est proportionnelle à la concentration dans l'échantillon de la molécule considérée. La mesure de standards de concentrations connues permet de

calculer une droite de régression qui est utilisée pour déterminer les concentrations inconnues. Les pics sont mesurés par rapport à une ligne de base constituée d'eau de mer oligotrophe prélevée dans la colonne d'eau en juin quand les nutriments sont épuisés.

6.2 Analyseur élémentaire

6.2.1 Principe et méthodes

Le principe analytique initial est de transformer par combustion un échantillon en un mélange gazeux, sur lequel on mesure, après purification, un signal proportionnel à la concentration d'un des composants du mélange. Les opérations de combustion, purification, mesure et calcul sont réalisées à l'aide d'un analyseur élémentaire CarloErba installé dans le laboratoire d'Océanologie (Prof. Bouquegneau, Université de Liège).

En pratique, les échantillons sont pesés et introduits dans des cupules en étain. Les cupules sont placées dans un échantillonneur et tombent dans un cylindre en quartz maintenu à 1031°C en présence d'oxygène. Ceci provoque une combustion flash et complète de l'échantillon. Un flux constant d'Hélium permet de transporter les gaz produits à travers deux catalyseurs d'oxydation (oxyde de chrome et oxyde argenté de cobalt). Ces composés permettent d'oxyder les gaz produits par la combustion tout en réduisant la formation d'oxydes azotés (NO_x). Le mélange gazeux (CO , N , NO et H_2O) passe au travers d'un second cylindre (dit colonne de réduction) contenant du cuivre métallique et maintenue à 650°C. Dans cette colonne, les oxydes d'azote sont réduits en azote moléculaire et l'oxygène en excès est piégé. Le mélange gazeux est alors principalement composé d'azote moléculaire, de dioxyde de carbone et de vapeur d'eau. Cette dernière est piégée dans un filtre contenant du perchlorate de magnésium.

Le N_2 et le CO_2 entrent alors dans une colonne de chromatographie, colonne qui permet de séparer spatialement les deux gaz. L'azote moléculaire puis le gaz carbonique passent successivement à travers un détecteur de conductivité thermique qui génère un signal électrique proportionnel à la concentration en azote ou carbone présent.

L'analyse de standards élémentaires selon le même mode opératoire permet de calibrer l'analyseur et de quantifier le contenu en azote et carbone d'un échantillon de composition

inconnue. La concentration élémentaire (C ou N) est exprimée en % du poids sec total et est calculée à l'aide des équations suivantes :

$$\text{Conc.} = \frac{K \times (I - b)}{PS}$$

où Conc. est la concentration élémentaire (C ou N) de l'échantillon,
I est l'intégration du signal mesuré pour l'échantillon,
b est l'intégration du signal mesuré pour le blanc,
PS le poids sec de l'échantillon et K un facteur calculé selon :

$$K = \frac{\text{Conc.}_{\text{Std}} \times PS_{\text{Std}}}{I_{\text{Std}} - b}$$

avec Conc. _{Std} est la concentration élémentaire (C ou N) théorique du standard
PS_{std} est le poids du standard
I_{std} est l'intégration du signal mesuré pour le standard
b l'intégration du signal mesuré pour le blanc

Le signal « blanc » est mesuré sur une cupule en étain vide. En pratique, un standard élémentaire (Cyclohexanone 2-4 Dinitrophenylhydrazone, 20.1% d'azote et 51.8% de carbone) est placé tous les 15 échantillons.

6.3 Spectromètre de masse

6.3.1 Principe et but de la mesure

Si un ion de masse M et de charge Z est accéléré dans un champ électrique de potentiel V et traverse un champ magnétique uniforme B, alors cet ion subira l'action d'une force qui lui imposera une orbite circulaire de rayon R. Ce principe, généralement appelé équation du spectromètre de masse, est mathématiquement défini comme suit :

$$\frac{M}{Z} = \frac{B^2 R^2}{2V}$$

Les spectromètres de masse les plus courants sont de type analytique. Ils permettent d'effectuer un balayage dans une plage de masse M et d'obtenir un spectre de pics caractéristiques d'une composition chimique.

Dans ce travail, nous utilisons un spectromètre conçu pour quantifier très précisément les concentrations relatives des isotopes stables d'un élément connu (rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ dans ce travail). Un spectromètre analytique requiert l'obtention de pics très étroits afin de distinguer très précisément les différents groupements chimiques, alors qu'un spectromètre permettant la mesure des rapports isotopiques requiert l'obtention de pics très larges et très purs afin de quantifier les différents isotopes.

6.3.2 Appareillage et mesure

De façon schématique, la structure d'un spectromètre de masse se compose de trois parties : une chambre d'ionisation, une chambre d'accélération et une chambre de collection et de mesure. Un vide poussé est maintenu dans l'ensemble du système (de l'ordre de 10^{-8} mBar en absence d'hélium).

Pratiquement, le spectromètre employé dans ce travail est couplé avec l'analyseur élémentaire et interfacé avec un ordinateur qui permet de gérer les opérations en direct. L'échantillon qui arrive sous forme gazeuse dans la chambre d'ionisation du spectromètre provient de l'analyseur élémentaire. Ce gaz est issu de la combustion de l'échantillon et de la purification du mélange gazeux produit. Le CO_2 et le N_2 sont transportés par un flux d'hélium et sont spatialement séparés par la colonne de chromatographie située dans l'analyseur élémentaire. Ce type de mesure est qualifié de mesure en flux continu, par opposition au système de mesure par introduction manuelle des échantillons (ou *dual inlet operation*).

Le N_2 , puis le CO_2 , sont ionisés grâce à un rayon d'électrons produit par un filament de rhénium. Les ions possédant une charge positive sont « concentrés » pour former un rayon qui est accéléré au travers du champ magnétique. La différence de potentiel et le champ magnétique sont imposés par les différentes masses que l'on veut mesurer.

Le champ magnétique a pour effet de modifier le rayon de courbure de la trajectoire des ions. Cette modification est déterminée par le rapport M/Z de l'ion. Dans la dernière chambre, les ions de masses différentes sont collectés dans des coupes de Faraday distinctes. Les ions différents mais de masse identique sont collectés au même endroit

(par exemple : $^{14-14}\text{N}_2$ et $^{12}\text{C}^{16}\text{O}$). Dès lors, il est impératif d'injecter des gaz simples, de composition homogène et d'éviter toute contamination par d'autres gaz. Ces gaz peuvent être présents, par exemple, suite à une mauvaise combustion ou une mauvaise purification (présence d'eau) de l'échantillon, à la présence d'impuretés dans l'hélium ou, enfin, à l'introduction de gaz atmosphériques.

Les ions collectés dans les coupes de Faraday génèrent un courant électrique proportionnel au nombre d'ions incidents. Nous utilisons un spectromètre dit à triple collecteurs car il possède trois groupes de coupe de Faraday pouvant récolter trois masses différentes. Ces masses sont respectivement de 28, 29 et 30 pour l'azote et 44, 45, 46 pour le gaz carbonique.

Les calculs isotopiques sont effectués par le logiciel gérant l'automatisation et l'acquisition des mesures. Ils prennent en compte l'occurrence de ces différentes masses et l'abondance isotopique de standards introduits parallèlement aux échantillons. Les abondances isotopiques sont exprimées par un delta ou en atom%.

RESULTATS

1. Paramètres physiques

1.1 Lumière

Les données obtenues à l'aide du quantamètre sont présentées sur la figure 6. La variation saisonnière de ces données est évidemment très marquée ; elle suit une évolution sinusoïdale. Les valeurs sont maximales en juin (environ $60 \text{ mol } h\nu \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en surface) et minimales en février (environ $15 \text{ mol } h\nu \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ en surface). D'autre part, la variation journalière est aussi très importante. Ces variations sont corrélées avec les mesures d'ensoleillement effectuées à l'aéroport de Calvi (Météo France) (Janssens, 2000). La quantité de photons photosynthétiquement actifs (PAR) arrivant à 10m de profondeur correspond, en moyenne, au cinquième du flux arrivant en surface.

1.2 Température

La température de l'eau présente comme la lumière une évolution saisonnière marquée (fig. 7) . Durant la période de mesure, elle était maximale en août – septembre, soit avec un décalage de deux mois par rapport au maximum d'insolation, et minimale en janvier – février.

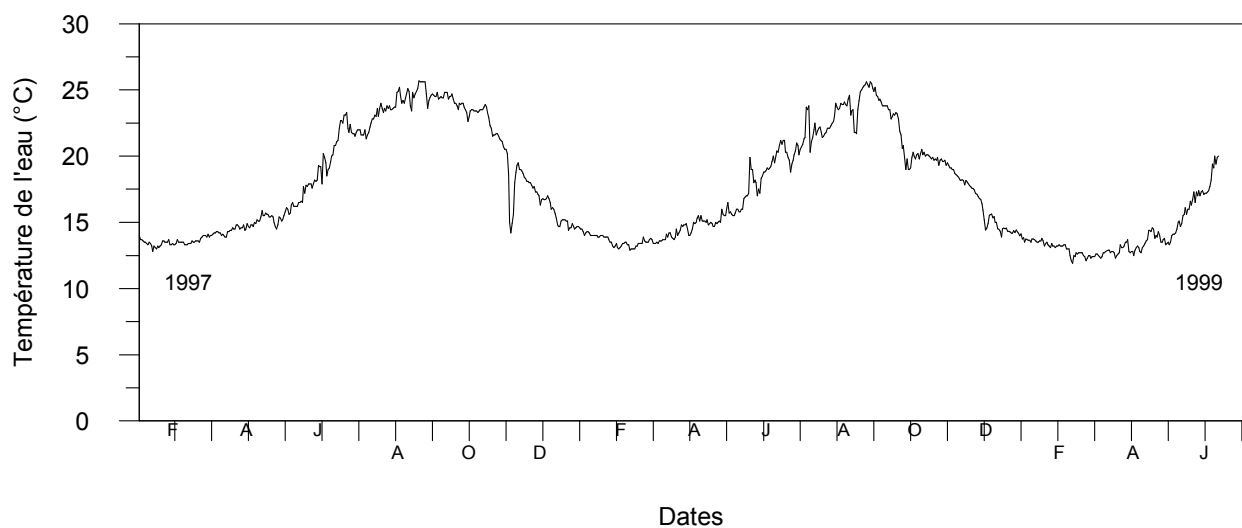


Figure 7: Evolution temporelle de la température de l'eau du port de la STARESO entre le 1^{ier} janvier 1997 et le 31 mai 99 (-3 m, température mesurée quotidiennement à 9h00 temps universel)

La valeur minimale a été enregistrée le 01/02/99 (11.9°C) et la valeur maximale le 17/08/97 (25.7°C). Il est à noter que les températures les plus froides ont été mesurées au printemps 1999. Entre janvier et avril 1999, il y eut 48 jours où la température était inférieure à 13°C. Par contre, pendant cet intervalle, en 1997 et 1998, il n'y eu aucun jour où la température était inférieure à 13°C

2. Paramètres chimiques

2.1 Concentrations en nutriments de la colonne d'eau

Ces mesures ont été effectuées dans les cloches durant les expériences d'incorporation (temps 0). Ces cloches sont installées à 10 m de profondeur au niveau de l'herbier à posidonies ou dans les rochers adjacents.

Les concentrations en nitrate et ammonium sont très faibles (fig. 8). Les concentrations en nitrate sont généralement inférieures à 0.3 μM , excepté au printemps 1999 où les concentrations maximales étaient de 1.8 μM . Les concentrations en ammonium sont en moyenne inférieures à 0.6 μM et au maximum de 0.75 μM . Celles-ci sont généralement supérieures aux concentrations en nitrate, excepté au printemps 1999 où les nitrates étaient la forme dominante d'azote inorganique dans la colonne d'eau.

Les concentrations en ammonium ne semblent pas montrer de variations saisonnières marquées. C'est également le cas pour les nitrates en 97 et 98. Par contre, en 1999, nous observons un maximum saisonnier de nitrate au début du printemps (fig. 8).

2.2 Concentrations en nutriments de l'eau interstitielle

Les concentrations présentées ci-dessous sont les valeurs moyennes des prélèvements effectués entre février 1997 et juin 1999 dans le cadre du contrat actions concertées (ARC-97/02-212). Les résultats détaillés de ces prélèvements sont discutés dans Gobert & Bouquegneau (soumis).

Les concentrations en nitrate et ammonium de l'eau interstitielle sont généralement supérieures à celles mesurées dans la colonne d'eau. Les concentrations en ammonium sont toujours plus élevées que celles en nitrate. Les concentrations moyennes maximales sont de l'ordre de 1.9 et 6.3 μM pour respectivement les nitrates et l'ammonium. Les concentrations sont toujours détectables (minimum 0.3 et 1.3 μM respectivement pour les nitrates et l'ammonium). Durant les trois années d'échantillonnage, les concentrations en nitrate étaient maximales au printemps et minimales au début de l'été (fig. 9). Par contre, il n'est pas possible de dégager une évolution saisonnière claire des concentrations en ammonium.

3. Paramètres biologiques

3.1 Biomasses (totales ou en terme d'azote)

3.1.1 Matière organique particulaire (=MOP)

Les biomasses de matière organique particulaire ont été mesurées en terme d'azote et de carbone lors de nos expériences d'incorporation (fig. 10). Les concentrations en azote dans la MOP étaient maximales au printemps 1999 et minimales au mois d'août 98. Les valeurs sont en général très faibles et comprises entre 5 et 60 mgN.m^{-3} (une mesure exceptionnelle à 100 mgN.m^{-3}).

Les rapports pondéraux C/N varient entre 3 et 18 (fig. 11). Les rapports C/N étaient les plus élevés en juin et août 98.

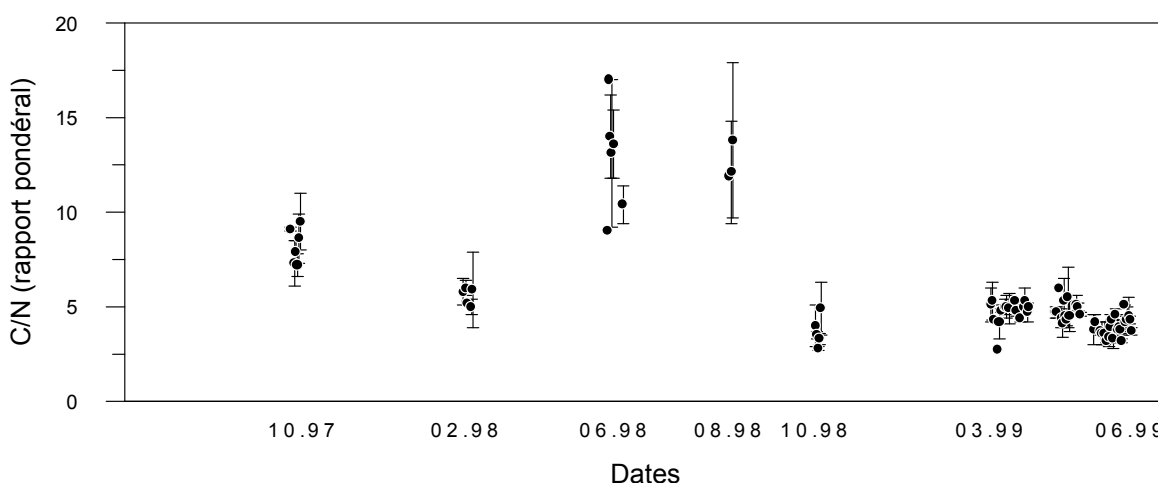


Figure 11: Rapport pondéral C/N dans la MOP prélevée en face de la STARESO lors des expériences d'incorporation entre octobre 1997 et juin 1999.

Durant le printemps 1999, le rapport C/N est relativement constant et proche de 5.

3.1.2 Herbier de posidonies

a. Parties souterraines

En juin 1999, nous avons réalisé à 12m de profondeur une estimation de la biomasse et de la nécromasse (= biomasse de matériel mort) enfouies dans la matre de l'herbier de

posidonies (Tableau 6). Cette estimation effectuée sur une profondeur de 30 cm dans la matte montre que la quantité de matériel mort et vivant dans le compartiment souterrain est extrêmement importante. La biomasse foliaire à cette même période représentait moins d'un sixième de la biomasse souterraine vivante.

Le matériel souterrain est essentiellement constitué de racines mortes et vivantes. Les rhizomes ne représentent qu'une proportion mineure du matériel et les fragments de feuilles sont absentes. Ces dernières pourraient se retrouver sous forme de débris dans la partie fine du sédiment, partie qui n'a pas été collectée lors de cette estimation. Le matériel mort est dominant dans une proportion 1:3. Pourtant, cette mesure a été réalisée dans les 30 premiers centimètres de matte, zone où se trouvent les racines des pousses vivantes.

Tableau 6 : Estimation de la biomasse et de la nécromasse souterraines d'un herbier à *P. oceanica* (intégré sur une profondeur de 30 cm) effectué à 12 m de profondeur en face du port de la STARESO.

Biomasse	Nécromasse	Total	Rapport Biomasse / Nécromasse
$g_{ps}.m^{-2}$	$g_{ps}.m^{-2}$	$g_{ps}.m^{-2}$	
3068±1909	9914±2331	12982±3340	0.3±02

b. Biomasses foliaires

Les biomasses totales de feuilles montrent une variation saisonnière très marquée avec des valeurs minimales en octobre et des valeurs généralement maximales en juin (fig. 12). La biomasse moyenne de feuilles est de $413 \pm 80 g_{ps}.m^{-2}$. Les biomasses maximales sont de $550 g_{ps}.m^{-2}$ (juin 98).

Les biomasses en terme d'azote des feuilles de posidonies montrent des valeurs minimales en automne (de l'ordre de $2.5 gN.m^{-2}$), comme les biomasses totales. Cependant, les biomasses d'azote de février sont proches des valeurs de juin (environ $8 gN.m^{-2}$ en février 98) (fig. 13).

A partir de février 1998, nous avons séparé les feuilles en feuilles adultes, intermédiaires et juvéniles (*cf.* Chapitre Matériel & méthodes). La biomasse des feuilles juvéniles est maximale en octobre (données non présentées). Elles ne constituent qu'une faible proportion de la biomasse totale (moins de 5% en octobre). Les feuilles intermédiaires et adultes sont toujours présentes. Leurs contributions relatives à la biomasse totale varient au cours de l'année (fig. 14). La biomasse des feuilles intermédiaires est maximale en juin 98 et minimale en août 98. La biomasse des feuilles adultes est maximale en août 98 et minimale en octobre 98.

c. Communauté épiphyte

La communauté épiphyte des feuilles de posidonies représente de 15 à 40% de la biomasse foliaire. En moyenne annuelle, cette proportion est de $20 \pm 13\%$. Elle présente chaque année des maxima de biomasse en juin et des minima en octobre, suivant ainsi le cycle de la biomasse foliaire (fig. 15).

3.1.3 Algues épilithes

Comme les autres producteurs échantillonnés dans ce travail, les biomasses d'*H. scoparia* présentent un cycle saisonnier marqué (fig. 16).

L'évolution du poids des pieds d'*Halopteris* ($\text{g}_{\text{PS}}.\text{pieds}^{-1}$) ne présente pas les mêmes maxima que l'évolution des biomasses ($\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$). Le poids des pieds d'*Halopteris* est maximal en juin (de l'ordre de $1.9 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{pied}^{-1}$) et minimal en octobre (de l'ordre de $0.8 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{pied}^{-1}$).

Par contre, les biomasses sont maximales au début du printemps (environ $350 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$) et décroissent jusqu'à l'automne (de l'ordre de $30 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$). La biomasse moyenne est égale à $156.3 \pm 82.7 \text{ g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$, soit 30% de la biomasse moyenne des feuilles de posidonies. Les biomasses d'*Halopteris* représentent en moyenne $67 \pm 15\%$ de la biomasse algale totale dans notre zone d'échantillonnage (zone où sont également réalisées les expériences d'incorporation) (données non présentées). Cette proportion est cependant relativement variable (entre 48 et 95%) et ne peut pas être extrapolée à l'ensemble des peuplements d'algues épilithes de la baie.

3.2 Concentrations élémentaires

3.2.1 *Herbier de posidonies*

a. Posidonies

Les concentrations élémentaires en carbone et en azote sont des concentrations relatives, exprimées en % par rapport au poids sec total (tableau 7). Les feuilles de posidonies sont toujours plus riches en azote que les racines et les rhizomes. Ces concentrations sont particulièrement faibles dans le cas des rhizomes et racines (≤ 0.5 %ps). Les concentrations relatives en azote des trois types de feuilles montrent une relation inverse par rapport à l'âge des feuilles. Les jeunes feuilles possèdent les concentrations en azote les plus élevées et les feuilles adultes les concentrations les plus faibles. Ces dernières concentrations restent cependant supérieures à celles mesurées dans les racines et les rhizomes. Les concentrations relatives en azote des feuilles de posidonies semblent présenter un maximum au début du printemps (1.8 %ps en 98 et 99) et un minimum à la fin de l'été (0.9 %ps) (fig. 17). Les rapports pondéraux C/N varient énormément d'un organe à l'autre. Ils sont très élevés dans les racines et les rhizomes des posidonies.

En octobre 97, février et juin 98, un transect vertical a été effectué entre 4 et 40 mètres de profondeur dans l'herbier de posidonies. Trois feuilles par pousse ont été choisies afin de mettre en évidence d'éventuelles variations temporelles et bathymétriques des concentrations en carbone et azote. Nous avons délibérément prélevé les plus jeunes feuilles intermédiaires et adultes et la plus vieille feuille adulte. Les feuilles juvéniles sont trop irrégulièrement présentes et n'ont pas été prélevées. Ces résultats (fig. 18) confirment qu'il existe une variation temporelle des concentrations en azote et en carbone des feuilles de posidonies. Cette variation se marque chez les trois feuilles prélevées lors de chaque transect et à toutes les profondeurs. Les concentrations en carbone sont généralement plus élevées en juin qu'en février. Par contre, les concentrations en azote sont plus élevées en février qu'en octobre et en juin. Globalement, les concentrations en azote sont plus élevées dans les jeunes feuilles intermédiaires et adultes que dans les vieilles feuilles adultes, en toutes saisons et à toutes les profondeurs. Cette tendance est la même pour le

carbone, mais de façon moins marquée. Les concentrations en azote et en carbone des différentes feuilles ne varient pas clairement en fonction de la profondeur.

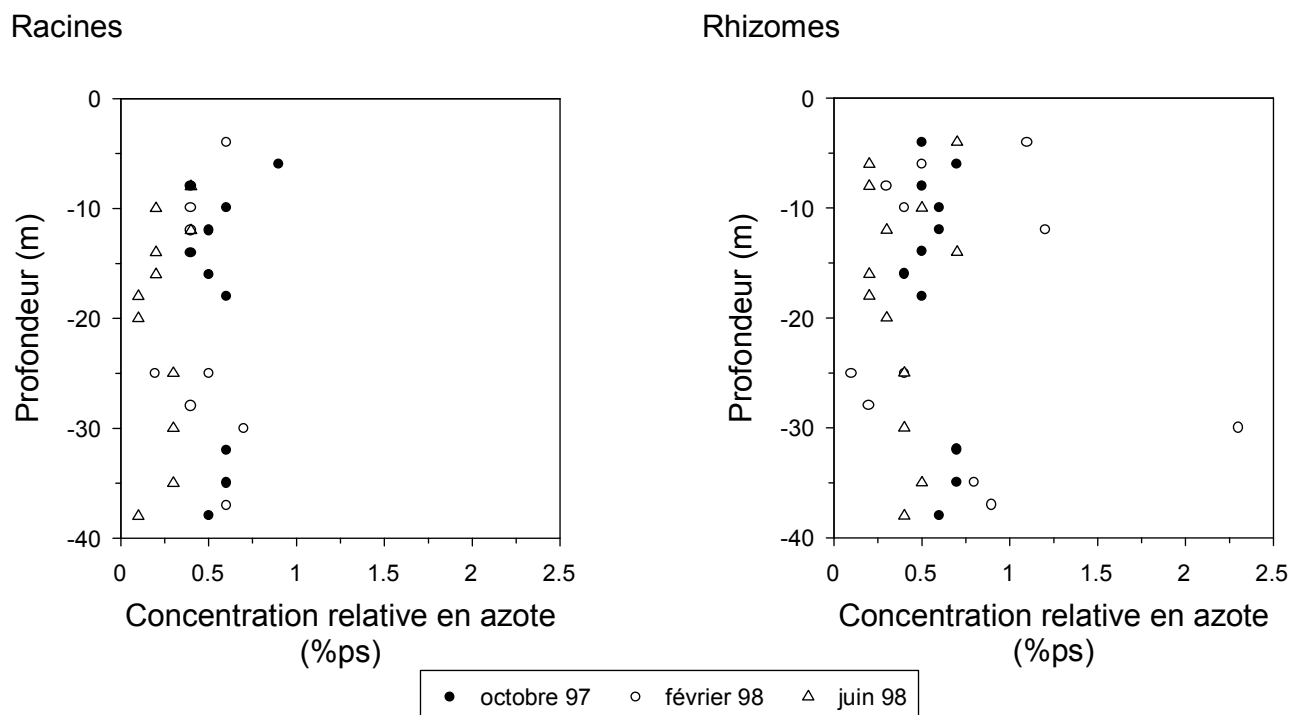


Figure 19 : Concentrations relatives en azote des racines et rhizomes de posidonies entre 4 et 40 mètres de profondeur en octobre 97, février et juin 98.

Les concentrations relatives en azote des racines et rhizomes de posidonies sont généralement inférieures à 1%ps (fig. 19). Aucune variation bathymétrique n'est apparente. Les concentrations mesurées en juin dans les racines sont souvent inférieures aux concentrations mesurées en février et octobre. En février, plusieurs rhizomes présentaient des contenus en azote élevés (2 supérieurs à 1%ps et 1 supérieur à 2%ps).

b. Communauté épiphyte

Les concentrations en carbone organique des épiphytes sont plus faibles que celles mesurées dans les autres compartiments benthiques de l'écosystème (Tableau 7). En fait, par souci de cohérence, toutes les concentrations élémentaires sont exprimées par rapport au poids sec total. Ce point sera rediscuté en détail ultérieurement.

Les concentrations relatives en azote des organismes épiphytes des feuilles de posidonies varient en fonction du moment de prélèvement (fig. 20). Les valeurs maximales sont

mesurées au début du printemps 1998 (de l'ordre de 1.3 ‰) et les valeurs minimales dans la deuxième partie de l'été (de l'ordre de 0.5 ‰).

3.2.2 Algues épilithes

Chez *H. scoparia*, les concentrations relatives en azote et carbone sont, en moyenne, moins importantes que chez *P. oceanica*. C'est également le cas des rapports pondéraux C/N (Tableau 7). Les concentrations relatives en azote des pieds d'*H. scoparia* présentent une variation saisonnière très marquée (fig. 21). Ces concentrations sont maximales au début du printemps, elles décroissent jusqu'à atteindre un minimum estival (0.5‰). Elles augmentent alors régulièrement jusqu'au maximum de février (1.5‰).

Les transects verticaux et horizontaux effectués respectivement en 1996 et 1997 (fig. 22 et 23) démontrent qu'il existe une certaine hétérogénéité spatiale des concentrations en azote des pieds d'*H. scoparia*. Il est difficile d'attribuer une cause précise à cette hétérogénéité très locale. Nous en avons tiré parti pour la conception de nos expériences d'incorporation : les pieds d'*Halopteris* ont été prélevés dans une zone comprise entre 6 et 8 m de profondeur et toujours au même endroit (surface d'approximativement 150 m²).

3.3 Rapports isotopiques naturels $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$

Tableau 8 : Valeurs moyennes (\pm écarts-type) du rapport isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ naturel des producteurs primaires et valeurs correspondantes en atom $^{15}\text{N}\%$ utilisées pour le calcul des vitesses spécifiques d'incorporations (cf. Matériel et Méthodes).

Types	$\delta^{15}\text{N}$	Abondance relative ^{15}N	n
	‰	atom $^{15}\text{N}\%$	
MOP	1.9 \pm 0.5	0.3670	19
<i>P. oceanica</i>	2.2 \pm 0.9	0.3671	132
organismes épiphytes	3.5 \pm 1.0	0.3675	32
<i>H. scoparia</i>	1.8 \pm 1.2	0.3670	43

Les mesures de rapports isotopiques de l'azote montrent qu'il existe une certaine variation naturelle de ces rapports (tableau 8). Cependant, lorsqu'on examine les abondances relatives exprimées en atomes $^{15}\text{N}\%$, ces différences s'expriment au niveau de la 4^{ème} décimale ce qui, dans le cas d'expériences d'incorporation utilisant le ^{15}N comme traceur a peu d'effet sur le calcul de l'incorporation. Cependant, dans le cas des producteurs benthiques (en particulier la communauté épiphyte et les posidonies), les incorporations peuvent être très faibles et éventuellement se confondre avec une variation naturelle du contenu en ^{15}N . Nous avons utilisé la valeur moyenne de l'abondance relative en ^{15}N de chaque groupe de producteurs pour le calcul d'incorporation.

Les variations de rapports isotopiques naturels du carbone et de l'azote ne seront pas discutées plus avant dans ce travail. Les travaux de Dauby (1989), Lepoint *et al.* (2000) et Pinnegar & Polunin (2000) exploitent ces variations pour étudier le réseau trophique dans la Baie de la Revellata.

4. Expériences d'incorporation

4.1 Vitesses spécifiques d'incorporation (V)

4.1.1 Matière organique particulaire

Les vitesses spécifiques moyennes d'incorporation de nitrate et d'ammonium par la MOP sont nettement plus élevés que ceux des autres producteurs primaires échantillonnés dans ce travail (tableau 9). Les V_{NO_3} de la MOP sont trois fois moins importants que les V_{NH_4} . Les écarts-type sont très grands, suggérant à la fois une très grande variation inter expériences et temporelle de ces valeurs. Les valeurs maximales d'incorporation sont de l'ordre de 25000 et 60000 $\mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour, respectivement, l'incorporation de nitrate et d'ammonium (fig. 24). Les valeurs minimales sont quant à elles de 150 et 610 $\mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour, respectivement, l'incorporation de nitrate et d'ammonium. Les V_{NO_3} étaient minimum en octobre 1997 et maximum en mars 1999. Les V_{NH_4} montrent une évolution saisonnière marquée avec des valeurs minimales en février et des valeurs maximales au début de l'été.

Tableau 9 : Valeurs moyennes (\pm écart-type) des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les producteurs primaires de la Baie de la Revellata. Moyennes des expériences réalisées entre février 97 et juin 99 (n= nombre d'expérience).

Types	V_{NH_4}	n	V_{NO_3}	n
	$\mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$		$\mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$	
MOP	10184 \pm 11572	54	3776 \pm 4388	92
Feuilles	47 \pm 45	26	43 \pm 64	58
Feuilles juvéniles	80 \pm 39	4	85 \pm 132	8
Feuilles intermédiaires	50 \pm 44	22	63 \pm 82	30
Feuilles adultes	59 \pm 58	20	76 \pm 99	33
Epiphytes	104 \pm 107	28	74 \pm 91	64
<i>H. scoparia</i>	270 \pm 222	36	260 \pm 275	66

4.1.2 *Herbier de posidonies*

a. Feuilles de posidonies

Les vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les feuilles de posidonies sont généralement les V les plus faibles mesurés dans ce travail (tableau 9). En moyenne, les vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate sont équivalentes à celles d'ammonium. Durant la période étudiée, les V_{NO_3} étaient les plus élevés au printemps 1999 ($160 \mu gN.gN^{-1}.h^{-1}$) (fig. 25). Dans plusieurs expériences, l'incorporation de nitrate n'a pas été détectée, en particulier en 1997. L'incorporation minimale détectée pour l'ensemble des producteurs est de l'ordre de $10 \mu gN.gN^{-1}.h^{-1}$. En 1997, les valeurs sont plus faibles qu'en 1998 et 1999. Les V_{NH_4} (fig. 25) sont généralement inférieurs aux V_{NO_3} , cependant ils sont toujours détectés. Ils sont maximum au début du printemps 1999 et minimum à la fin du printemps 1999.

A partir de février 1998, les vitesses spécifiques d'incorporation ont été mesurées séparément sur les différentes classes de feuilles. Les V_{NO_3} moyens (Tableau 9) des différents types de feuilles sont très légèrement plus élevés que les V_{NH_4} . Cette différence n'est cependant pas significative. Les V_{NO_3} et V_{NH_4} des feuilles juvéniles sont plus élevés que ceux des feuilles intermédiaires et adultes. Les V_{NO_3} des feuilles juvéniles n'ont pu être mesurés qu'en 1998 et les V_{NH_4} en octobre 1998 (fig. 26). En effet, ces feuilles ne sont pas régulièrement présentes sur les pousses de posidonies. Leur abondance est maximale au mois d'octobre. cependant, toutes les pousses ne possèdent pas ce type de feuilles.

Les V_{NO_3} des feuilles intermédiaires étaient les plus élevés en avril 1999 (fig. 27). Les incorporations mesurées sont parfois très faibles mais elles sont rarement non détectées pour ce type de feuille, excepté au mois d'août 1998 et février 1999. Les V_{NH_4} des feuilles intermédiaires de posidonies étaient également maximum au mois d'avril 99 (fig. 27). Cependant, ce maximum est moins élevé que pour le V_{NO_3} . Globalement, les valeurs mesurées semblent moins variable que les V_{NO_3} .

Les V_{NO_3} des feuilles adultes présentent un maximum très marqué au mois de mars 1999 (fig. 28), soit un mois plus tôt que le V_{NO_3} maximum des feuilles intermédiaires. Les V_{NO_3} sont rarement non détectés, excepté à la fin du printemps 1999.

Les V_{NH_4} des feuilles adultes (fig. 28) sont globalement plus faibles que les V_{NO_3} , mais, en moyenne, ces deux vitesses spécifiques sont équivalentes. Le V_{NH_4} est maximum en avril 1999. Ce maximum est inférieur au V_{NO_3} maximum. Il a toujours été possible de détecter une incorporation d'ammonium (min : $10 \mu gN.gN^{-1}.h^{-1}$).

b. Communauté épiphyte

Le V_{NO_3} moyen de la communauté épiphyte (tableau 9) est du même ordre que les vitesses spécifiques d'incorporation du NO_3 et du NH_4 des feuilles de posidonies. Par contre, le V_{NH_4} moyen est plus élevé que le V_{NO_3} moyen. Durant notre période d'étude, les V_{NO_3} maximum se situaient en octobre 1998 (fig. 29). Les minima (non détectés) sont enregistrés en février 1998 et 1999.

Les V_{NH_4} sont généralement plus élevés que les V_{NO_3} (fig. 29). Il a toujours été possible de mesurer une incorporation de NH_4 , excepté une expérience en février 1998 et avril 1999. Les V_{NH_4} sont maximum en octobre et minimum en février (non détectés en février 1998). Cette variation saisonnière est plus marquée que pour les V_{NO_3} . Les valeurs maximales et minimales sont du même ordre que pour V_{NO_3} .

4.1.3 Algues épilithes

Il n'y a pas de différence entre les V_{NH_4} et V_{NO_3} moyens des *Halopteris* (fig. 30). Ces valeurs sont environ 6 fois plus élevées que celles des feuilles de posidonies. Les V_{NO_3} présentent une variabilité intraspecificité très importante. L'incorporation de nitrate a toujours été détectée, excepté pour une expérience en février 1997. L'incorporation maximale a été mesurée en avril 1999.

Les variations temporelles des V_{NH_4} des algues (fig. 30) ne sont pas plus évidentes que celles des V_{NO_3} , excepté entre février et juin 1999 où les V_{NH_4} augmentent régulièrement. Les incorporations d'ammonium sont toujours détectées. Les mesures sont en général moins variables que pour les incorporations de nitrate. Le V_{NH_4} maximum a été mesuré en avril 99 et le minimum en février 1999.

4.2 Flux d'incorporations (ρ)

4.2.1 Matière organique particulaire

Les valeurs moyennes des flux d'incorporation (ρ) des différents producteurs sont relativement proches, comparées aux valeurs de biomasses et de V (Tableau 10). La MOP présente, en moyenne, les ρ les plus élevés. La communauté épiphyte présente des valeurs inférieures à celles des autres producteurs, sauf les feuilles juvéniles des posidonies. Ces moyennes sont accompagnées d'écarts-type importants ce qui traduit la grande variabilité des valeurs de biomasses et de V. Les ρ_{NH_4} de la MOP sont, en moyenne, plus élevés que les ρ_{NO_3} . Cette situation s'inverse pour les algues épilithes et la communauté épiphyte. Les flux de nitrate et d'ammonium mesurés pour les feuilles de posidonies sont très proches.

Tableau 10 : Valeurs moyennes (\pm écarts-type) des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les producteurs primaires de la Baie de la Revellata. Moyennes des expériences réalisées entre février 97 et juin 99 (n= nombre d'expériences) (les valeurs pour la MOP sont intégrées sur une colonne d'eau de 10 m en postulant que la MOP est répartie uniformément sur cette colonne d'eau).

Types	ρ_{NH_4} $\mu\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	n	ρ_{NO_3} $\mu\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	n
MOP	1690 \pm 1600	54	930 \pm 1580	92
<u>Posidonies</u> : feuilles (moyenne pondérée)	290 \pm 337	26	284 \pm 480	58
feuilles juvéniles	3 \pm 1	4	3 \pm 5	8
feuilles intermédiaires	181 \pm 198	22	254 \pm 384	30
feuilles adultes	173 \pm 196	20	230 \pm 313	33
Epiphytes	65 \pm 70	28	35 \pm 62	64
<i>H. scoparia</i>	394 \pm 519	36	508 \pm 684	66

Entre octobre 1997 et 1998, les ρ_{NO_3} de la matière particulaire varient peu et sont relativement faibles (fig. 31). Les ρ_{NO_3} présentent des valeurs minimales en octobre 1997 et août 1998. Par contre, au printemps 1999, des valeurs très élevées sont mesurées. Par la suite, ces ρ_{NO_3} diminuent jusqu'à la fin de cette étude.

Les ρ_{NH_4} sont, en moyenne, plus élevés et plus constants que les ρ_{NO_3} (fig. 31). Excepté au début du printemps 1999, les ρ_{NO_3} étaient supérieurs aux ρ_{NH_4} . Il y a une légère augmentation des ρ_{NH_4} entre février et juin (en 1998 et 1999). Le ρ_{NH_4} maximum est du même ordre de grandeur que le ρ_{NO_3} . Par contre, les valeurs minimales sont plus élevées.

4.2.2 *Herbier de posidonies*

a. Feuilles de posidonies

Les ρ_{NO_3} maximum des feuilles sont mesurés en avril 1999 (fig. 32). En février 1997, les ρ_{NO_3} sont très faibles (ou nuls) et représentent un minimum. En 1998, les valeurs décroissent entre février et juin et sont minimales au mois d'août. En 1999, la tendance semble identique.

Les ρ_{NH_4} des feuilles (fig. 32) sont généralement plus faibles que les ρ_{NO_3} , bien qu'ils ne soient jamais nuls. La valeur maximale est observée en avril 99 et la valeur minimale en mai 1999.

Les valeurs de ρ_{NO_3} et ρ_{NH_4} des feuilles juvéniles sont très faibles (*cf.* échelle fig. 33) en raison de la faible biomasse que ce type de feuille représente. Ces flux sont limités dans le temps (principalement été – automne). Les ρ_{NO_3} sont plus élevés que les ρ_{NH_4} .

Les ρ_{NO_3} des feuilles intermédiaires des posidonies sont maximum en avril 1999 (fig. 34). Ils présentent à ce moment des valeurs de l'ordre de $2000 \mu\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. En août 1998, les ρ_{NO_3} présentent des valeurs proches de la limite de détection ($10 \mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{m}^{-2}$). Les ρ_{NO_3} mesurés en 1998 sont inférieurs à ceux mesurés en 1999.

Les ρ_{NH_4} des feuilles intermédiaires sont généralement du même ordre que les ρ_{NO_3} , excepté au début du printemps 1999 quand les ρ_{NO_3} ont atteint des valeurs élevées (fig. 34). Les ρ_{NH_4} maximum ont été mesurés en avril 1999. Au mois d'octobre 1998, les ρ_{NH_4} sont très faibles mais supérieurs à la limite de détection.

Les ρ_{NO_3} des feuilles adultes présentent, comme les feuilles intermédiaires un pic d'incorporation au printemps 1999 (fig. 35). Celui-ci se situe plutôt en mars qu'en avril. Les valeurs les plus faibles ont été mesurées en juin 99. Les ρ_{NH_4} des feuilles adultes présentent les mêmes variations que pour les feuilles intermédiaires. La valeur maximale est atteinte en mars 1999 (fig. 35).

b. Communauté épiphyte :

Les flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par la communauté épiphyte sont plus faibles que ceux des feuilles de posidonies (fig. 36). L'incorporation d'ammonium et de nitrate est maximale au mois de juin et minimale au printemps. Cette évolution est donc inverse des variations observées pour les feuilles de posidonies.

En plusieurs occasions, il n'a pas été possible de mesurer une incorporation de nitrate par la communauté épiphyte.

Les valeurs maximales d'incorporation d'ammonium sont observées en juin et sont du même ordre que les valeurs maximales d'incorporation de nitrate (fig. 36). Il a toujours été possible de mesurer un flux d'incorporation d'ammonium par la communauté épiphyte (excepté une expérience en février 98).

4.2.3 Algues épilithes

Les flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les *H. scoparia* sont plus élevés que pour les autres producteurs benthiques échantillonnés dans ce travail (fig. 37). L'incorporation de nitrate présente en général des valeurs maximales au printemps (de l'ordre de $4250 \mu\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en avril 1999). L'incorporation de nitrate était plus élevée au printemps 1999 qu'aux printemps 1997 et 1998. Il est parfois impossible de mesurer un flux d'incorporation de nitrate.

Les flux maximum d'incorporation d'ammonium par *H. scoparia* sont mesurés également au printemps mais ils sont inférieurs à ceux du nitrate (de l'ordre de $2000 \mu\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) (fig. 37). Ils sont par contre du même ordre durant les trois années d'étude. Enfin, il a toujours été possible de mesurer un flux d'incorporation d'ammonium par *H. scoparia*.

4.3 Paramètres cinétiques

Des expériences d'incorporation ont été effectuées dans une gamme de concentrations comprise entre 0 et $40 \mu\text{M}$ afin de déterminer les paramètres cinétiques K_m et V_{max} de l'incorporation de nitrate et d'ammonium par les différents producteurs primaires de la baie.

Cette gamme de concentrations s'est révélée insuffisante pour calculer précisément ces paramètres. Cependant, pour la plupart des producteurs primaires étudiés dans ce travail il a été possible de calculer la pente initiale de la cinétique d'incorporation, excepté pour l'incorporation de nitrate par la matière particulaire et d'ammonium par les racines de posidonies (fig. 38, tableau 11).

La MOP présente les pentes pour l'incorporation d'ammonium la plus élevée des producteurs étudiés. Il est vraisemblable que se soit également le cas pour l'incorporation de nitrate, bien que nous n'ayons pas pu calculer de pente dans ce cas. L'incorporation de nitrate par les racines de posidonies présente la pente initiale la plus faible. Parmi les producteurs primaires benthiques, *H. scoparia* présente les pentes initiales les plus élevées à la fois pour l'ammonium et le nitrate. La pente initiale de l'incorporation

d'ammonium par cette algue semble être plus élevées que l'incorporation de nitrate. Les feuilles de posidonies et la communauté épiphyte présentent des pentes initiales inférieures et relativement similaires. Pour ces différents groupes, les pentes semblent légèrement supérieure pour l'incorporation d'ammonium (excepté pour les feuilles adultes de posidonies).

Tableau 11 : Pentes initiales (\pm écarts-type) des cinétiques d'incorporation d'ammonium et de nitrate par les différents producteurs primaires de la Baie de la Revellata. Expériences effectuées entre le 22 mai et le 06 juin 1999 à 10 mètres de profondeur en face de la STARESO. r : coefficient de corrélation, n : effectif. Température comprise entre 19 et 21 °C.

Type	V_{NH_4} vs NH_4	r	n	V_{NO_3} vs NO_3	r	n
MOP	6299 \pm 2077	0.71	11			
feuilles	96 \pm 8	0.98	7	74 \pm 21	0.81	8
feuilles intermédiaires	133 \pm 22	0.93	8	70 \pm 47	0.56	7
feuilles adultes	76 \pm 15	0.96	4	86 \pm 48	0.67	6
racines				23 \pm 8	0.53	25
épiphytes	94 \pm 22	0.86	8	60 \pm 17	0.79	10
algues	1076 \pm 111	0.96	13	593 \pm 149	0.84	9

5. Recyclage interne de l'azote par *P. oceanica*

Parmi les quatre périodes échantillonnées durant cette expérience (tableau 12), le poids de feuilles était maximal en juin 1998 et minimal en octobre 1998. La concentration relative en azote des feuilles était maximale en juin 1999 et minimale en août 98. Dans la Baie de la Revellata, l'abondance naturelle azote-15 est de 0.36728 ‰¹⁵N (c'est-à-dire +2.6‰ dans la notation delta; Lepoint *et al.*, 2000). L'addition d'¹⁵N comme traceur en juin 98 a considérablement augmenté l'abondance relative en ¹⁵N des feuilles (tableau 12).

Tableau 12 : Dates d'échantillonnage, nombre de pousse (n), valeurs moyenne (±écart-type) du poids des pousses, de la concentration relative en azote, de l'abondance en ¹⁵N et de la proportion de nouveaux tissus dans les feuilles de *P. oceanica* échantillonnées après l'addition d'azote-15.

Date	n	Poids des feuilles	Concentration relative en azote	Abondance relative en ¹⁵ N	Proportion de nouveaux tissus
		mg _{ps}	%ps	Atom ‰ ¹⁵ N	%ps
T ₀ 05.06.98	4	1218±457	0.9±0.1	4.47±0.89	0
T ₁ 13.06.98	5	1652±176	1.0±0.1	4.19±1.16	1±0
T ₂ 25.08.98	4	702±269	0.7±0.2	4.35±1.62	32±5
T ₃ 29.10.98	3	497±96	0.8±0.1	6.23±1.29	72±8
T ₄ 08.06.99	3	1047±131	1.5±0.1	1.08±0.32	100±0

Cette augmentation reste détectable un an après l'enrichissement quand l'ensemble de la biomasse présente a été formée après l'addition du traceur. L'abondance moyenne en ¹⁵N des pousses ne montre pas de variation importante en T₀, T₁ et T₂. Par contre, les pousses prélevées en octobre étaient enrichies en ¹⁵N, et les pousses prélevées en juin 99 étaient largement appauvries en ¹⁵N. Cependant, dans les feuilles échantillonnées à cette période, l'abondance relative en ¹⁵N reste trois fois plus élevée que l'abondance naturelle en ¹⁵N. La proportion de nouveaux tissus augmente de T₀ à T₄. En juin 99, plus aucune feuille ne portait de perforation effectuée en t₀ ; l'entièreté de la pousse avait été formée après l'addition du traceur.

Le contenu en azote (mgN) des feuilles classées selon leur rang d'insertion (fig. 39, A-E) était maximum en juin 1999 et généralement minimum en octobre 1998 pour chacun des rangs d'insertion. La distribution des contenus en azote était similaire en juin 98 et 99. La troisième feuille présente généralement le contenu en azote le plus élevé. Par contre, en octobre et août, les contenus sont plus faibles et la troisième feuille ne présente pas le contenu en azote le plus élevé.

Les concentrations relatives en azote (%ps) des feuilles classées selon leur rang d'insertion augmente entre le rang 1 et le rang 3 (voire un rang supérieur). La plus vieille feuille (rang 1) a toujours les concentrations en azote les plus faibles pour toutes les périodes échantillonnées (fig. 39, A-E). La feuille la plus jeune possède généralement la concentration en azote la plus élevée. La plus grande différence entre les concentrations maximale et minimale en azote est observée en octobre 98 (0.4-2%ps entre la plus vieille et la plus jeune feuille).

Toutes les feuilles, quel que soit leur rang d'insertion, étaient enrichies en ^{15}N , y compris en juin 1999, alors que toutes les pousses avaient été prélevées après l'addition du traceur (fig. 39, F-J). L'abondance en ^{15}N des feuilles était maximale dans toutes les feuilles en octobre 98 et minimale dans toutes les feuilles en juin 99. En juin 98 (T_0 et T_1), l'abondance en ^{15}N augmente de la plus vieille à la plus jeune des feuilles (du rang 1 au rang 5). Par contre, d'août 98 à juin 99, l'abondance en ^{15}N est distribuée de façon homogène, à l'exception de la feuille la plus jeune qui est toujours la feuille la moins enrichie.

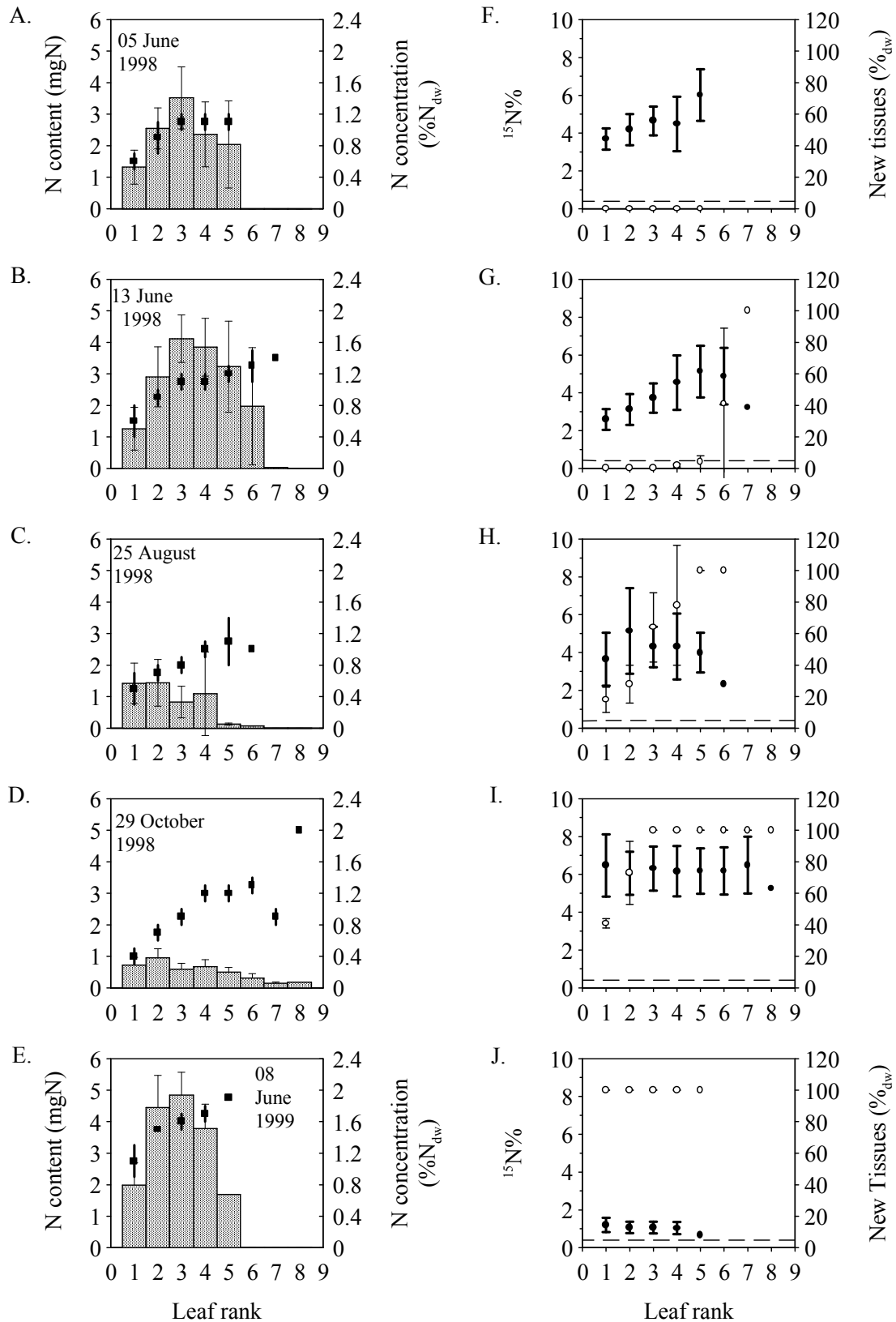


Figure 39: Valeurs moyennes (\pm écarts-type) des contenus en azote (histogramme, A-E), des concentrations relatives en azote (carrés noirs, A-E), des abondances en ¹⁵N (F-J, cercles noirs) et de la proportion de nouveaux tissus (F-J, cercles ouverts), en relation avec le rang d'insertion des feuilles de *P. oceanica* échantillonnées en cinq occasions après l'addition d'une solution marquée au ¹⁵N. Les feuilles sont classées selon leur rang d'insertion de la plus vieille vers la plus jeune feuille. Ligne interrompue: abondance naturelle en ¹⁵N dans les feuilles de posidonies (*i. e.* 0.3673 % ¹⁵N) (Lepoint *et al.*, 2000).

DISCUSSION : I. PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX

1. Introduction

Nous examinons ci-dessous brièvement les variations temporelles de l'irradiance et de la température de l'eau. Dans le chapitre III de cette discussion, nous mettons en rapport ces paramètres et l'évolution des vitesses spécifiques d'incorporation. Nous discutons également des variations temporelles des concentrations en azote inorganique dans la colonne d'eau et dans l'eau interstitielle du sédiment. Nous comparons les valeurs obtenues aux données bibliographiques disponibles et discutons de leur influence sur les concentrations en azote et la dynamique des producteurs (Chapitre II de la discussion).

2. Lumière

Les valeurs d'irradiance mesurées en surface et à 10 mètres de profondeur sont comparables aux valeurs obtenues par Bay (1984) (années 1975-1976) et Dauby (1985) (années 1978-1979) (fig. 6). Les eaux de la baie sont en général très transparentes, excepté en période de bloom ou lors de coups de vent importants. Ces coups de vent remettent en suspension du matériel détritique (principalement composé de matériel fin issu des posidonies) (Dauby *et al.*, 1995).

L'irradiance mesurée à 10 m correspond en moyenne à 20% de celle mesurée en surface. Cette proportion varie entre 12% (printemps 1999) et 33% (octobre 1997) (fig. 40). Elle est minimale lorsque les concentrations en matière particulaire sont les plus élevées comme au printemps 1999. Ces valeurs sont très proches de celles rapportées par Bay (1984) (respectivement 13 et 30%). Il semble donc que la turbidité de l'eau n'ait pas augmenté depuis les années 70 dans la Baie de la Revellata.

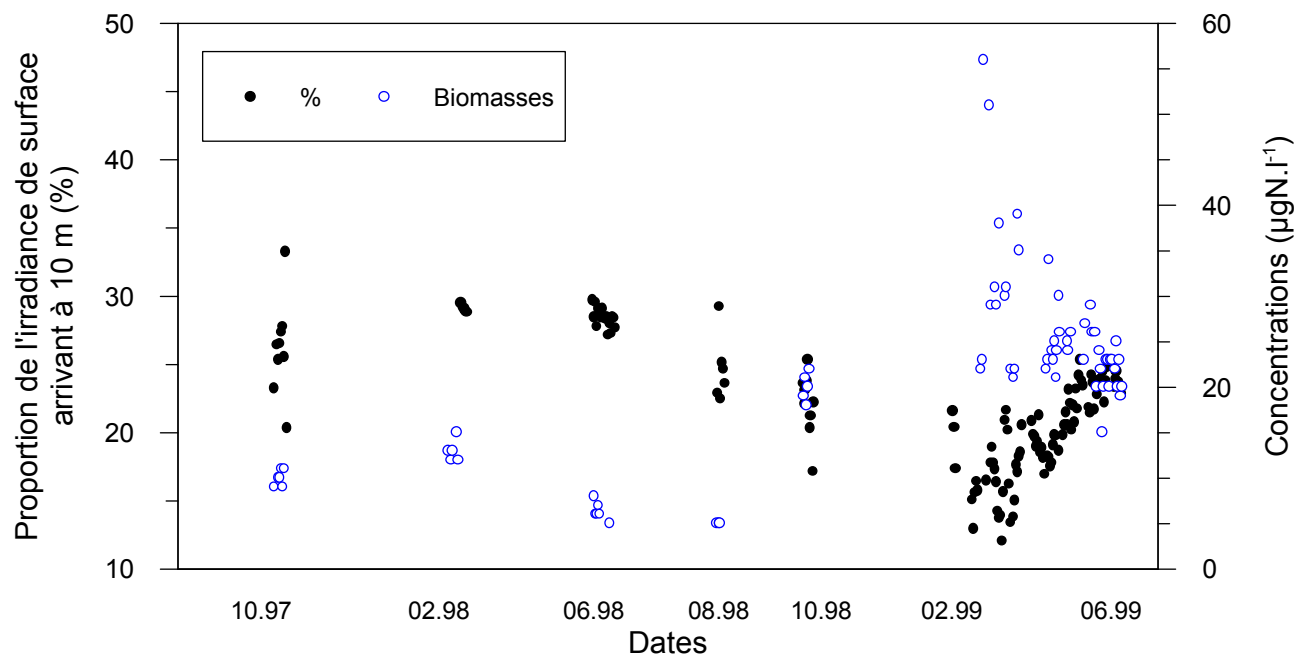


Figure 40 : Proportion de l'irradiance (PAR) (en %) de surface arrivant à 10 m de profondeur en face de la STARESO (points noirs, axe de gauche) et concentrations en matière organique particulaire à 10 m (cercles ouverts bleu, axe de droite).

3. Température

La température est un autre facteur environnemental important influençant la composition spécifique et la dynamique des communautés. Le cycle de température rapporté dans ce travail correspond aux cycles décrits par d'autres auteurs pour la Baie de la Revellata (e.g. Bay, 1984 ; Dauby, 1985) (fig 7). Cependant, Gobert *et al.* (soumis) montrent que la température annuelle moyenne a augmenté d'environ 0.4°C entre 1981 et 2000. Cette augmentation se marque particulièrement aux mois de janvier, février et mars.

Cette augmentation est rapportée pour d'autres parties de la Méditerranée (Bethoux & Gentili, 1999). Francourt *et al.* (1994) ont montré que les populations de diverses espèces thermophiles de poissons et d'invertébrés avaient augmenté au cours des 20 dernières années dans la réserve marine de la Scandola, située à 40 km de Calvi. Ils attribuent cette expansion à l'élévation des températures moyennes de l'eau de mer. Dans la Baie de la Revellata, Hoffmann *et al.* (2000) rapportent l'apparition massive d'algues filamenteuses benthiques considérées comme thermophiles. Paradoxalement par rapport à l'évolution à long terme rapportée par Gobert *et al.* (soumis), les températures observées au printemps 1999 sont plus froides qu'en 1997 et 1998.

Les données de température et de lumière présentées dans ce chapitre sont également discutées dans Janssens (2000), Gobert *et al.* (soumis) et Goffart *et al.* (soumis).

4. Concentrations en ammonium et en nitrate

4.1 Concentrations dans la colonne d'eau

Rappelons que la concentration en nitrate représente en fait la mesure de la concentration en nitrate plus la concentration en nitrites. Les concentrations en ammonium et en nitrate de la colonne d'eau correspondent aux concentrations initiales mesurées durant les expériences d'incorporation (fig. 8). Elles représentent donc les concentrations observées à 10 m de profondeur au niveau de l'herbier et des rochers de la Baie de la Revellata. Elles ne reflètent pas nécessairement la dynamique de l'ensemble de la colonne d'eau (en particulier des zones plus profondes de la baie).

Tableau 13 : Concentrations en ammonium et en nitrate de la colonne d'eau mesurées dans plusieurs sites côtiers de la méditerranée nord occidentale.

Lieux	Types	Valeurs moyennes (μM)	Références
Golfe du Lion (zone côtière) (10 m)	NO_3	minimum: <0.05 - maximum: 0.5	Diaz & Rimbault (2000)
Cap Martin (Monaco) (9 m)	NO_3	minimum: 0.21 - maximum: 1.43	Delgado <i>et al.</i> (1996)
Tossa de Mar (Costa Brava, Espagne) (subsurface)	NO_3	minimum: < 0.05 - maximum: 2.2	Delgado <i>et al.</i> (1994)
Ischia (Italie) (5 m)	NH_4	minimum: n. d. - maximum: 3	Kraemer & Mazzella (1999)
	NO_3	minimum : ≤ 0.03 - maximum : 2.2	
Baie de la Revellata (Calvi, Corse) (10m)	NH_4	minimum : n. d. - maximum : 0.75	Ce travail
	NO_3	minimum : n. d. - maximum : 1.8	

Ces concentrations sont généralement faibles. Elles sont comparables aux concentrations mesurées dans d'autres régions côtières méditerranéennes nord occidentales (tableau 13). Les concentrations en nitrate et en ammonium sont du même ordre de grandeur, excepté au printemps 1999 où un pic de nitrate a été mesuré. Ce pic printanier de nitrate

est vraisemblablement à mettre en relation avec le mélange hivernal qui ramène dans la baie de l'eau profonde enrichie en nutriments (Brohée *et al.*, 1989; Norro, 1995).

Les données de Goffart *et al.* (soumis) confirment l'absence d'un pic printanier de nutriments en 1997 et 1998. Ceci est peut-être un indice de changements au niveau de la dynamique de la baie, liée au changement de climat global (Goffart *et al.*, soumis). Notons cependant qu'un pic important de nutriments a été mesuré en 1999 et que Norro (1995) a démontré l'existence de remontées d'eaux froides, riches en nutriments, en 1993, remontées liées à l'occurrence de vents du NE. Skliris *et al.* (2000) montrent par une modélisation 1D, que la variabilité de la fréquence et de l'intensité des vents du NE pourrait expliquer de telles variations inter-annuelles.

Aucune variation saisonnière claire des concentrations en ammonium n'a été constatée durant ce travail. Cependant, à Ischia (Golfe de Naples) dans le même type d'environnement, Kraemer & Mazzella (1999) observent des maxima très élevés d'ammonium en été.

Les concentrations en ammonium et en nitrate après le bloom et durant la stratification (mai – octobre) sont faibles mais mesurables. Les mécanismes de production à 10 m de profondeur au niveau de l'herbier et des rochers (reminéralisation par les bactéries, excrétion animale, apport à partir du sédiment, etc.) sont donc suffisamment intenses pour balancer l'incorporation par les organismes autotrophes benthiques et planctoniques.

4.2 Concentrations dans l'eau interstitielle

Ces mesures ont été effectuées à 10 mètres de profondeur dans l'herbier à *P. oceanica* (fig. 9).

Les concentrations en ammonium et nitrate mesurées dans l'eau interstitielle de l'herbier à posidonies sont plus élevées que celles mesurées dans la colonne d'eau. Ces concentrations sont comparables à celles mesurées dans un autre site de la côte occidentale corse (tableau 14). Par contre, elles sont beaucoup plus faibles que celles mesurées dans divers sites côtiers de la Méditerranée nord occidentale. Cette pauvreté en azote inorganique des sédiments de la côte occidentale corse a plusieurs origines dont, en

particulier, la faiblesse des apports terrigènes par rapport aux sites continentaux. Cette pauvreté est une caractéristique essentielle de l'écosystème car le sédiment est généralement considéré comme une source importante de nutriments pour la production primaire.

Tableau 14 : Concentrations en ammonium et nitrate de l'eau interstitielle du sédiment de divers herbiers à *P. oceanica* des côtes méditerranéennes nord occidentales.

Lieux	Types	Valeurs moyennes (µM)	Références
Ischia (Italie) (5 m)	NH ₄ NO ₃	minimum: 15 - maximum : 60 minimum : 5 – maximum :25	Kraemer & Mazzella (1999)
Costa Brava (Espagne) (5 sites compris entre 5 et 13 m)	DIN	moyenne : 457	Lopez <i>et al.</i> (1995)
Golfe de Marconi (Côte Ligure, Italie) (4m)	DIN	minimum : 40 – maximum :180	Danovaro <i>et al.</i> (1994)
Figari (Côte occidentale corse) (10 m)	NH ₄ NO ₃	moyenne annuelle : 1.8 moyenne annuelle : 3.1	Cancemi <i>et al.</i> (2000)
Baie de la Revellata (Calvi, Corse) (10m)	NH ₄ NO ₃	minimum : 1.3 - maximum : 6.3 moyenne annuelle:3.0 ± 1.5 minimum : 0.3 - maximum : 1.9 moyenne annuelle: 0.6 ± 0.5	Ce travail

Les concentrations en nitrate sont généralement maximales au printemps, ce qui est également le cas dans d'autres herbiers (*e. g.* Kraemer & Mazzella, 1999). Il faut cependant noter que les valeurs mensuelles moyennes présentées dans ce travail masquent la très grande hétérogénéité spatiale (verticale et horizontale) nettement plus importante que la variabilité temporelle. Cette hétérogénéité se marque sur une échelle de distance de l'ordre de quelques centimètres (verticalement et horizontalement) (Hourlay, 1996; Laumont, 1997).

Le sédiment présentant des concentrations en nutriments plus élevées que dans la colonne d'eau, il est théoriquement possible que des flux de diffusion s'établissent entre ces deux compartiments. La canopée de l'herbier constitue un environnement hydrodynamiquement plus stable que la colonne d'eau, limitant, par exemple, la re-suspension des particules (Gacia *et al.*, 1999 ; Terrados & Duarte, 2000). Dans un tel

environnement, un gradient de concentration important est mesuré entre le sédiment et le sommet de la canopée (Gobert *et al.*, 2000). Ce gradient disparaît juste au-dessus de la canopée et n'est mesurable que lorsque la canopée est élevée et l'hydrodynamisme faible (printemps – été). Malgré des concentrations plus faibles que dans d'autres sites méditerranéens, le sédiment constitue une source de nutriments pour l'herbier mais aussi pour la colonne d'eau (Gobert *et al.*, 2000).

Synthèse 1 : Paramètres environnementaux

Les irradiances en surface et à 10 m de profondeur ont mesurées à chaque campagne entre octobre 1996 et juin 1999. La température a été mesurée en continu depuis mars 1997. L'influence de ces paramètres sur l'incorporation d'azote inorganique est discutée dans le chapitre III de la discussion.

Les concentrations en nitrate et en ammonium ont été mesurées entre mars 1997 et juin 1999 dans la colonne d'eau et dans l'eau interstitielle du sédiment d'un herbier à *P. oceanica*. Les concentrations dans la colonne d'eau sont très faibles mais comparables aux concentrations mesurées dans d'autres écosystèmes méditerranéens. Les concentrations présentent un maximum saisonnier au printemps 1999 associé aux apports d'eau profonde enrichie en nitrate. Ce maximum n'apparaît pas dans notre échantillonnage de 1997 et 1998. Les concentrations en ammonium ne présentent pas de variations saisonnières dans notre étude.

Les concentrations en azote inorganique dans l'eau interstitielle sont supérieures aux concentrations mesurées dans la colonne d'eau. Elles sont comparables à celles mesurées dans un autre site côtier corse. Par contre, elles sont généralement très inférieures aux concentrations mesurées dans des herbiers de sites côtiers continentaux. Cette différence est attribuée à la faiblesse des apports terrigènes dans la partie occidentale de l'île. L'évolution saisonnière de ces concentrations n'est pas évidente et est masquée par la variabilité horizontale et verticale de ces paramètres.

DISCUSSION : II. PARAMETRES BIOLOGIQUES GENERAUX

1. Introduction

Nous présentons ci-dessous les données de biomasses et les concentrations élémentaires des différents producteurs primaires échantillonnés. Nous comparons nos données aux données bibliographiques et discutons des différences observées entre les producteurs primaires. Nous examinons l'évolution temporelle de ces paramètres et essayons de discuter de l'influence des paramètres environnementaux sur ces évolutions. A l'aide des données de biomasses et de concentrations relatives en azote, nous établissons les stocks moyens de cet élément dans l'écosystème. Ces stocks sont utilisés dans la présentation des flux d'incorporation (Chapitre III de la discussion) et sont discutés sous l'angle de la dynamique de l'azote dans l'écosystème de la Baie de la Revellata.

2. Biomasses

2.1 Matière organique particulaire (MOP)

2.1.1 Biomasses (en terme de N)

Ces biomasses ont été mesurées dans les cloches à la fin des expériences d'incorporation effectuées dans l'herbier ou dans les rochers en face du port de STARESO à 10 m de profondeur (fig. 10). L'ordre de grandeur des biomasses est comparable aux valeurs généralement mesurées en Méditerranée (tableau 15). Elles sont inférieures aux valeurs de Velimirov (1987) mesurées au-dessus d'un herbier à *P. oceanica* et supérieures aux données de stations moins côtières (Selmer *et al.*, 1993).

Les biomasses mesurées dans la colonne d'eau en 1998 sont très différentes de celles mesurées au printemps 1999. Les mesures de chl *a* effectuées sur une plus longue période par Goffart *et al.* (soumis) semblent également indiquer que le bloom printanier en

1998 a été faible, voire inexistant. Par contre, le printemps 1999 (mars – avril) est marqué par la présence d'un pic de biomasse.

Tableau 15 : Biomasses en terme d'azote de la matière particulaire mesurées dans trois sites méditerranéens.

Lieux	Biomasses (mgN m ⁻³)	Sources
Ischia (Golfo de Naples) (15 m, au-dessus d'un herbier)	minimum : 70 - maximum : 750	Velimirov (1987)
Baie de Villefranche (5 m, fonds à 100 m)	minimum : 4 - maximum : 23	Selmer <i>et al.</i> (1993)
Baie de la Revellata (10 m, au-dessus herbier)	minimum : 5 - maximum : 100	Ce travail

La figure 41 montre que ce pic correspond au maximum de concentrations de l'azote inorganique dissous dans l'eau. Après ce pic, les biomasses restent plus élevées qu'en 1998 durant la même période alors que les concentrations en azote inorganique après le bloom sont proches de celles mesurées en 1998.

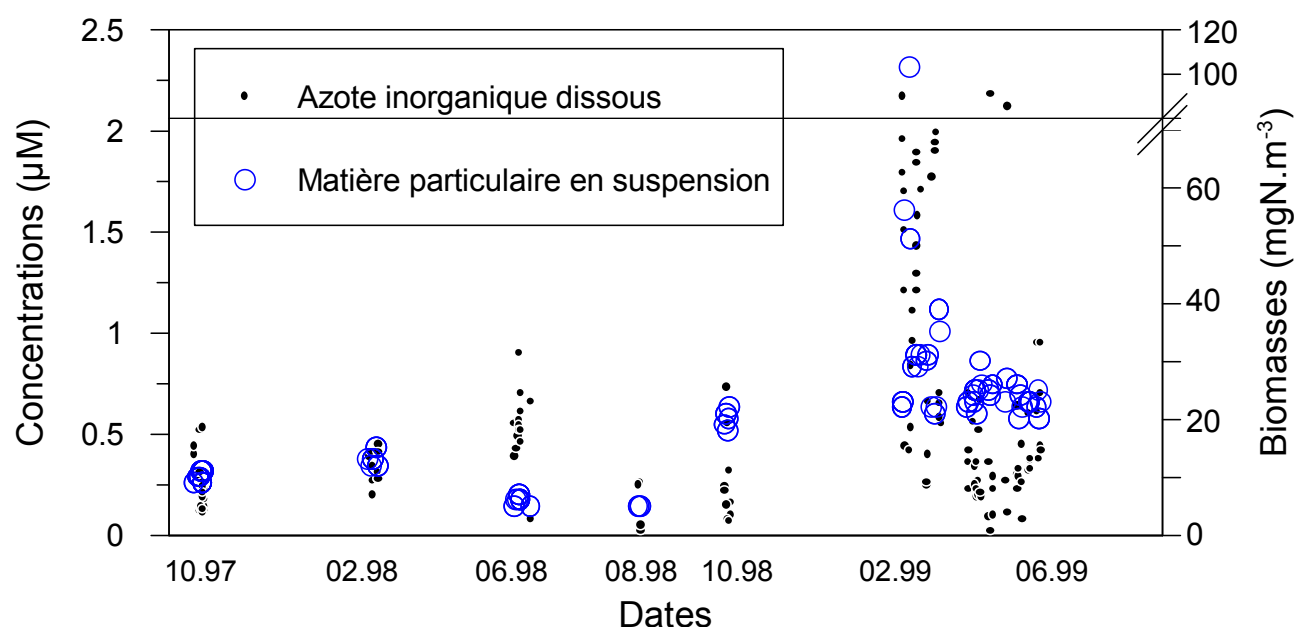


Figure 41 : Variations temporelles des concentrations en azote inorganique (nitrates + ammonium) (axe de gauche, points noirs) et des biomasses de matière particulaire (cercles ouverts) à 10 m de profondeur en face de STARESO entre octobre 1997 et juin 1999.

Ceci souligne bien l'importance des apports hivernaux de nutriments (azote, silice, phosphore, ...) pour la dynamique du compartiment planctonique au printemps, mais également pour le reste de la saison.

2.1.2. Composition de la MOP

Les rapports pondéraux C/N indiquent que la composition de MOP est très variable (fig. 11). A Ischia (Golfe de Naples), Velimirov (1987) montre que la MOP prélevée au-dessus d'un herbier de posidonies à Ischia (15 m) est composée en proportion variable d'organismes planctoniques (morts et vivants), de détritiques phytobenthiques (phanérogames et macroalgues) et d'agrégats de matière organique non identifiables. Dauby *et al.* (1995) recueillent le même mélange de matière dans un piège à sédiment placé à 40 m de profondeur dans la Baie de la Revellata. Frangoulis (com. pers.) au même site observe également des productions zooplanctoniques (exuvies, cadavres, pelotes fécales).

Les particules fines représentent une part importante du matériel détritique issu des posidonies (Mateo & Romero, 1997). Ces particules (ainsi que les autres détritiques) présentent des rapports C/N très élevés (jusqu'à plus de 80 pour des feuilles mortes de posidonies). Les rapports C/N présentés par Velimirov (1987) variaient entre 5 et plus de 40, montrant la grande hétérogénéité de composition de la MOP.

La contribution relative des détritiques phytobenthiques est plus importante à la période automnale (chute des feuilles de posidonies) et aux périodes suivant de forts mouvements d'eau (tempêtes hivernales) (Velimirov, 1987). Au printemps, en particulier durant la période de bloom, la matière particulaire est principalement composée de phytoplancton (Dauby *et al.* 1995). Durant cette période, les rapports C/N observés sont plus faibles et se rapprochent du rapport C/N classique de Redfield (5.4 ps/ps). Les rapports C/N mesurés au printemps 1999 sont légèrement inférieurs à la valeur attendue, probablement suite à la présence dans les prélèvements d'organismes riches en azote (*i.e.* zooplancton). D'autres part, des valeurs de C/N élevées ont été mesurées en juin et août 1998. Les biomasses étaient très faibles durant ces deux campagnes et étaient probablement constituées d'un mélange de phytoplancton et de détritiques.

2.1.3. Intégration des données

Les résultats de biomasse et de flux d'incorporation (ρ) concernant la MOP sont intégrés sur une colonne d'eau de 10 mètres. Nous avons effectué cette intégration dans un souci de cohérence d'unités entre les compartiments planctonique et benthique. Nous avons considéré que la matière organique particulaire était répartie de façon homogène sur cette colonne d'eau, ce qui n'est évidemment pas le cas (*e. g.* Skliris *et al.*, 2000).

2.2 Biomasses dans l'herbier à *P. oceanica*

2.2.1 Biomasse souterraine

Le tableau 16 montre que les biomasses de racines et de rhizomes mesurées dans ce travail sont plus élevées (près du double) que celles rapportées dans la littérature. Par contre, les biomasses de feuilles (biomasses maximales) sont comparables aux données rapportées par Duarte & Chiscano (1999).

Tableau 16 : Comparaison des valeurs de biomasses souterraines et foliaires obtenues dans ce travail avec les valeurs compilées par Duarte & Chiscano (1999) (moyennes des valeurs saisonnières maximales), Rapport sou/fe : rapport de la biomasse souterraine sur la biomasse foliaire.

Sources	Biomasses souterraines	Biomasses feuilles	Rapport sou / fe
	$\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$	$\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}$	
Duarte & Chiscano (1999) (compilation de données, biomasses maximales)	1611 (n = 6 articles)	501 (n = 25 articles)	3.2
Ce travail (Calvi, 10m)	3038	550 (biomasses maximales)	5.4

En conséquence, le rapport entre la biomasse souterraine et la biomasse foliaire est plus élevé à Calvi que dans les autres herbiers à *P. oceanica* étudiés à ce jour. Le rapport présenté ici peut-être considéré comme un rapport minimum. En effet, la biomasse foliaire était maximale et la biomasse racinaire varie peu au cours de l'année. La variabilité

temporelle du rapport de la biomasse racinaire sur la biomasse foliaire est principalement due à la variabilité saisonnière de la biomasse foliaire.

De plus, la proportion de racines est généralement comprise entre 8 et 16% de la biomasse souterraine totale (racines + rhizomes) (respectivement Mateo & Romero, 1997 et Mazzella *et al.*, 1998). Dans nos prélèvements, les racines dominaient très largement (plus de 50%). Certaines racines vivantes descendaient très profondément dans la matre (probablement plus de 50 cm). Ceci n'est pas étonnant puisque Francourt (1985) rapporte des longueurs racinaires maximales de 70 cm à Port Cros.

La proportion d'organes vivants par rapport à la quantité de racines et de rhizomes morts – *i. e.* le rapport de la biomasse à la nécromasse- est identique à celle observée dans d'autres herbiers à *P. oceanica* (tableau 17).

Tableau 17 : Comparaison des biomasses et nécromasses souterraines mesurées dans trois herbiers à posidonies. Rapport Bio/Néc : rapport de la biomasse à la nécromasse.

Lieux	Biomasses	Nécromasses	Total	Rapports Bio/Néc	Sources
	$g_{ps}.m^{-2}$	$g_{ps}.m^{-2}$	$g_{ps}.m^{-2}$		
Iles Médes (Costa Brava) (13m)	655	2191	2846	0.3	Mateo & Romero (1997)
Ischia (Golfo de Naples) (20 m)	1364	4590	5954	0.3	Romero <i>et al.</i> (1992)
Baie de la Revellata (10m)	3068	9914	12982	0.3	Ce travail

Les données reprises dans ce tableau ont été obtenues par carottage à 20 cm de profondeur, ce qui est comparable avec la profondeur utilisée dans nos prélèvements (30 cm). Au-delà de cette profondeur, le compartiment souterrain finit par être composé uniquement de matériel mort. La décomposition des racines et des rhizomes est lente et souvent incomplète de sorte qu'une fraction substantielle du carbone (et dans une moindre mesure des nutriments) contenu dans ces organes peut se retrouver enfouie à long terme dans le sédiment (fossilisation) (Romero *et al.*, 1994).

Le compartiment souterrain des phanérogames marines a été moins étudié que le compartiment foliaire. Sa contribution à la production primaire a été souvent sous-estimée

(Duarte & Chiscano, 1999). Chez *P. oceanica*, la production racinaire cependant est faible (temps de renouvellement de l'ordre de 7.7 ans, Duarte *et al.*, 1998) et représente entre 3 et 10% de la production primaire de la plante (respectivement Duarte *et al.* 1998 et Mateo & Romero, 1997). Le système racinaire joue un rôle primordial dans l'incorporation des nutriments nécessaires à la plante (Touchette & Burkholder, 2000). Le fait que les biomasses racinaires mesurées dans ce travail soient plus élevées (près du double) que la biomasse maximale compilée par Duarte & Chiscano (Tableau 16) n'est pas anodin, mais, au contraire, constitue un aspect écologique essentiel de l'herbier de la Baie de la Revellata.

Lee & Dunton (1999a) montrent qu'il y a une relation étroite entre la biomasse racinaire de *Thalassia testudinum* et les concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle du sédiment. Les sites où ces concentrations sont faibles sont caractérisés par une biomasse racinaire élevée. D'une façon générale, dans ces herbiers, le rapport de la biomasse racinaire à la biomasse foliaire est également plus élevé. Au vu des concentrations en azote inorganique mesurées dans les sédiments de la Baie de la Revellata, il n'est pas étonnant d'observer une biomasse de racine si importante. Rappelons que les concentrations en nutriments mesurées dans ce travail sont de dix à cent fois plus faibles que les valeurs de concentrations rapportées dans la littérature.

Une quantité élevée de racines est un avantage certain en zone oligotrophe permettant d'exploiter une source de nutriments inaccessible aux autres producteurs primaires (Hemminga, 1998). Une augmentation de la biomasse racinaire permet une augmentation des capacités d'incorporation mais également une augmentation des capacités d'exploration du milieu (et donc l'accès à d'autres sources de nutriments) (Casper & Jackson, 1997). La surface d'incorporation moyenne développée par les racines chez *P. oceanica* est de l'ordre de $1 \text{ m}^2_{\text{racine}} \cdot \text{m}^{-2}_{\text{sol}}$ (Duarte *et al.*, 1998). Francourt & Semroud (1992) rapportent des valeurs maximales de $15 \text{ m}^2_{\text{racine}} \cdot \text{m}^{-2}_{\text{sol}}$. Le développement de racines secondaires plus fines permet d'atteindre de telle surface d'absorption.

Les racines superficielles incorporent les nutriments présents dans les deux ou trois premiers centimètres du sédiment et dont la production est en étroite relation avec la dynamique saisonnière de l'écosystème. Par contre, les racines profondes des posidonies rendent accessibles des zones où le matériel organique est enfoui depuis parfois plusieurs

dizaines (voire centaines) d'années. Ces stocks sont relativement indépendants de la dynamique saisonnière des zones superficielles du sédiment.

Le rapport entre la biomasse et la nécromasse souterraines mesuré à Calvi est identique à ceux rapportés dans la littérature. Ceci pourrait indiquer que les processus de mortalité ne diffèrent pas fondamentalement entre les divers herbiers étudiés malgré des différences environnementales importantes.

2.2.2. Biomasse foliaire

Les biomasses foliaires ont été mesurées à 10 m de profondeur en face du port de la STARESO (fig. 12). Ces biomasses sont comparables voire supérieures à celles mesurées dans d'autres herbiers à *P. oceanica* (tableau 18).

Tableau 18 : Valeurs de biomasses foliaires mesurées dans divers herbiers Méditerranéens.

Lieux	Biomasses foliaires (g _{PS} .m ⁻²)	Sources
Iles Médes (Costa Brava) 9 m	maximum : 440	Romero (1989)
13 m	maximum : 320	
Lacco Ammenò (Ischia) 5 m	minimum : 175 - maximum : 670	Mazzella & Ott (1989)
15 m	minimum : 133 - maximum : 475	
Golfe de Saronicos (Grèce, Mer Egée) 5 m	minimum : 500 - maximum : 1000	Panayotidis & Simbora (1989)
Baie de la Revellata 10 m	minimum : 300 - maximum : 550	Ce travail

Les biomasses obtenues dans ce travail sont comparables aux données de Bay (1984) et Gobert *et al.* (1995). Cependant, La biomasse n'est pas un paramètre suffisant pour juger de la santé d'un herbier. Gobert & Bouqueneau (soumis) ont mesuré divers paramètres biométriques depuis 1991 et les ont comparés aux données de Bay (1984). Leur étude montre que les différents paramètres de biométrie fluctuent au cours du temps mais que globalement il est impossible d'affirmer que l'herbier de la Baie de la Revellata soit dégradé et en mauvaise santé. Ils n'excluent cependant pas une réduction de la surface occupée par l'herbier dans la Baie de la Revellata depuis l'étude de Bay (1984).

Les valeurs minimales de biomasse que nous rapportons sont supérieures à celle rapportée par Bay (1984) ou Gobert *et al.* (1995) car, en l'absence de prélèvement hivernal, il ne s'agit pas du minimum annuel réel.

L'évolution des biomasses mesurées en 1997 et 1998 suit la dynamique décrite par Bay (1984). Au printemps 1999, les biomasses sont plus faibles qu'en 1997 et 1998. De plus, la biomasse n'augmente pas entre février et juin 1999. Gobert (com. pers.) observe une augmentation très importante de la biomasse entre juin et juillet 1999 pour atteindre des valeurs comparables aux valeurs maximales observées en 1997 et 1998.

Au printemps 1999, Defawe (1999) a mené des expériences de fertilisation du sédiment et de la colonne d'eau à l'aide d'engrais phosphorés et azotés. Ces engraisements n'ont aucunement augmenté la production foliaire. Un autre facteur a donc limité la croissance de l'herbier durant cette période. La disponibilité en lumière a certainement joué un rôle essentiel dans la dynamique printanière de l'herbier en 1999 (Gobert & Bouquegneau, soumis).

2.3 Biomasses épiphytares

Les valeurs de biomasses épiphytares mesurées dans divers herbiers méditerranéens sont tout à fait comparables aux biomasses mesurées dans la Baie de la Revellata (fig. 15, tableau 19).

La disponibilité en substrat (c'est à dire la surface foliaire) est un des facteurs le plus déterminant pour la communauté épiphyte (Alcoverro *et al.*, 1997a). Comme les biomasses foliaires mesurées dans la Baie de la Revellata sont comparables à celles d'autres sites, il est compréhensible que les biomasses des épiphytes soient également comparables. Si des différences existent entre ces herbiers, elles se situent plutôt au niveau de la composition spécifique de la communauté épiphyte et de l'abondance relative des différents groupes fonctionnels algaux. La proportion d'animaux fixés pourrait également varier d'un herbier à l'autre.

Tableau 19 : Valeurs de biomasses épiphytaires mesurées dans divers herbiers à *P. oceanica* de la Méditerranée nord occidentale.

Lieux	Biomasses épiphytaires (g _{PS} .m ⁻²)	Sources
Ischia (Golfe de Naples) 5 m	minimum : 7 - maximum : 170	Mazzella & Ott (1989)
15 m	minimum : 7 - maximum : 48	
Côte espagnole: Blanes 13 m	minimum : 16 - maximum : 70	Alcoverro <i>et al.</i> (1997a)
Îles Médes 13 m	minimum : 7 - maximum : 150	
Baie de la Revellata 10 m	minimum : 30 - maximum : 150	Ce travail

Les biomasses maximales mesurées en 1997 – 1999 sont comparables à celles mesurées durant la période 1991 – 1995 par Gobert *et al.* (1995) et Lepoint *et al.* (1999). Les biomasses minimales sont supérieures, mais comme pour les biomasses foliaires il ne s'agit pas du minimum annuel réel.

Les biomasses épiphytaires mesurées en 1999 sont supérieures à celles mesurées en 1997 et 1998 (en particulier au mois de juin). Le développement des épiphytes est important au printemps 1999, ce qui contraste très fort avec la situation observée pour la biomasse foliaire, mais correspond à la situation observée pour la matière particulaire. Les concentrations élevées en nitrate pourraient expliquer le développement plus important des algues épiphytes. Cependant, l'incorporation de nitrate n'est pas détectable en février 1999. Les biomasses phytoplanctoniques élevées pourraient avoir favorisé le développement de la faune épiphyte suspensivores (bryzoaire *Electra posidoniae*, hydrozoaire,...). La faune et la flore épiphytes n'ont pas été séparées dans ce travail en raison du temps nécessaire à cette séparation. Cependant, à 10 m dans l'herbier de la Revellata, la faune sessile représente 25% du carbone organique du compartiment épiphyte (moyenne annuelle) (Lepoint *et al.*, 1999). Cependant, en l'absence d'une étude détaillée de la composition spécifique de la communauté épiphyte, ceci reste purement hypothétique.

2.4 Biomasses des macroalgues épilithes

Les biomasses algales moyennes (fig. 16) sont comparables à celles que Janssens (2000) a mesurées le long de la côte de la Revellata en mai 1997 (*i. e.* 144gPS.m⁻²). Par contre, elles sont inférieures aux biomasses mesurées par cet auteur en 1995 – 1996. Cependant, une seule station a été échantillonnée au cours de ce travail et les biocénoses algales sont connues pour être très hétérogènes d'un point de vue de leur composition floristique et de leur biomasse. Cette hétérogénéité existe sur une distance de quelques mètres. L'hétérogénéité du peuplement rend difficile l'estimation d'une biomasse algale moyenne, à moins de multiplier le nombre d'échantillons et de stations. Ceci n'était pas possible dans le cadre de ce travail. De plus, nos prélèvements ont été effectués plus profondément que ceux de Janssens (2000) (8 - 10 m contre 3 - 6 m).

En mai 97, le secteur de la Pointe de la Revellata située près de la STARESO montrait des biomasses algales inférieures au reste de la Baie de la Revellata (Janssens, 2000). En effet, ce secteur est principalement occupé par des peuplements à *H. scoparia* dont les biomasses sont inférieures aux biomasses des peuplements à cystoseires. D'autre part, la pente et l'orientation des rochers semblent favorables à l'établissement de peuplement algaux plutôt sciaphiles et de macrofaune fixée.

Les minima saisonniers des biomasses et du poids des pieds d'*H. scoparia* correspondent aux données de Janssens (octobre – novembre). Nos valeurs maximales de biomasses sont printanières, alors que Janssens (2000) et S. Larock (com. pers.) observent ces maxima au début de l'été. Par contre, l'évolution du poids des pousses correspond aux observations de Jansen (2000) et de S. Larock. Entre février et juin, il y a donc augmentation du poids moyen des pieds d'*Halopteris* mais une diminution de la biomasse exprimée par rapport à la surface de substrat. Ceci n'est possible que si le nombre de pieds d'*Halopteris* par mètre carré diminue durant cette période.

Or, la zone d'échantillonnage est proche du port de STARESO et est soumise à une forte prédation par la faune herbivore. Les densités de saupes (*Sarpa salpa*, Sparidé) y sont très importantes. Les contenus stomacaux de ces poissons présentent généralement une forte composante algale (Havelange *et al.*, 1997). De plus, la faune vagile herbivore y est également très abondante, en particulier divers mollusques brouteurs (*Cerithium* sp.,

Bittium spp.) (Havelange, 1991). Enfin, cette zone, à droite en sortant du port de STARESO, est fréquentée par plusieurs dizaines de mâles reproducteurs de *Crenilabrus ocellatus* (Labridé), espèce qui construit un nid volumineux constitué majoritairement d'*Halopteris*. Cette espèce se reproduit à partir d'avril – mai. L'échantillonnage de Janssens (2000) s'effectue à gauche en sortant du port de STARESO où les crénilabres sont nettement moins abondants. Cette abondance d'herbivores et de crénilabres ocellés pourrait expliquer que, d'une part, les biomasses algales soient plus faibles que dans d'autres stations échantillonnées par Janssens (2000) et, d'autre part, que ces biomasses, en apparence, n'augmentent pas entre février et juin, alors que le poids des pousses augmente.

3. Concentrations élémentaires

3.1 Rapports C/N : aperçu général

L'ensemble des concentrations élémentaires présentées dans ce chapitre sont des concentrations élémentaires relatives exprimées en % par rapport au poids sec total (%ps). Sauf précision contraire, les rapports C/N présentés ci-après sont les rapports des concentrations relatives en carbone et en azote exprimées par rapport au poids sec total. Les rapports C/N des différents types de végétaux sont bien documentés dans la littérature (Atkinson & Smith, 1983; Duarte, 1992). Nos résultats suivent la tendance générale rapportée par Atkinson & Smith (1983) et Duarte (1992) (tableau 7). Les macrophytes présentent toujours des rapports C/N plus élevés que le phytoplancton (Duarte, 1992). La raison en est que, d'une part les concentrations relatives en azote des macrophytes sont souvent (mais pas toujours) inférieures à celles du phytoplancton et d'autre part, que les concentrations en carbone sont toujours plus élevées chez les macrophytes. En effet, chez ces plantes, les carbohydrates de structure constituent une part importante de la biomasse (Atkinson & Smith, 1983). En général, les macroalgues présentent des concentrations en carbone inférieures à celles des phanérogames qui contiennent une grande quantité de lignine et de cellulose (Duarte, 1992). Cependant, les concentrations relatives en carbone des macrophytes varient assez peu par rapport aux concentrations en azote et en phosphore (Atkinson & Smith, 1983). Il faut noter que les

variations de concentrations de ces deux éléments sont souvent couplées, suggérant un couplage métabolique (Duarte, 1992).

Duarte (1992) présente des rapports atomiques C/N/P moyens pour les phanérogames marines et les macroalgues de, respectivement, 435/20/1 et 800/49/1. Ces rapports s'éloignent nettement du rapport théorique de Redfield dont se rapproche par contre le phytoplancton (110/16/1) (Duarte, 1992).

Une conséquence de ces différences de concentrations est que, par unité de biomasse en terme de carbone, les besoins en azote du phytoplancton sont 5 à 6 fois plus élevés que les besoins des macrophytes benthiques échantillonnés dans ce travail. Cette constatation est primordiale pour expliquer que, malgré des capacités d'incorporation pour les nutriments très élevées, le phytoplancton et les macroalgues à croissance rapide ne sont pas toujours à même de rencontrer leurs besoins en azote lorsque les concentrations en azote inorganique sont très faibles (Duarte, 1995 ; Pedersen & Borum, 1997).

Les rapports C/N de la MOP sont discutés au paragraphe 2.1.

3.2 Concentrations élémentaires dans les posidonies

3.2.1 Feuilles, rhizomes, racines

Les concentrations en carbone sont du même ordre dans les différents organes de posidonies. Par contre, les concentrations en azote sont toujours nettement inférieures à celles des feuilles. Cependant, en raison des biomasses des racines et des rhizomes, plus de 50% de l'azote contenu dans la plante se trouve dans le compartiment souterrain. D'autre part, les feuilles représentent plus de 90% des besoins annuels en azote de la plante (Pergent *et al.*, 1994).

Les concentrations en carbone des feuilles échantillonnées dans la Baie de la Revellata sont légèrement plus élevées que dans d'autres herbiers méditerranéens (tableau 20). Elles restent comprises dans la plage de valeurs rapportée par Duarte (1990) pour les posidonies.

Tableau 20 : Concentrations relatives en azote et carbone et rapports pondéraux C/N des feuilles de posidonies échantillonnées dans divers herbiers de la côte méditerranéenne nord occidentale.

Lieux	%C	%N	C/N	Sources
Costa Brava (Espagne) Blanes (13 m)	34	1.9	18	Alcoverro <i>et al.</i> (1995)
Giverola (5 m)	36	1.7	21	
Iles Médes (5 m)	37	2.4	15	
Iles Médes (13 m)	36	2.2	16	
Port Ligat (5 m)	36	1.8	20	
Lacco Ameno (Ischia, Golfe de Naples) 20 m	33	1.4	24	Romero <i>et al.</i> (1992)
Port Cros (France)	33	1.3	25	Augier & Santimone (1982)
Corse (endroit indéterminé)	33	1.1	29	Atkinson & Smith (1983)
Baie de la Revellata (10 m)	38	1.3	31	Ce travail

Les concentrations en azote des feuilles sont nettement inférieures aux concentrations mesurées par Alcoverro *et al.* (1995) le long de la côte espagnole (tableau 20). Elles sont équivalentes (ou légèrement supérieures) à celles mesurées à Ischia et à Port Cros. Les rapports pondéraux C/N sont nettement plus élevés que les rapports rapportés pour la Costa Brava et sont un peu plus élevés que dans d'autres herbiers.

Les concentrations en carbone mesurées dans les rhizomes et racines de la Baie de la Revellata sont proches des valeurs rapportées pour d'autres herbiers de la Méditerranée occidentale (tableau 21). Elles se situent cependant dans la partie supérieure de la plage de valeurs. Les concentrations en azote des rhizomes et racines sont nettement inférieures à celles mesurées dans l'herbier des îles Médes et égales ou légèrement inférieures à celles rapportées pour les herbiers de Port Cros et d'Ischia.

Les herbiers de la Costa Brava qui présentent les concentrations en azote dans le sédiment les plus élevées, montrent également les concentrations en azote dans les pousses les plus élevées. Mais, alors que les concentrations en azote inorganique dans la Baie de la Revellata sont très faibles les concentrations moyennes en azote des pousses sont comparables à celles mesurées à Ischia et à Port Cros où les concentrations en azote dans l'eau interstitielle sont 10 fois plus importantes.

Tableau 21 : Concentrations relatives en azote et carbone et rapports pondéraux C/N des racines et rhizomes de posidonies échantillonnées dans divers herbiers de la côte méditerranéenne nord occidentale.

Lieux	Rhizomes			Racines			Sources
	%C	%N	C/N	%C	%N	C/N	
Port Cros (France)	30	0.5	60	39	0.4	98	Augier & Santimone (1982)
Costa Brava : Iles Médes (5 m)	38	0.8	48	41	0.6	68	Mateo & Romero (1997)
Iles Médes (13 m)	37	0.9	41	41	0.8	51	
Lacco Ameno (Ischia, Golfe de Naples) 20 m	36	0.6	60	38	0.5	76	Romero <i>et al.</i> (1992)
Corse (endroit indéterminé)	38	0.7	54	38	0.5	76	Atkinson & Smith (1983)
Baie de la Revellata (10 m)	39	0.5	78	41	0.4	106	Ce travail

In situ, Fourqurean *et al.* (1992a) établissent que, à l'échelle d'un herbier à *Thalassia testudinum*, lorsque les concentrations en azote inorganique augmentent dans l'eau interstitielle, les concentrations en azote augmentent également dans les feuilles. C'est aussi le cas lorsqu'on compare deux herbiers présentant des concentrations en azote inorganique dans l'eau interstitielle différentes (Lee & Dunton, 1999a).

La relation entre les concentrations en nutriments du sédiment et les concentrations en azote des pousses est très nette lorsque les concentrations dans le sédiment sont élevées (supérieures à 50–100 μM NH_4) (e. g. Fourqurean *et al.*, 1992a ; Alcoverro *et al.*, 1995). Ceci pourrait indiquer que, dans ces herbiers, le sédiment est la source principale d'azote pour la plante. Cependant, malgré cette relation, Lee & Dunton (1999b) montrent que, dans plusieurs herbiers du Golfe du Mexique, 50 % de l'azote incorporé par *Thalassia testudinum* provient de la colonne d'eau. Des concentrations élevées en azote dans les pousses ne sont donc pas toujours indicatrices de l'origine de l'azote incorporé, en particulier pour les herbiers où les concentrations en azote du sédiments sont inférieures à 50 μM . Par contre, pour les herbiers où les concentrations du sédiments sont faibles (<10 μM), cette relation est moins marquée du fait de l'utilisation de plusieurs sources d'azote (colonne d'eau et sédiment) et, dans les herbiers comme ceux de la Baie de la Revellata, d'une optimisation de l'utilisation de l'azote présent dans le sédiment par le développement de biomasses racinaires plus importantes.

La mesure d'une concentration n'est pas toujours synonyme de disponibilité effective. En effet, les mouvements sont de type diffusif et ces mouvements sont limités dans l'espace par les grains de sédiment. La vitesse de diffusion des nutriments dans l'eau interstitielle est le principal facteur restreignant l'incorporation de nutriments par la plante (Stapel *et al.*, 1996). La possession de systèmes racinaires étendus et profonds est clairement un avantage compétitif dans ces conditions (Hemminga, 1998). Or, les biomasses racinaires observées à Calvi sont plus importantes que celles observées dans d'autres herbiers de la côte occidentale méditerranéenne, ce qui rejoint les observations de Lee & Dunton (1999a) pour des herbiers à *Thalassia testudinum*.

Short (1987), à l'aide d'expériences de fertilisations, montre l'existence d'une relation entre les concentrations en azote et phosphore des pousses et la disponibilité en nutriments du sédiment. Des expériences du même type démontrent cette relation dans des herbiers à *P. oceanica* le long de la Costa Brava (e. g. Alcoverro *et al.*, 1997b). Gobert *et al.* (en préparation) observe cet effet pour l'herbier de la Baie de la Revellata. Cependant, ces expériences ne provoquent pas toujours ce type de réponse. Par exemple, à Port Ligat, les contenus en azote des pousses sont plus faibles que dans d'autres herbiers de la Costa Brava alors que les concentrations en azote dans le sédiment y sont très élevées (Alcoverro *et al.*, 1997b). L'incorporation de l'azote dans cet herbier semble être limitée par un autre facteur, probablement les conditions très réductrices du sédiment qui pourraient interférer avec les processus d'incorporation.

3.2.2. Variabilité temporelle des concentrations élémentaires

Les concentrations en azote des feuilles de posidonies varient en fonction de la saison (fig. 17). Elles sont élevées au printemps et en hiver, et sont plus faibles en été et en automne. Cette évolution est marquée dans les prélèvements effectués lors des expériences d'incorporation ainsi que dans les trois profils verticaux réalisés en 1998. Les pertes en azote sont maximales à la fin de l'été et en automne (fig. 12 & 13).

Deux situations contrastées se présentent en 1998 et 1999 (fig. 12, 13 & 17). En 1998, la biomasse foliaire augmente entre février et juin. Par contre, le contenu en azote (gN.m^{-2}) reste stable, ce qui se traduit par une diminution de la concentration relative en azote (%ps) des pousses. Vraisemblablement, il y a donc découplage entre la période

dominante d'incorporation de l'azote (hiver, début du printemps) et la période de croissance maximale des pousses (fin du printemps début de l'été). Cette hypothèse correspond à la dynamique décrite par Alcoverro *et al.* (2000) pour les herbiers de la côte espagnole.

Au printemps 1999, aucune augmentation de la biomasse foliaire (totale ou en terme d'azote) n'est observée. En février 1999, et ce malgré des concentrations élevées en nitrate dans la colonne d'eau, les concentrations en azote des feuilles sont inférieures à celles de 1998. Par contre, en l'absence de dilution due à la croissance des pousses, les concentrations internes en azote restent stables entre février et juin. Les valeurs de juin 1998 et 1999 sont comparables. Des concentrations élevées en nitrate au printemps 1999 ne semblent donc pas avoir influencé les contenus en azote des feuilles de posidonies. Cet aspect devra cependant être rediscuté par rapport aux mesures d'incorporation effectuées pendant cette période.

Nous n'avons pas de suivi saisonnier des concentrations en azote dans les rhizomes et les racines, à l'exception des trois profils bathymétriques de 1998 (fig. 19). Le rôle de stockage joué par les rhizomes est donc impossible à évaluer. Ce rôle est démontré pour diverses espèces de phanérogames marines (*e. g.* Touchette & Burkholder, 2000). Chez *P. oceanica*, il pourrait justement être important durant la période printanière (Alcoverro *et al.*, 2000). Le fait de ne pas avoir de variations saisonnières évidentes pour les rhizomes prélevés lors des profils ne signifie pas que ces processus n'existent pas dans la Baie de la Revellata. Au contraire, les quelques valeurs de concentrations élevées (> 1 %ps d'azote) mesurées au printemps 1998 plaident pour l'existence de tels processus. Ils se déroulent probablement sur des échelles de temps courtes (jours, semaines), incompatibles avec des prélèvements de fréquences bimestrielles ou trimestrielles. D'autre part, le processus semble présenter une grande hétérogénéité individuelle probablement en relation avec le budget en azote de chaque pousse.

3.2.3. Variabilité en fonction de la bathymétrie

Les profils bathymétriques ne montrent pas de variations claires des concentrations en azote et en carbone des feuilles, des rhizomes et des racines en fonction de la profondeur (fig. 18 & 19).

Ceci peut paraître relativement étonnant dans la mesure où la structure de l'herbier (biomasse, densité,...) et sa dynamique sont profondément influencées par la disponibilité en lumière et donc par la profondeur (e. g. Bay, 1984 ; Della Via *et al.*, 1998 ; Gobert *et al.*, soumis). A 30 m dans la Baie de la Revellata, les biomasses sont environ dix fois plus faibles qu'à 10 m et la croissance printanière de l'herbier présente un décalage de plusieurs semaines (voire 1 ou 2 mois) par rapport à la croissance observée à 10 m (Gobert, 1993). Les herbiers profonds (> 20 m dans la Baie de la Revellata) sont considérés comme essentiellement limités par la disponibilité en lumière et moins par la disponibilité en nutriments que les herbiers peu profonds (1 - 15 m) (Romero *et al.*, 1998).

Comme des biomasses inférieures sont observées à 30 m, on pourrait s'attendre qu'à disponibilité égale en nutriments dans le sédiment, les concentrations en azote soient plus élevées dans les herbiers profonds. Apparemment, cela n'est pas le cas dans la Baie de la Revellata. Par contre, dans la réserve de Nueva Tabarca (Espagne), Romero *et al.* (1998) observent un léger gradient croissant des concentrations en azote dans les feuilles le long d'un profil bathymétrique (1-24 m). Ce gradient est peu marqué si l'on examine l'ensemble de la pousse. Mais si la pousse est séparée en feuilles jeunes, intermédiaires et adultes, les concentrations des feuilles adultes à 25 m sont pratiquement égales à celles des feuilles intermédiaires (± 1.7 %ps), alors qu'à 3 m ces concentrations sont inférieures de moitié (1 et 1.8 %ps pour respectivement les feuilles adultes et intermédiaires).

La différence de concentration en azote des feuilles âgées par rapport aux feuilles plus jeunes est une observation classique (e. g. Augier & Santimone, 1982). Cette différence est le résultat de deux processus : d'une part la dilution de l'azote contenu dans les feuilles par l'ajout de carbohydrates de structure et, d'autre part, la résorption de l'azote contenu dans les tissus âgés pour assurer la croissance de tissus plus jeunes (Stapel & Hemminga, 1997). Si l'on considère que le contenu en sucre de structure est identique le long du profil bathymétrique, le gradient observé par Romero *et al.* (1998) indiquerait que les processus de résorption varie en fonction de la profondeur. Cette variation pourrait être liée à celle de la limitation imposée par la disponibilité en nutriments.

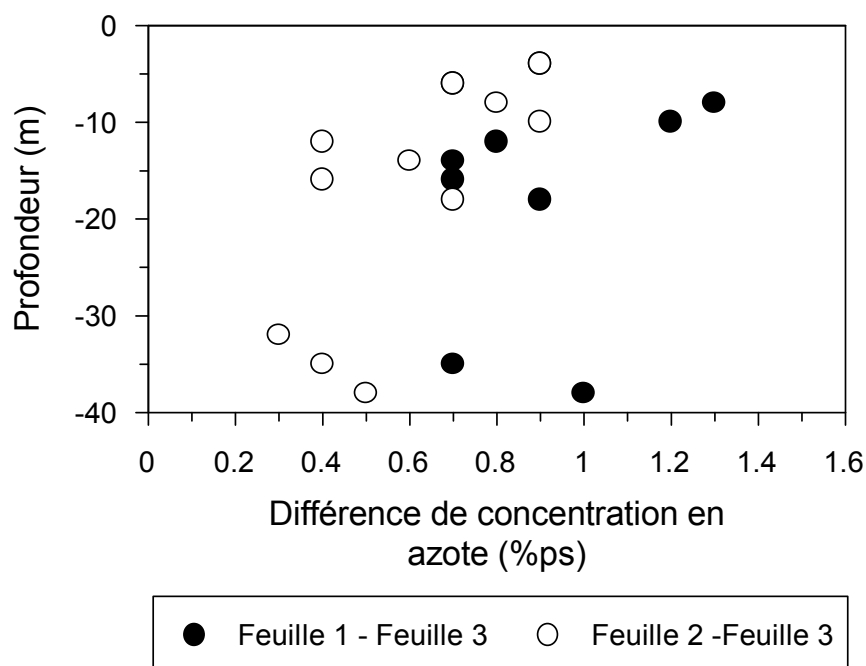


Figure 42 : Différence de concentrations relatives en azote entre les différents types de feuilles échantillonnées le long d'un transect effectué dans l'herbier en face de STARESO (0 à 40 de profondeur) en octobre 1998. Feuille 1 : plus jeune feuille intermédiaire, feuille 2 : plus jeune feuille adulte, feuille 3 : plus vieille feuille adulte.

En faisant la différence entre les concentrations en azote des trois types de feuilles échantillonnées durant les profils bathymétriques, il semblerait qu'en octobre 1998 ces différences montrent une tendance à décroître en fonction de la profondeur (fig. 42). Cette tendance n'existe pas en février et juin 1998. Ceci est en accord avec l'expérience de marquage à long terme (*cf.* Chapitre 4) et avec les données d'Alcoverro *et al.* (1997b) qui montrent que la résorption de l'azote est maximale en automne. Il apparaît donc que, si des différences au niveau de l'importance des processus de résorption existent dans l'herbier en fonction de la profondeur, celles-ci n'expliquent pas à tout moment le fait que les concentrations en azote dans l'herbier profond soient comparables à celles de l'herbier moins profond.

Nous formulons deux autres hypothèses (peut-être complémentaires) qui mériteraient de faire l'objet d'une expérimentation appropriée :

En premier lieu, la disponibilité en nutriments dans le sédiment n'est peut être pas identique à toutes les profondeurs. Les concentrations en azote dans l'eau interstitielle varient énormément horizontalement (*e. g.* Hourlay, 1997) et pourraient varier en fonction

de la profondeur. La variation de concentration des nutriments dans le sédiment est liée aux processus de consommation par les organismes autotrophes ainsi qu'au processus de reminéralisation de la matière organique par les bactéries. Ces processus de reminéralisation sont eux-mêmes contrôlés par, entre autres, la quantité de substrat dégradable, c'est à dire, principalement de détritiques de posidonies composant la litière ou enfouis dans le sédiment. La biomasse de pousses vivantes diminuant drastiquement avec la profondeur, la quantité de substrat dégradable et, donc, la quantité de matière reminéralisée, pourrait diminuer en fonction de la profondeur. Dès lors, la disponibilité en nutriments pourrait être inférieure dans les herbiers profonds malgré des biomasses de pousses nettement plus faibles. Cependant, cette hypothèse est en désaccord avec le fait que l'herbier profond est moins soumis à l'hydrodynamisme que l'herbier superficiel (et donc à l'exportation des détritiques) et, d'autre part, qu'il bénéficie d'apport de détritiques issus des zones superficielles de l'herbier (Mateo & Romero, 1997). Dès lors, cette hypothèse est relativement peu convaincante. Des profils de mesures de concentrations en nutriments et en matière organique pourraient confirmer ou infirmer cette hypothèse de travail.

Une seconde hypothèse se base sur le fait que la photosynthèse diminue en fonction de la profondeur suivant la diminution de la disponibilité en lumière. Or, les mécanismes d'incorporation de l'azote sont partiellement actifs (Touchette & Burkholder, 2000). Ces mécanismes ainsi que l'assimilation des nutriments inorganiques nécessitent de l'énergie métabolique fournie par les produits de la photosynthèse. L'absence (ou la disponibilité réduite) d'énergie métabolique pourrait induire indirectement une réduction de l'incorporation de nutriments dans les herbiers profonds par rapport aux herbiers plus superficiels (1 –20 m). D'autre part, la réduction de la disponibilité en lumière limite le développement de la biomasse foliaire et racinaire. Lorsque la disponibilité en lumière diminue, la plante pourrait favoriser le développement de sa biomasse foliaire afin d'optimiser ses capacités photosynthétiques plutôt que la biomasse racinaire, diminuant ainsi ses capacités à exploiter le sédiment comme source de nutriments. Cependant, Francourt (1985) n'observe pas de différence significative entre la quantité de racine par pousse à 2 m et à 24 m, ce qui, compte tenu de la diminution drastique de la biomasse foliaire entre 2 et 24 m a pour conséquence une élévation du rapport de la biomasse racinaire sur la biomasse foliaire. Ceci est évidemment contraire à l'hypothèse que nous

avançons. Une étude plus poussée sur la répartition en fonction de la bathymétrie des biomasses foliaire et racinaire s'avère nécessaire.

3.3 Concentrations élémentaires dans la communauté épiphyte

La communauté épiphyte de la Baie de la Revellata présente des concentrations moyennes en azote et en carbone (0.8 et 7.0 %ps, respectivement) inférieures à celle mesurées par Alcoverro *et al.* (1997a) le long de la côte espagnole (1 – 1.6 %ps et 13 – 17 %ps pour l'azote et pour le carbone, respectivement). Une partie de la différence peut provenir d'une différence de méthodologie. Nous avons décarbonaté nos échantillons avant le passage à l'analyseur élémentaire et ensuite rapporté les concentrations élémentaires mesurées au poids total. Alcoverro *et al.* (1997a) effectuent leurs mesures sur des échantillons non décarbonatés. Il est impossible d'estimer l'impact de cette différence de protocole sur les mesures de concentrations élémentaires en azote. Par contre, les concentrations élémentaires en carbone d'Alcoverro *et al.* (1997a) représentent les concentrations en carbone totale (organique plus inorganique) alors que nous mesurons uniquement les concentrations en carbone organique. Dans le cas des organismes épiphytes, la fraction inorganique peut représenter entre 60 et 90% du poids sec non décalcifié (obs. pers.). En effet, de nombreuses espèces animales et végétales épiphytes sont extrêmement calcifiées (par exemple algues mélobiésées, *bryozoaires* *Lichenopora radiata*).

Il est difficile d'interpréter les variations saisonnières des concentrations en azote de la communauté épiphyte (fig. 20). Cette évolution correspond globalement à la dynamique décrite par Alcoverro *et al.* (1997). Mais, en dehors de cette allure générale, les dynamiques de la biomasse en terme d'azote et des concentrations relatives en azote varient beaucoup entre les différents sites étudiés par ces auteurs.

Un maximum de concentration en azote est observé au printemps 1998 et 1999. Entre avril et juin 99, les concentrations en azote décroissent pour atteindre des valeurs minimales. Parallèlement, la biomasse épiphytaire totale augmente. Cette décroissance des concentrations en azote pourrait être interprétée comme un phénomène de dilution par l'augmentation de biomasse. Cependant, cette hypothèse, avérée dans le cas de

macrophytes (e. g. Delgado *et al.*, 1994 ; Alcoverro *et al.*, 2000), est moins convaincante dans le cas d'algues de petite taille. D'autre part, la communauté épiphyte est un ensemble complexe composé de plusieurs dizaines d'espèces de protistes, de végétaux et d'animaux. La manière dont ces espèces interagissent et les transferts possible entre les différents groupes sont complètement inconnus. Le compartiment épiphyte peut-être considéré comme une boîte noire influencée à divers niveaux par les facteurs environnementaux externes, mais possédant sa propre dynamique.

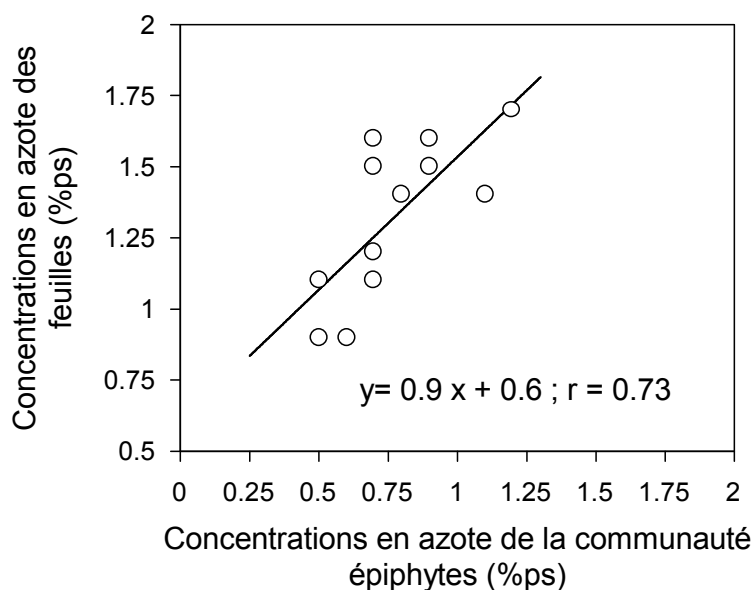


Figure 43 : Relation entre les concentrations relatives en azote de la communauté épiphyte et celles des feuilles de posidonies.

Alcoverro *et al.* (1997) ne trouvent pas de liens entre la disponibilité en nutriments mesurées dans plusieurs herbiers de la Costa Brava et la concentration en azote des organismes épiphytes. Par contre, au sein de chaque herbier, les variations saisonnières des concentrations en nutriments semblent affecter à la fois les concentrations en azote de la communauté épiphyte et des feuilles de posidonies. Ceci a pour conséquence qu'il existe une relation entre la concentration en azote des feuilles de posidonies et celle de la communauté épiphyte. Cette relation semble également exister dans la Baie de la Revellata (fig. 43).

Plusieurs auteurs ont montré que la flore épiphyte incorpore une partie des substances dissoutes relarguées par les feuilles de phanérogames (Harlin 1973 ; McRoy & Goering 1974). Mais, Brix & Lyngsby (1985) ont montré que ce processus était trop lent et trop

faible pour soutenir la production épiphyte de sorte que les transferts épiphytes – plante hôte n’expliquent probablement pas la relation observée ci-dessus.

3.4. Concentrations élémentaires des pieds d'*Halopteris*

3.4.1 Aperçu général et comparaison interspécifique

Les concentrations relatives en azote et en carbone des pieds d'*H. scoparia* sont comparables aux données de Larock (1998) (tableau 22). Les concentrations moyennes en carbone (25.7 %ps) sont très proches des valeurs médianes rapportées par Duarte (1992) pour l’ensemble des macroalgues marines (24.8 %ps).

Tableau 22 : Valeurs moyennes des concentrations relatives en azote et des rapports pondéraux C/N de quelques espèces d’algues échantillonnées en Méditerranée

Espèces	Lieux	%N	C/N	Sources
<i>Codium bursa</i>	Costa Brava	0.8	27	Vidondo & Duarte (1995)
<i>Cystoseira mediterranea</i>	Costa Brava	1.7	18	Delgado <i>et al.</i> (1994)
<i>Caulerpa taxifolia</i>	Cap Martin (France)	2.3	12	Delgado <i>et al.</i> (1996)
<i>Ulva rigida</i>	Etangs du Prévost (France)	Min : 2.2 Max : 5.1		Viaroli <i>et al.</i> (1996)
<i>Udotea petiolata</i>	Corse	5.0	6	Atkinson & Smith (1983)
<i>Halopteris scoparia</i>	Baie de la Revellata	0.7	33	Larock (1998)
<i>Cystoseira balearica</i>	Baie de la Revellata	0.7	43	Larock (1998)
<i>Cladophora prolifera</i>	Baie de la Revellata	1.6	15	Larock (1998)
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	Baie de la Revellata	2.0	13	Larock (1998)
<i>Halopteris scoparia</i>	Baie de la Revellata	1.0	27	Ce travail

Par contre, les concentrations en azote (1.0 %ps) sont nettement inférieures à la médiane des valeurs des concentrations rapportée par Duarte (1992) (1.9 %ps). Ces concentrations sont aussi inférieures à la valeur de 1.5 considérée par Fujita *et al.* (1989) comme la concentration en azote minimale pour assurer la croissance optimale des algues.

Cependant, les algues pérennes présentent généralement des concentrations en azote plus faibles que des algues plus opportunistes ou nitrophiles (Asare & Harlin, 1983 ; Pedersen & Borum, 1996). Par exemple, dans le tableau 22, *Ulva rigida* ou *Cladophora prolifera* présentent des valeurs plus élevées que les algues brunes pérennes. *Caulerpa taxifolia* présente également des valeurs élevées. Ceci est peut-être en relation avec sa capacité d'incorporer les nutriments du sédiment à l'aide de rhizoïdes (Delgado *et al.*, 1996). De plus, les algues des zones oligotrophes ont généralement des concentrations en azote plus faibles que dans les zones eutrophes. Des concentrations faibles en azote constituent un avantage compétitif pour les macroalgues pérennes des zones oligotrophes (Duarte, 1995). Elles sont le reflet de besoins inférieurs, plus facilement atteints lorsque la disponibilité en azote est faible (Hein *et al.*, 1995). Malgré ces besoins réduits, Vidondo & Duarte (1995) montrent que certaines macroalgues pérennes méditerranéennes peuvent être limitées par la disponibilité en nutriments. Larock (1998) a mesuré les concentrations en azote et en phosphore de diverses algues de la Baie de la Revellata. Les concentrations en phosphore sont généralement très faibles et les rapports C:P très élevés. Larock (1998) fait l'hypothèse d'une limitation par le phosphore pour la plupart des algues pérennes de la baie. Cette hypothèse est également formulée par Delgado *et al.* (1994) et par Vidondo & Duarte (1995) pour d'autres espèces et d'autres sites méditerranéens.

Les algues sciaphiles (*Sphaerococcus*, *Udotea* dans le tableau 22) présentent aussi des concentrations en azote très élevées, parfois supérieures aux algues nitrophiles. Ces algues contiennent des pigments de type phycobiloprotéines dont la concentration est corrélée à la concentration interne en azote (Rico & Fernandez, 1996). Ces phycobiloprotéines sont présentes en grande concentration et constituent un stock d'azote important (Larock, 1998).

3.4.2 Evolution temporelle

Les concentrations relatives (%ps) et les contenus en azote (gN.pied⁻¹) des pieds d'*H. scoparia* présentent une évolution saisonnière très marquée (fig. 44). Ces évolutions diffèrent entre les deux paramètres et entre les différentes années. Les concentrations en azote sont toujours minimales en automne et maximales au début du printemps. Elles

décroissent drastiquement entre février et juin (plus de 50% en 1998 et 1999). Ces observations rejoignent celles effectuées par Larock (1998).

Les contenus en azote sont à leur minimum en octobre. En 1997 et 1998, ils sont maximum en février et en 1999 en juin. En juin 1999, les contenus en azote sont trois fois plus élevés qu'en juin 1997 et 1998. Comme pour d'autres paramètres mesurés dans ce travail, il y a un contraste entre la situation observée en 1997 et 1998 et la situation observée au printemps 1999.

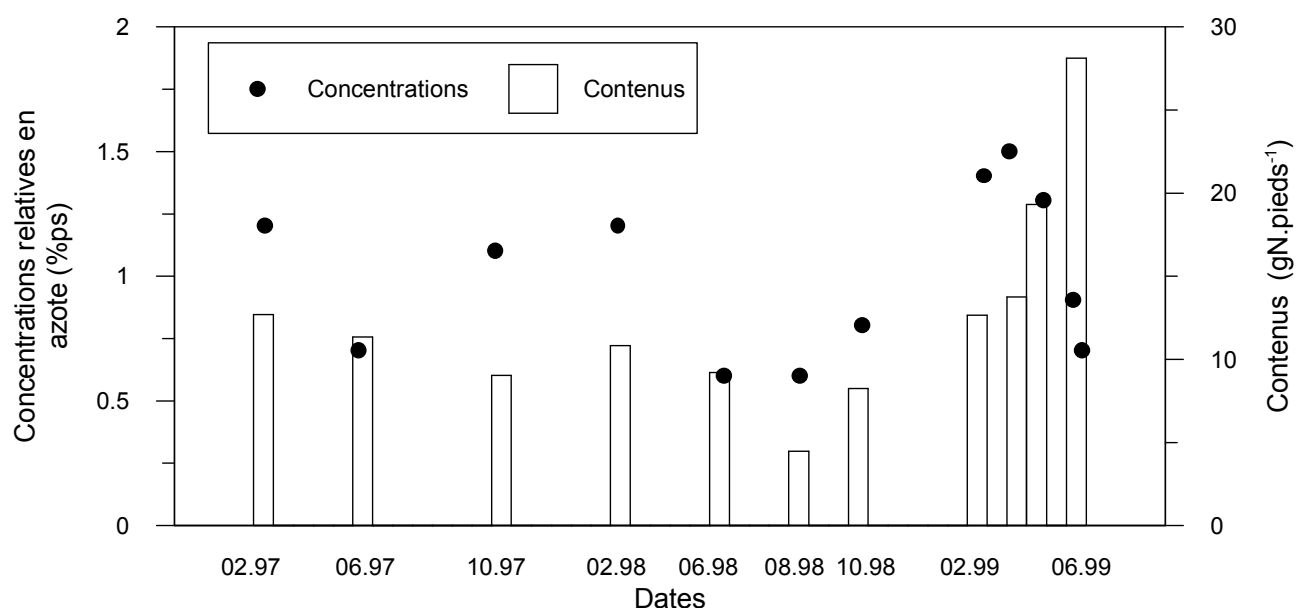


Figure 44 : Evolution temporelle des valeurs moyennes des concentrations relatives et des contenus en azote des pieds d' *H. scoparia* prélevés entre février 1997 et juin 1999 en face du port de STARESO.

Cette évolution saisonnière des concentrations en azote des macroalgues est une observation faite dans divers types de biocénoses algales des zones tempérées (e. g. Delgado *et al.*, 1994 ; Pedersen & Borum, 1996). Une partie de cette variabilité est liée au fait que les macroalgues sont capables de constituer des réserves d'azote (Hanisak, 1983). Lorsque les concentrations externes en azote sont élevées, la quantité d'azote incorporée est plus importante que les besoins réels de la plante. Cet azote excédentaire est stocké sous forme inorganique ou organique. Il est utilisé lorsque les conditions environnementales deviennent favorables à la croissance de la plante. Il peut donc y avoir un découplage et un déphasage entre la période d'incorporation (hiver – printemps) et la période d'utilisation effective (fin du printemps – été). Au printemps, la diminution des concentrations relatives en azote des algues traduit la redistribution des réserves d'azote

et la dilution du stock interne d'azote par l'élévation de biomasse. En effet, en l'absence de nouvelle incorporation d'azote, la biomasse totale augmente, les contenus en azote sont stables et les concentrations relatives diminuent en conséquence. Cette situation est observée aux printemps 1997 et 1998.

En 1999, les concentrations en azote diminuent entre mars et juin ce qui traduit bien la dilution du stock interne d'azote par l'élévation de la biomasse. Mais, les contenus en azote augmentent ce qui ne peut s'expliquer que si durant cette période il y a une incorporation d'azote à partir du milieu externe. Rappelons que les concentrations en azote mesurées au printemps 1999 dans la colonne d'eau étaient beaucoup plus élevées qu'en 1997 et 1998.

Les concentrations externes en azote influencent profondément la dynamique de l'azote chez *Halopteris* et vraisemblablement de la plupart des macroalgues épilithes de la Baie de la Revellata. Cependant, cette algue possède des mécanismes internes (remobilisation et recyclage de l'azote) qui lui permettent dans une certaine mesure d'amortir cette influence. Des expériences à long terme, utilisant le ^{15}N comme traceur, similaires à celle réalisée pour *P. oceanica*, seraient très appropriées pour évaluer l'impact du stockage de l'azote chez les macroalgues benthiques. De plus, ces expériences pourraient éventuellement mettre en évidence des processus de recyclage interne comparables aux processus mesurés chez les posidonies.

Synthèse 2 : Biomasses et concentrations élémentaires

Les biomasses en termes d'azote de la MOP mesurées au cours de nos expériences d'incorporation sont comparables aux biomasses mesurées dans d'autres sites méditerranéens. Le suivi effectué en 1998 ne permet pas de mettre en évidence un bloom phytoplanctonique. Par contre, au printemps 1999, des biomasses très élevées sont mesurées. Cette situation contrastée est mise en relation avec la situation observée au niveau des concentrations en nutriments dans l'eau.

Les rapports pondéraux C/N montrent que la MOP n'est pas uniquement composée de phytoplancton, mais également de détritus phytobenthiques. Les rapports C/N mesurés durant le début du printemps 1998 et le printemps 1999 se rapprochent le plus des valeurs phytoplanctoniques typiques.

Les biomasses souterraines de *P. oceanica* mesurées à 12m de profondeur sont très élevées, et largement supérieures aux biomasses souterraines d'autres herbiers à posidonies. Une fraction importante de la biomasse souterraine est constituée de racines. Celles-ci pourraient avoir un rôle important dans l'incorporation d'azote et donner un avantage compétitif substantiel aux posidonies par rapport aux autres producteurs de la baie. Ces problèmes seront abordés au chapitre III de cette discussion.

Les biomasses foliaires de *P. oceanica* montrent un cycle saisonnier marqué, correspondant à la dynamique décrite par Bay (1984) et Gobert *et al.* (1995). Ce cycle présente une certaine variabilité interannuelle, peut-être liée à la variabilité des paramètres environnementaux.

Les biomasses épiphytes sont comparables à celles mesurées dans d'autres herbiers méditerranéens. Elles présentent un cycle saisonnier comparable à celui de la biomasse foliaire.

Les biomasses d'*Halopteris* présentent un cycle saisonnier marqué. Cependant, les biomasses exprimées en $g_{ps}.m^{-2}$ ne suivent pas les mêmes variations que les biomasses exprimées en $g_{ps}.pied^{-1}$. L'impact des herbivores (poissons et invertébrés) et l'utilisation des pieds d'*Halopteris* dans la construction des nids de crénilabres ocellés (poissons labridés) sont invoquées pour expliquer ces différences.

Nous examinons les concentrations relatives en azote et en carbone des différents groupes de producteurs benthiques et pélagiques. Les rapports pondéraux C/N du phytoplancton sont inférieurs à ceux des différents producteurs benthiques. Par unité de biomasse de carbone, les besoins en azote du phytoplancton sont plus élevés que ceux des autres producteurs benthiques.

Les concentrations en azote des feuilles de posidonies sont comparables à celles mesurées dans d'autres herbiers méditerranéens, excepté les herbiers de la Costa Brava (Espagne). Ces herbiers présentent des concentrations élevées en azote dans le sédiment. Les concentrations en azote des feuilles sont quatre fois plus élevées que les concentrations mesurées dans les rhizomes et les racines. Cependant, en raison de l'importance des biomasses souterraines, plus de 50 % de l'azote contenu dans la plante se trouve au niveau du compartiment souterrain.

Les concentrations en azote des feuilles décroissent parallèlement à leur vieillissement. Ce phénomène, classique chez les phanérogames, est la conséquence des processus de résorption de l'azote et de la dilution du pool d'azote par l'ajout de carbohydrates de structure lors du vieillissement de la feuille.

Aucune variation significative des concentrations relatives en azote en fonction de la bathymétrie n'est observée pour les différents organes de posidonies.

Par contre, les concentrations en azote des feuilles présentent une variabilité temporelle marquée. Cette variabilité est en partie déterminée par le déphasage et le découplage entre les processus d'incorporation de l'azote et les périodes de croissance. En l'absence de croissance significative, l'azote est incorporé en excès par rapport aux besoins durant la période hivernale et au début du printemps. Ces stocks sont ensuite dilués par l'augmentation de biomasse. Deux situations contrastées sont observées en 1998 et 1999.

Les concentrations en azote de la communauté épiphyte sont inférieures à celle des feuilles de posidonies. Elles présentent une variabilité temporelle que nous n'interprétons pas et semblent montrer une relation avec les concentrations en azote observées dans les feuilles.

Les *H. scoparia* montrent des concentrations en azote relativement faibles, caractéristiques des algues pérennes de milieu oligotrophe. Ces concentrations présentent une variabilité temporelle très marquée, probablement influencée par des processus de dilution comparables à ceux observés pour *P. oceanica*.

DISCUSSION : III. INCORPORATION DE L'AZOTE INORGANIQUE

1. Introduction

Nous discutons ci-dessous les résultats des expériences menées entre février 1997 et juin 1999 qui avaient pour but de mesurer les vitesses spécifiques (V) et les flux (ρ) d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les différents producteurs primaires de la Baie de la Revellata. Nous tentons d'évaluer la valeur des résultats obtenus. Nous examinons l'évolution temporelle des V et des ρ des différents producteurs et tentons de discuter de l'influence de la lumière et des concentrations en azote inorganique. Nous comparons les résultats obtenus avec les données bibliographiques disponibles. L'évolution des ρ est mise en parallèle avec l'évolution des stocks d'azote dans le milieu. Nous essayons d'évaluer les contributions respectives de l'incorporation de nitrate et d'ammonium dans la dynamique de l'écosystème.

2. Evaluation critique des expériences

Nous avons préalablement présenté dans le chapitre « Matériel et Méthodes » les divers biais affectant les mesures d'incorporation de l'azote basées sur l'utilisation des isotopes stables. Nous avons établi notre protocole expérimental afin d'en réduire l'influence. En particulier, nous avons réduit les ajouts de traceurs pratiquement jusqu'à la limite de détection (*i. e.* de l'ordre de $0.05 \mu\text{M}$). Nous avons également établi un temps d'incubation égal à une heure. Ce temps est suffisant pour échapper aux phénomènes de l'incorporation d'urgence et aux effets de l'épuisement du substrat (Goldman *et al.*, 1981). Il permet également de limiter l'influence de la dilution isotopique et de la production d'azote organique dissous.

Nous n'avons pas mesuré la dilution isotopique due à la production d'ammonium (reminéralisation de la matière organique), ni la production d'azote organique dissous par

les producteurs durant l'expérience. Ces deux processus ainsi que la présence de plusieurs sources d'azote incorporables constituent probablement la principale source d'"erreur" dans nos mesures. Il est assez difficile d'en estimer l'impact. Glibert *et al.* (1982) estiment qu'en zone oligotrophe le fait de ne pas prendre en compte la dilution isotopique peut conduire à une sous-estimation de 50% des vitesses d'incorporation. Cependant, le temps court d'incubation utilisé dans ce travail a probablement diminué cet effet. L'influence de la production d'azote organique est quant à elle soumise à controverse et est vraisemblablement très variable d'un écosystème à l'autre (entre 15 et 75 %) (cf. Slawyk *et al.*, 1998 ; commenté par Bronk & Ward, 2000 ; réponse de Slawyk *et al.*, 2000). La production d'azote organique dissous est très faible chez *P. oceanica* (Jørgensen *et al.*; 1981). Elle peut par contre être très importante chez le phytoplancton et les macroalgues (Bronk *et al.*, 1994; Khailov & Burlakava, 1969). Slawyk *et al.* (1998) estiment que cette contribution est de l'ordre de 15% en milieu côtier oligotrophe. En conséquence, toutes les mesures d'incorporation ne sont pas sensibles de la même façon à la production d'azote organique. L'ensemble des biais présentés ci-dessus conduit à une sous-estimation des vitesses spécifiques d'incorporation. Les V présentés doivent probablement être considérés comme des valeurs minimales, qui reflètent toutefois l'ordre de grandeur des différents processus étudiés dans ce travail.

D'autre part, une très grande variabilité est observée pour l'ensemble des mesures. Une partie de cette variation provient peut-être de l'incertitude pesant sur la détermination des concentrations en nitrate et ammonium qui sont souvent proches des limites de détection. Cette variabilité traduit également l'influence des paramètres environnementaux sur les vitesses spécifiques d'incorporation ainsi que la variabilité biologique intrinsèque de ces vitesses spécifiques.

3. Vitesses spécifiques d'incorporations

3.1 Aperçu général

Dans la littérature récente sur les systèmes planctoniques, le paramètre V est généralement remplacé par ρ vu que V est affecté par la composition de la matière

particulaire (Dugdale & Wilkerson, 1986). V reste employé comme étape de calcul vers ρ , paramètre qui n'est pas affecté par la présence de détritux dans la matière particulaire (Legendre & Gosselin, 1997).

Cependant, lorsque les incorporations de plusieurs producteurs sont comparées, l'utilisation de V permet d'échapper à l'influence de la biomasse sur l'expression du résultat. D'autre part, les méthodes isotopiques sont rarement employées pour étudier l'incorporation de l'azote par les producteurs benthiques. Généralement, des méthodes chimiques (*i. e.* suivi de la concentration en nutriments dans la phase dissoute) sont préférées. Dans ces méthodes, les incorporations sont rapportées à un poids de matériel organique et à un temps, ce qui est équivalent à une vitesse spécifique d'incorporation (*e.g.* Terrados & Williams, 1997 ; Lee & Dunton, 1999b).

Les V_{NO_3} et V_{NH_4} de la MOP sont significativement différentes de ceux des autres producteurs (tableau 23) Les valeurs mesurées pour *Halopteris* sont significativement différentes de celles mesurées pour les feuilles de posidonies et la communauté épiphyte. Celles-ci ne diffèrent pas significativement les unes des autres (Test Man-Whitney, $p < 0.005$).

La MOP présente des valeurs de vitesses spécifiques d'incorporation plus élevées que d'une part les macroalgues benthiques et d'autre part les phanérogames. Cette observation correspond au schéma fonctionnel décrit par divers auteurs dans différents écosystèmes marins (*e. g.* Duarte, 1995, Pedersen & Borum, 1996 ; Valiela *et al.*, 1997).

Tableau 23 : Valeurs moyennes (\pm écarts-type) des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les producteurs primaires de la Baie de la Revellata. Moyennes des expériences réalisées entre février 97 et juin 99 (n = nombre d'expérience).

Types	V_{NH_4}	n	V_{NO_3}	n
	$\mu gN.gN^{-1}.h^{-1}$		$\mu gN.gN^{-1}.h^{-1}$	
MOP	10184 \pm 11572	54	3776 \pm 4388	92
Feuilles	47 \pm 45	26	43 \pm 64	58
Epiphytes	104 \pm 107	28	74 \pm 91	64
<i>H. scoparia</i>	270 \pm 222	36	260 \pm 275	66

L'incorporation de l'azote inorganique en fonction de l'augmentation en substrat correspond parfois à une fonction de type Michaelis-Menten (e.g. Rosenberg *et al.*, 1984 ; Lee & Dunton, 1999b, ...). Cette équation, adaptée à la représentation de catalyse enzymatique simple, permet de définir la vitesse maximale d'incorporation (V_{\max}) et la constante de demi-saturation (K_m). Le rapport V_{\max}/K_m correspond à la pente initiale de cette évolution. Healy (1980) montre que cette pente peut être utilisée pour estimer grossièrement l'efficacité d'un organisme pour l'utilisation d'un substrat. Divers auteurs ont utilisé ce paramètre dans le cas des phanérogames marines (e.g. Stapel *et al.*, 1996 ; Lee & Dunton, 1999b ; Touchette & Burkholder, 2000) ou des macroalgues (e.g. Pedersen & Borum, 1997). Hanisak (1983) rappelle cependant que l'incorporation d'azote inorganique est un processus complexe (et non une catalyse enzymatique « simple ») et que l'application du modèle de Michaelis-Menten (et en particulier l'utilisation de la pente initiale) doit être envisagée et interprétée avec beaucoup de prudence. Le tableau 24 reprend les valeurs des pentes initiales des incorporations de nitrate et d'ammonium mesurées en fonction de la concentration en substrat pour les différents producteurs étudiés dans ce travail.

Tableau 24 : Pentes initiales des vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium et de nitrate mesurées en fonction de la concentration en substrat. Expériences réalisées à 10 m de profondeur en face de STARESO entre le 20 mai et le 10 juin 1999. Valeurs calculées (\pm écarts-type) exprimées en ($\mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$). μM^{-1} ; r = coefficient de corrélation. Températures comprises entre 19 et 21°C.

Type	V_{NH_4} vs. NH_4	r	V_{NO_3} vs. NO_3	r
MOP	6299 \pm 2077	0.71		
feuilles de posidonies	96 \pm 8	0.98	74 \pm 21	0.81
épiphytes	94 \pm 22	0.86	60 \pm 17	0.79
<i>H. scoparia</i>	1076 \pm 111	0.96	593 \pm 149	0.84

Les valeurs de pentes des différents organismes reflètent la distribution des vitesses spécifiques d'incorporation mesurées *in situ* aux concentrations ambiantes (MOP >>> macroalgues > *P. oceanica* \approx épiphytes). Rappelons que nous ne disposons pas suffisamment de points expérimentaux pour définir les paramètres V_{\max} et K_m .

Il ressort clairement des mesures *in situ* aux concentrations ambiantes et des pentes initiales que le phytoplancton, composante de la matière particulaire, présente une capacité d'incorporation du nitrate et l'ammonium très supérieure aux autres producteurs.

A concentration ambiante (entre 0 et 1.5 μM), la vitesse maximale d'incorporation d'ammonium par la MOP pourrait être atteinte (fig. 38). Ceci contraste particulièrement avec la situation observée pour les producteurs benthiques dont les vitesses spécifiques d'incorporation mesurés *in situ* sont très éloignés des vitesses maximales estimées.

Les différences de capacités d'incorporation entre les producteurs sont généralement attribuées aux caractéristiques propres de chaque producteur. Chez les algues, ces différences sont attribuées à des différences de type morphologique (e. g. Wallentinus, 1984), à la taille ou encore au rapport entre la surface et le volume (S:V) (Hein *et al.*, 1995). De nombreux autres paramètres écologiques sont d'ailleurs reliés à ces facteurs (en particulier les taux de croissance et le métabolisme) (e. g. Padilla & Allen, 2000). Les microalgues montrent, en général, des capacités des vitesses spécifiques d'incorporation plus élevées que les macroalgues (Hein *et al.*, 1995). Le fait que l'incorporation s'effectue au travers de l'ensemble du thalle est probablement une des raisons expliquant l'influence du rapport S:V et de la morphologie algale sur l'incorporation (Taylor *et al.*, 1998). Cette influence est déterminante mais n'explique pas l'ensemble des différences d'incorporation observées entre les différentes espèces. Par exemple, lorsque le mécanisme d'incorporation est essentiellement passif (diffusion), les vitesses d'incorporation d'ammonium n'est pas corrélé au rapport S:V mais plutôt à la concentration externe en ammonium (Taylor *et al.*, 1998).

La relation entre le S:V et les vitesses d'incorporation devrait être plutôt favorable aux phanérogames marines. En effet, les feuilles présentent des rapports S:V très élevés. Cependant, les phanérogames marines montrent des vitesses spécifiques d'incorporation en général plus faibles que les macroalgues (Valiela *et al.*, 1997). Chez ces plantes dont les ancêtres terrestres sont retournés à la mer, l'utilisation des feuilles comme organes incorporant les nutriments est une adaptation à la vie submergée. Les phanérogames marines n'ont plus de stomates, lieu de passage habituel des gaz chez les phanérogames terrestres (Abel & Drew, 1989). Bien que la cuticule soit généralement plus fine que chez les plantes terrestres, celle-ci oppose une barrière semi-perméable aux échanges avec le milieu extérieur, ralentissant la diffusion des substances dissoutes vers l'intérieur des feuilles (Larkum *et al.*, 1989). Ceci pourrait expliquer que les phanérogames marines présentent des vitesses d'incorporation en général plus faibles que les micro et les macroalgues. Certaines exceptions existent, en particulier chez les espèces dont les

feuilles sont les seules organes incorporant des nutriments (*Phyllospadix torreyi*, Terrados & William, 1997)

3.2 Evolution temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate

La figure 45 présente les valeurs mensuelles moyennes des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate mesuré pour la MOP, les macroalgues, les feuilles de posidonies et leurs épiphytes. Les V_{NO_3} des macroalgues, des feuilles de posidonies et de la MOP sont tous maximum au printemps 1999. Par contre, les V_{NO_3} des épiphytes sont maximum à la fin du printemps et minimum en février 1998 et 1999. En dehors du printemps 1999, les V_{NO_3} moyens des feuilles et des *Halopteris* varient moins que ceux de la MOP et des épiphytes.

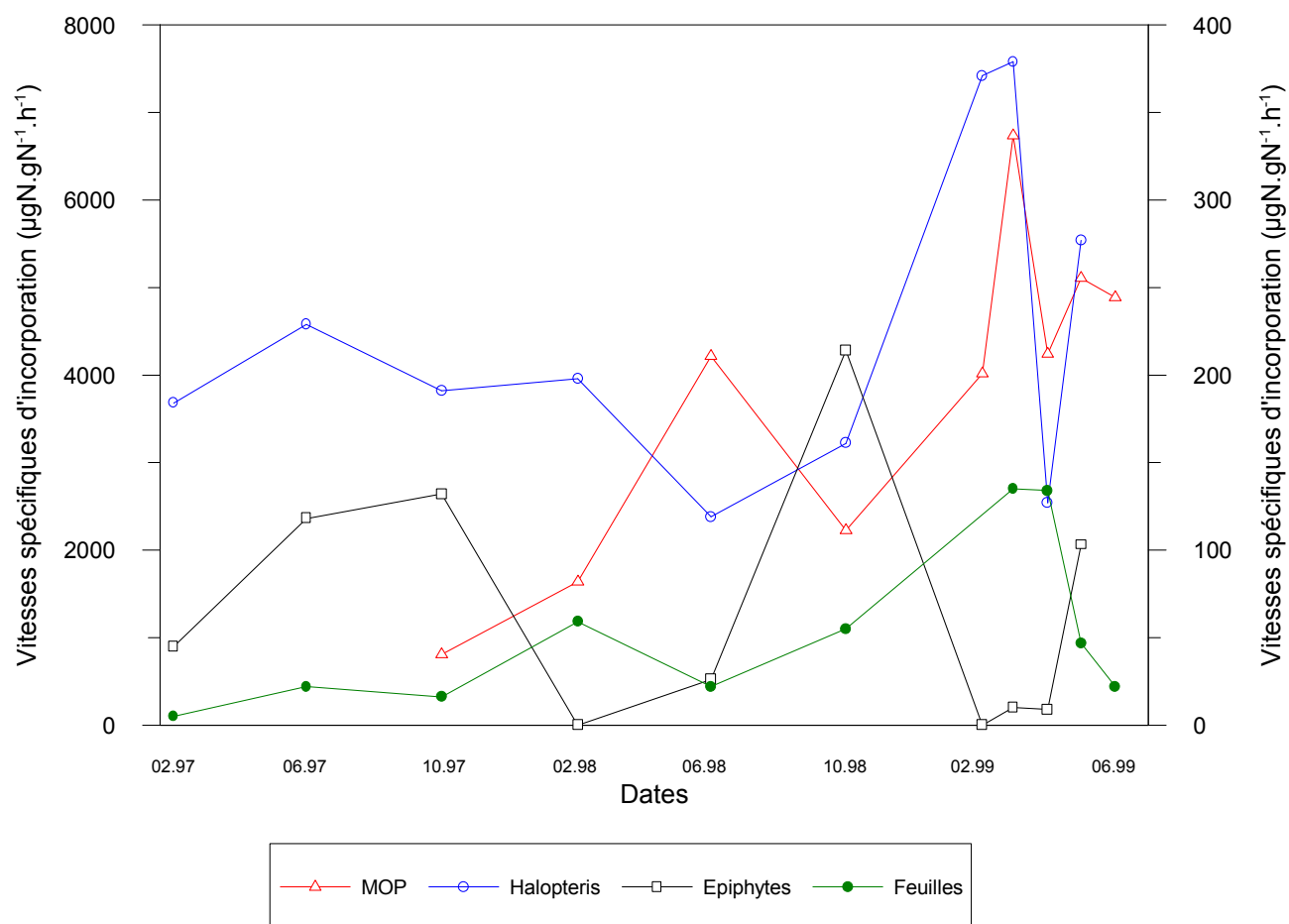


Figure 45 : Evolution temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate par la MOP (axe de droite) et par les différents producteurs benthiques (axe de gauche) de la Baie de la Revellata. Valeur mensuelles moyennes.

Le fait que les V_{NO_3} de la MOP, des algues et des posidonies soient élevés au printemps 1999, plaide pour une influence directe des concentrations externes en nitrate sur les vitesses d'incorporation spécifiques. Cependant, en dehors de cette période, les V_{NO_3} moyens des algues et des posidonies sont peu variables malgré les variabilités des concentrations externes en nitrate. L'effet des concentrations en nitrate se marquerait donc principalement lorsque ces concentrations sont élevées (de l'ordre de $1\mu\text{M}$).

Si nous observons la figure 46, nous constatons que si l'on considère l'ensemble des mesures, *in situ*, il n'y a apparemment pas de relation entre les V_{NO_3} et les concentrations ambiantes en nitrate. Cette relation s'exprime uniquement au travers des moyennes mensuelles au printemps 1999.

La relation entre V_{NO_3} et concentrations en substrat est pourtant relativement claire si l'on examine les résultats des expériences visant à déterminer les paramètres cinétiques (expériences qui nous ont permis de déterminer des pentes initiales). Rappelons cependant que ces expériences ont été effectuées aux mois de mai et juin 1999 dans des conditions de lumière, de température et de biomasse relativement constantes. D'autre part, ces expériences sont effectuées sur une très large gamme de valeurs qui représente de 1 à plus de 100 fois les concentrations ambiantes en nitrate à cette époque.

Les variations temporelles des V_{NO_3} de la communauté épiphyte présentent un contraste important par rapport aux autres producteurs. Ces variations sont en opposition avec l'évolution des concentrations en nitrate de la colonne d'eau. Pourtant, cette relation existe puisque une valeur de pente initiale pour la relation entre V_{NO_3} et concentration en substrat a pu être estimée. Cette relation ne semble pas (ou peu) s'appliquer dans les conditions réelles d'incorporation de nitrate dans le milieu. En effet, les V_{NO_3} de la communauté épiphyte ne sont pas détectables en 1999 alors que les concentrations en nitrate de la colonne d'eau sont maximales. Nous faisons plusieurs hypothèses pour expliquer ce fait. La première hypothèse est d'ordre méthodologique. Les divers constituants de la communauté épiphyte n'ont pas été séparés. Or la présence de matériel animal amène une sous-estimation des vitesses spécifiques d'incorporation. La contribution de la faune épiphyte, matériel non incorporant d'azote inorganique, varie saisonnièrement. L'ampleur de cette variation n'est cependant pas suffisante pour expliquer les différences observées

entre février et juin 1998 et 1999. Une seconde hypothèse est que la flore épiphyte en février est principalement composée de mélobiésées, rhodophytes calcaires encroûtantes. Ces algues présentent généralement des vitesses de croissance plus faibles que celles des espèces plus photophiles (phéophycées gazonnantes ou dressées). Ces dernières apparaissent plus tard au printemps et recouvrent en partie la couche de mélobiésées (Van der Ben, 1971 ; Russo & Mazzella, 1989). Il est vraisemblable que les vitesses spécifiques d'incorporation des mélobiésées soient également plus faibles et non détectables en février. Enfin, le développement de la communauté épiphyte est généralement décalé par rapport au développement de la plante hôte (*e. g.* Gobert *et al.*, 1995). Les premiers organismes colonisateurs sont des bactéries, des cyanobactéries, des diatomées et des animaux. Les animaux fixés sur les feuilles n'incorporent pas d'azote inorganique et les cyanobactéries fixent l'azote moléculaire (N_2). Il est possible qu'au début du printemps dans la communauté épiphyte les flux d'incorporation au niveau des organismes autotrophes soient principalement dus à la fixation de N_2 et non à l'incorporation de nitrate. Des mesures de cette activité de fixation au niveau de la communauté épiphyte pourraient nous apporter des informations précieuses quant à la dynamique de cette communauté au début de la colonisation du substrat.

3.3 Evolution temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium

Les macroalgues, des épiphytes et de la MOP présentent des V_{NH_4} maximum en juin et octobre et des minima en février (fig. 47). Les V_{NH_4} des posidonies semblent moins variables et sont légèrement plus élevés en juin 1998. Les V_{NH_4} sont toujours détectables. Les V_{NH_4} de la MOP présentent la variabilité temporelle la plus importante, en particulier entre les mois de février et juin ($\times 7$ entre février et juin 1998 ; $\times 5$ entre février et juin 1999). Bien que cette différence ne soit pas significative, la communauté épiphyte montre généralement des valeurs de V_{NH_4} supérieures à celles des posidonies.

Les concentrations en ammonium du milieu externe varient relativement peu par rapport aux concentrations en nitrate (*cf.* Discussion chapitre I). Les V_{NH_4} élevés ne correspondent pas nécessairement aux concentrations les plus élevées en ammonium dans la colonne d'eau. D'ailleurs, la relation entre les V_{NH_4} des différents producteurs est très faible (*Haloperis*, feuilles de posidonies) voire inexistante dans la gamme de valeurs observées

in situ dans ce travail (épiphytes, MOP) (fig. 48). Ceci n'est pas en contradiction avec la relation entre V_{NH_4} et la concentration en substrat qui permet de déterminer une pente initiale et les paramètres cinétiques K_m et V_{max} . En effet, les concentrations utilisées lors de ces expériences couvrent une gamme de valeurs représentant de une à plus de cent fois les concentrations naturelles. La plupart des variations naturelles des concentrations en ammonium du milieu se situent près de l'origine de la courbe Michaelis-Menten.

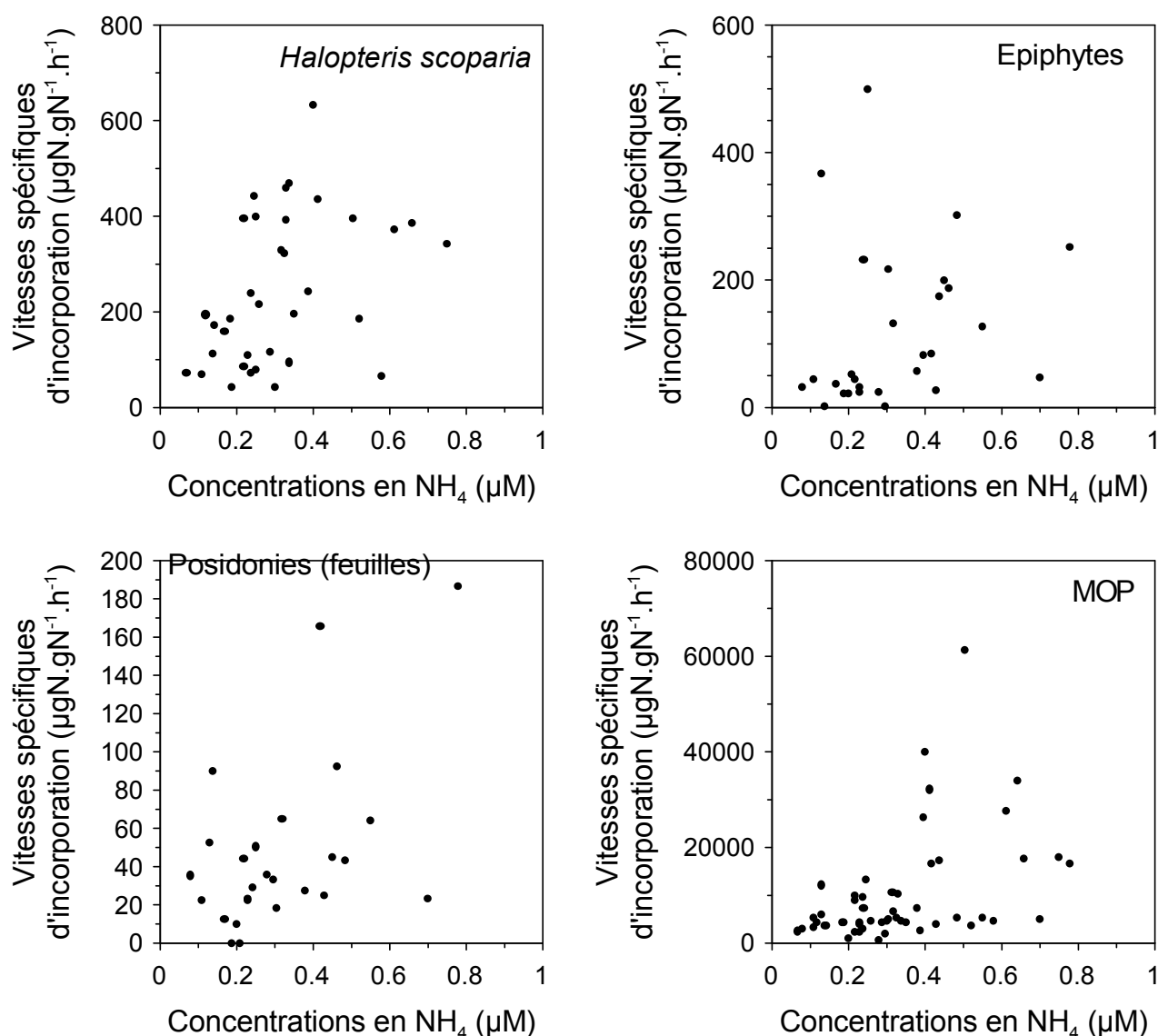


Figure 48 : Relation entre les vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium et les concentrations en ammonium de la colonne d'eau. Ensemble des mesures effectuées entre février 1997 et juin 1999 à 10 mètres de profondeur en face de la STARESO.

D'autres paramètres influenceraient donc l'évolution des V_{NH_4} observées dans ce travail. La variation temporelle des V_{NH_4} de la MOP est très importante entre février et juin. Rappelons que dans ce compartiment divers groupes d'organismes se succèdent au cours du temps. En février, les diatomées de grandes tailles sont une composante

principale du phytoplancton. A ces espèces succèdent d'autres espèces autotrophes de petites tailles (flagellés,...) et des espèces partiellement hétérotrophes (dinoflagellés,...). Les espèces de petites tailles présentent généralement des vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium plus élevés que les espèces plus grande (e. g. Hein *et al.*, 1995 ; Riegman & Noordeloos, 1998). Lipschultz (1995) montre que cette situation est opposée dans le cas de l'incorporation de nitrate. La différence de composition spécifique entre février et juin pourrait peut-être expliquer les différences de V_{NH_4} observés.

3.4 Influence des paramètres environnementaux sur les vitesses spécifiques d'incorporation

3.4.1 Influence de la lumière

La lumière joue un rôle fondamental dans la dynamique des producteurs primaires par, entre autres, son influence sur les processus de photosynthèse. L'incorporation de nutriments peut également être influencée par la disponibilité en lumière directement ou indirectement (McIsaac & Dugdale, 1972). Les processus d'incorporation sont partiellement actifs et dépendent de l'activité photosynthétique qui assure la fourniture d'énergie métabolique nécessaire à l'incorporation.

Quelques mesures d'incorporation de nitrate ont été effectuées de nuit (fig. 49). Cette figure montre que l'activité d'incorporation de nitrate est réduite durant la période nocturne pour l'ensemble des producteurs, à l'exception des *Halopteris*. Remarquons cependant que cette activité n'est pas nulle.

Les producteurs disposent de suffisamment de réserves pour assurer une incorporation minimale de nitrate pendant la nuit. Cependant, ces expériences ont été menées en début de soirée et il est possible que l'incorporation diminue encore durant la nuit. Varela & Harrison (1999) montrent que plus de 80% de l'incorporation de nitrate par le coccolithophore *Emiliana huxleyi* s'effectue pendant la journée. Lipschultz (1995) montre que les V_{NH_4} présentent aussi une variabilité entre le jour et la nuit.

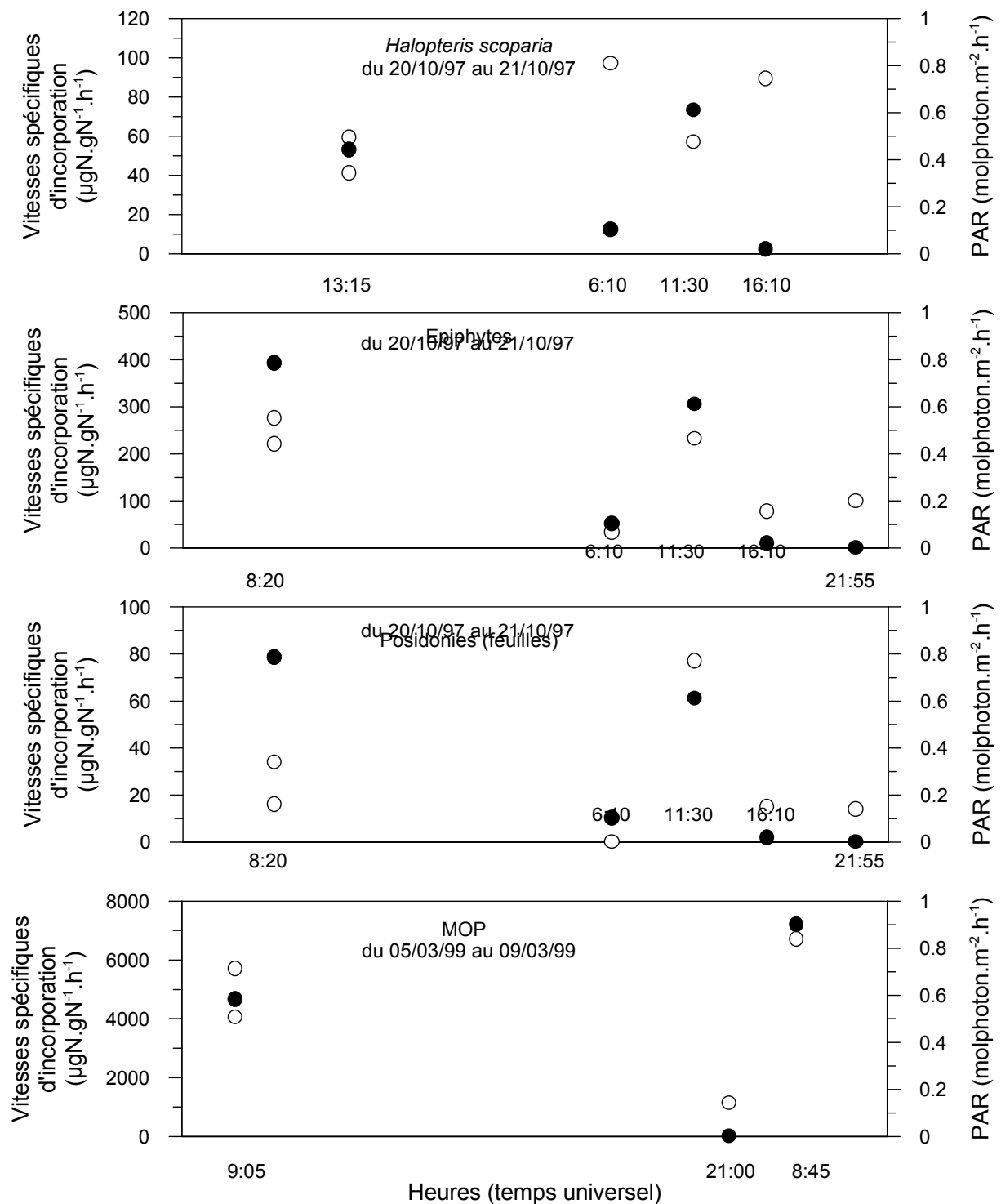


Figure 49 : Valeurs de vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate par les producteurs primaires (cercles ouverts) et de la quantité de photons arrivant par unité de surface à 10 m de profondeur durant l'expérience (une heure) (points noirs).

Chez les macroalgues, la relation entre la lumière et l'incorporation est très variable (e. g. Hanisak & Harlin, 1978 ; Topinka, 1978 ; Duke *et al.*, 1989). De nombreuses algues présentent des cycles nycthéméraux au niveau de l'incorporation de nitrate ou d'ammonium (Probyn, 1984). Mais Duke *et al.* (1989) montrent que l'établissement de ce

cycle pourrait être en relation avec le degré de limitation (ou de disponibilité) en azote du milieu. Les espèces non limitées par la disponibilité en azote développent plus souvent des cycles jour – nuit de l'incorporation de nutriments que les espèces de milieux pauvres en nutriments.

Nous n'avons pas réalisé d'autres expériences en raison des difficultés supplémentaires engendrées par la plongée de nuit. De telles expériences devraient cependant être menées dans le cas des macroalgues car, si l'incorporation nocturne de nitrate se révèle exacte, il pourrait s'agir d'un réel avantage compétitif sur les autres producteurs.

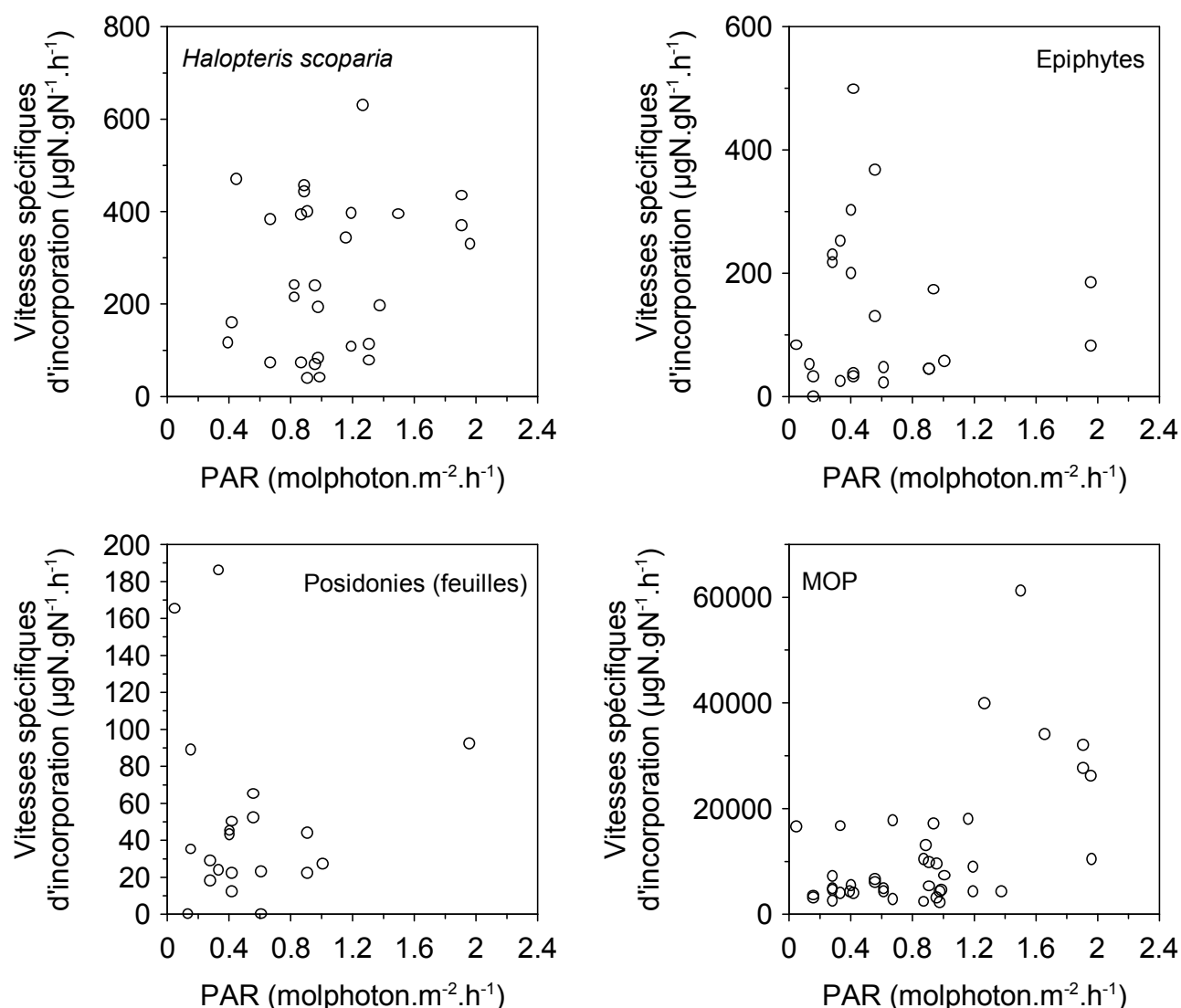


Figure 51 : Relation entre les vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium et la quantité de photons arrivant par unité de surface de sol à 10 m de profondeur durant l'expérience (PAR). Cette quantité calculée à partir des mesures du quantamètre Licor placé à 10 m en tenant compte de l'heure et de la durée des expériences (1 heure).

A l'examen de la figure 49, on pourrait s'attendre à une relation étroite entre les vitesses d'incorporation et la quantité de lumière reçue par l'organisme. Les figures 50 et 51 semblent démontrer le contraire. Il n'y pas ou peu de relation entre les variations diurnes de la quantité de lumières reçues et les vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate et d'ammonium. En tout cas, rien de comparable avec les relations entre l'activité photosynthétique et l'irradiance (courbes P-I). Seules l'incorporation de nitrate par la MOP et d'ammonium par *Halopteris* semblent montrer une tendance à être reliées à la quantité de lumière reçue durant l'expérience.

Ceci laisse supposer que les organismes possèderaient des mécanismes permettant d'amortir les variations de l'activité photosynthétique. La mise en réserve transitoire et la remobilisation rapide des photosynthétats pour assurer l'incorporation active de nutriments est un de ces mécanismes. Dans ce cadre, les possibilités de tamponner la variabilité de l'activité photosynthétique du phytoplancton sont probablement inférieures à celle des macrophytes, ce qui pourrait expliquer la tendance observée sur la figure 50. D'autre part, ces mécanismes seraient insuffisants pour maintenir l'incorporation de nitrate durant la nuit, excepté, apparemment, dans le cas des *Halopteris*. Enfin, Il est probable que l'influence des autres paramètres environnementaux (concentrations en substrat, température,...) et les interactions biologiques masquent l'effet de la lumière sur les vitesses spécifiques d'incorporation.

3.4.2 Influence de la température

La température a été mesurée durant cette étude dans le port de STARESO à 3 m de profondeur. Nous ne disposons donc pas de données de températures sur le site même de nos expériences (10 m de profondeur). Les variations diurnes de la température sont très marquées dans le port de la STARESO par rapport aux variations diurnes de la température à 10 m de profondeur. Pour cette raison, l'évolution des températures n'a pas été mise en relation avec les vitesses spécifiques d'incorporation. L'effet de la température sur la variabilité temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation est vraisemblablement important. Duke *et al.* (1989) montrent que l'incorporation d'ammonium par divers types de macroalgues est influencée par la température de façon extrêmement variable. Ils soulignent que cette influence se marque à un degré nettement plus faible que pour les

taux de croissance de la biomasse et qu'elle varie d'une espèce à l'autre et d'un site à l'autre.

Afin d'estimer l'influence sur les vitesses spécifiques d'incorporation de l'azote pour les producteurs de la Baie de la Revellata, il serait nécessaire de mener d'autres expériences où la température serait mesurée sur le site d'expérience et d'autres expériences en laboratoire en faisant varier les conditions initiales de température.

3.4.3 Influence des concentrations en nitrate et en ammonium de la colonne d'eau

L'influence de la concentration du substrat incorporé sur les vitesses spécifiques d'incorporation ont été abordés dans les paragraphes 3.2 et 3.3. Ci-dessous, nous discutons de la relation des V_{NO_3} avec les concentrations en ammonium et des V_{NH_4} avec les concentrations en nitrate.

L'interaction entre les vitesses spécifiques d'incorporation des différentes sources d'azote et leurs concentrations dans le milieu est un sujet à débat depuis de nombreuses années. Il a été prouvé chez le phytoplancton que l'ammonium inhibe partiellement l'incorporation de nitrate (e. g. Conway 1977 ; Varela & Harrison, 1999), même pour des concentrations de l'ordre du nanomolaire (Harrison *et al.*, 1996). L'étendue de cette inhibition est sujette à controverse et varie d'un écosystème à l'autre. Harrison *et al.* (1996) montrent qu'en océan ouvert (Atlantique nord), cette inhibition est limitée et rarement complète. Le long de la marge continentale Nord Atlantique, Elskens *et al.* (1997) estiment que les concentrations externes en ammonium inhibent entre 8 et 50% de l'incorporation de nitrate par le phytoplancton. Par contre, dans l'océan austral, le long des zones glacées, la présence d'ammonium réduit drastiquement l'incorporation de nitrate (un ordre de grandeur quand l'ammonium représente 1.7 % de l'azote inorganique total) (Goeyens *et al.*, 1995).

Les figures 52 et 53 présentent la relation entre V_{NO_3} et les concentrations en ammonium dans la colonne d'eau d'une part et V_{NH_4} et les concentrations en nitrate d'autres part. Bien qu'aucune équation ne puisse valablement relier les deux vitesses spécifiques avec les concentrations en ammonium ou en nitrate de la colonne d'eau, il apparaît que les V_{NO_3} et les V_{NH_4} les plus élevés sont observés lorsque les concentrations, respectivement, en

ammonium et nitrates sont les plus faibles. Cette tendance s'observe pour l'ensemble des producteurs échantillonnés, mais en particulier pour les *Halopteris*, la MOP et les épiphytes. A l'inverse, les V_{NO_3} et V_{NH_4} les plus faibles sont généralement observés lorsque les concentrations, respectivement en ammonium et en nitrate, sont les plus élevées. Ces tendances ne sont cependant pas suffisamment marquées pour établir une relation significative entre les paramètres. La majorité des données expérimentales se situe d'ailleurs entre les deux cas extrêmes rapportés ci-dessus. Ces observations pourraient partiellement être causées par un artefact expérimental. En effet, Collos (1987) montre que, lorsque plusieurs sources d'azote sont incorporées par un organisme, l'incorporation de la molécule marquée (nitrate ou ammonium) est sous estimée du fait de l'incorporation concomitante d'une source de N non marquée.

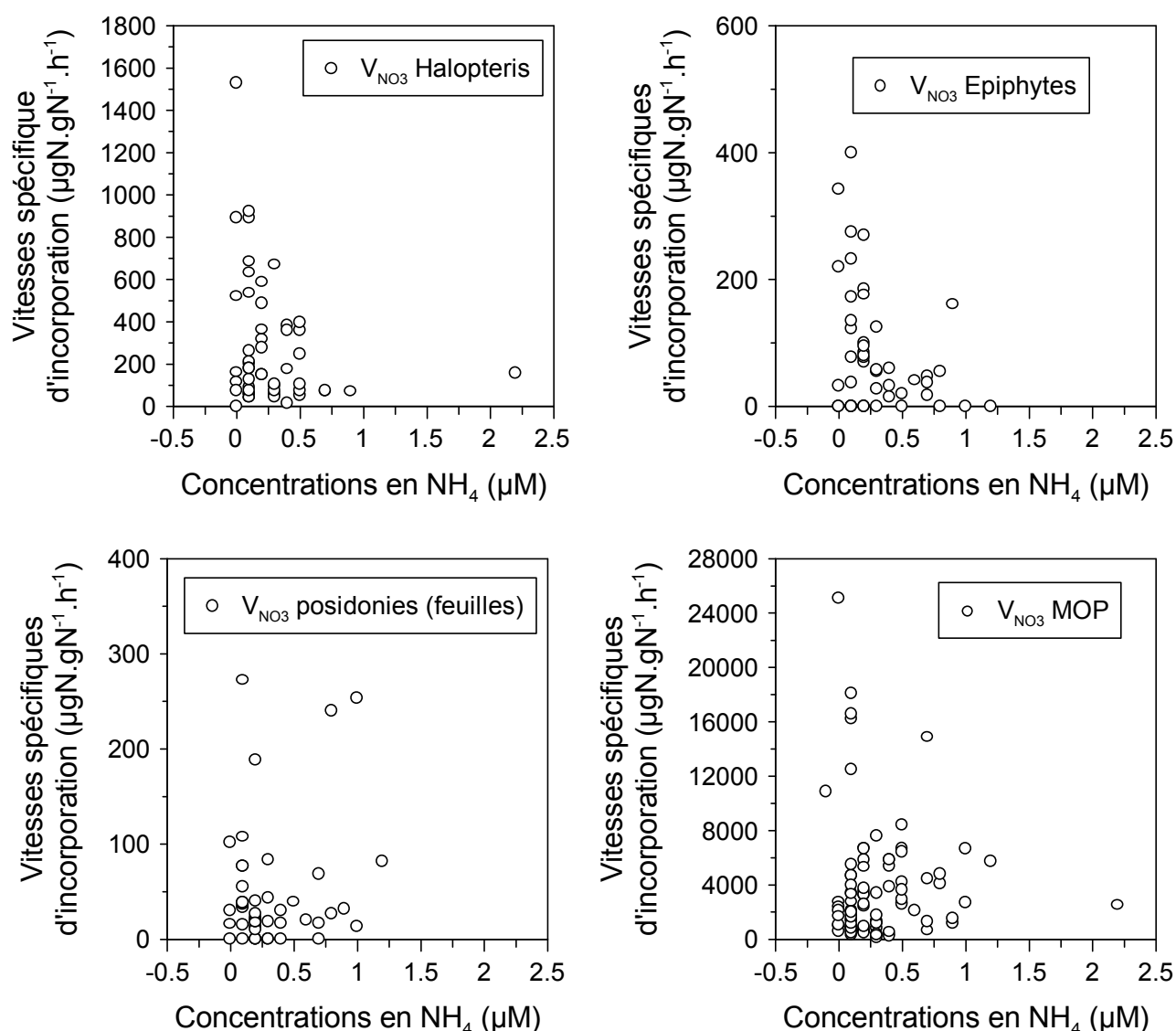


Figure 52 : Relation entre les vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate par les différents producteurs primaire et les concentrations ambiantes en ammonium dans la colonne d'eau.

La situation observée apparaît relativement confuse. Le fait que les mesures soient effectuées sur un assortiment de producteurs complexifie probablement très fort le problème et rend peu évident l'établissement d'une relation claire entre les différents paramètres exposés ci-dessus.

3.5 Vitesses d'incorporation spécifiques d'*H. scoparia*

Dans ce paragraphe, nous portons une attention particulière aux vitesses spécifiques d'incorporation des macroalgues qui sont une composante essentielle du compartiment benthique dans la Baie de la Revellata. Cette démarche est également appliquée aux posidonies dans le chapitre 4 de la discussion.

Tableau 25 : Comparaison des valeurs de pentes initiales des courbes de Michaelis-Menten pour l'incorporation de nitrate et d'ammonium chez quelques espèces de macroalgues de différents types fonctionnels (d'après Wallentinus, 1984). Valeurs exprimées en $(\mu\text{gN.g}_{\text{PS}}^{-1}.\text{h}^{-1}).\mu\text{M}^{-1}$.

Espèces	Types	Lieux	Pentes NO ₃	Pentes NH ₄	Sources
<i>Enteromorpha ahlneri</i> (Chlorophycée)	Algues fines et tubulaires	Mer Baltique	16.1	24.6	Wallentinus, 1984
<i>Cladophora glomerata</i> (Chlorophycée)	Algues filamenteuses, délicatement branchues	Mer Baltique	17.2	19.4	Wallentinus, 1984
<i>Codium fragile</i> (Chlorophycée)	Algues grossièrement branchues	NO Atlantique	1.6	17.8	Hanisak & Harlin, 1978
<i>Fucus spiralis</i> (Phaeophycée)	Algues à thalle épais, à l'aspect de cuir	NO Atlantique	2.6	3.3	Topinka, 1978
<i>Fucus vesiculosus</i> (Phaeophycée)	Algues à thalle épais, à l'aspect de cuir	Mer Baltique	0.7	1.2	Wallentinus, 1984
<i>Halopteris scoparia</i> (Phaeophycée)	Algues branchues	Méditerranée	5.9	10.8	Ce travail

Afin d'effectuer une comparaison entre nos données et les données de la littérature, nous exprimons les vitesses spécifiques d'incorporation par rapport au poids sec total. L'utilisation de ces unités dans divers articles concernant les macroalgues provient du fait que l'approche expérimentale est basée sur des méthodes chimiques. Dans ces

méthodes, c'est la décroissance des concentrations en azote du milieu qui est suivie et rapportée à la biomasse présente dans le système d'incubation. Le tableau 25 présente quelques données comparatives quant aux rapports V_{\max}/K_m . Rappelons que ce rapport est utilisé pour estimer la capacité de la plante à incorporer un substrat donné (e. g. Pedersen & Borum, 1997).

Les pentes des *Halopteris* sont plus élevées pour l'incorporation d'ammonium que pour l'incorporation de nitrate, en accord avec ce qui est généralement observé chez les macroalgues (Hanisak, 1983). Ceci a pour conséquence que, pour de nombreuses algues, l'incorporation d'ammonium constitue une source importante d'azote alors que les concentrations maximales en ammonium sont souvent inférieures aux concentrations maximales en nitrate (Wallentinus, 1984). Cependant, l'ammonium est présent, à faible concentration, tout au long de l'année alors que les concentrations en nitrate présentent des concentrations variables liées au mélange hivernal et, parfois, ne sont pas détectables dans la colonne d'eau. Par contre, l'ammonium est la source préférentiellement excrétée par la faune et est produit par la reminéralisation bactérienne.

Les différents types fonctionnels présentés dans le tableau 25 montrent des pentes V_{\max}/K_m variables en liaison, entre autres, avec leur rapport surface/volume et la morphologie de leur thalle (Rosenberg & Ramus, 1984). Les entéromorphes et les *Cladophora*, espèces de morphologie simple, considérées comme relativement nitrophiles, présentent les pentes les plus élevées. Par contre, les deux espèces de *Fucus*, algues pérennes de morphologie complexe, présentent les pentes les plus faibles. *Halopteris* montre des valeurs intermédiaires relativement proche de *Codium fragile*. *Halopteris* présente donc des capacités d'incorporation de nitrate et d'ammonium relativement élevées. Cette algue est d'ailleurs généralement considérée comme faiblement nitrophile (Janssens, 2000). Ces capacités d'incorporation sont suffisantes pour que cette algue incorpore ses nutriments aux concentrations habituellement rencontrées dans la Baie de la Revellata. *Cystoseira balearica*, que nous n'avons pas étudié mais qui constitue une espèce importante de la biocénose à algues photophiles devrait présenter des capacités d'incorporation plus faibles, comparables à celles des fucales étudiées par Wallentinus (1984). Les cystoseires et *Halopteris* ont des besoins en azote limités et comparables. Ces besoins sont inférieurs à ceux de la plupart des algues opportunistes ou vraiment nitrophiles (cf. Chapitre 2 de la discussion). Ceci constitue un avantage compétitif dans un

milieu où la disponibilité en azote inorganique est faible. Si les concentrations (ou les apports) en azote augmentent légèrement, il est vraisemblable que les algues faiblement nitrophiles de type *Halopteris* seront avantagées par rapport aux algues de type cystoseires en raison de leur capacité d'incorporation plus grande (Healy, 1980). Ceci pourrait expliquer le recul drastique des cystoseires dans les années 80 dans la Baie de la Revellata, recul qui est interprété comme une conséquence de l'augmentation des apports anthropiques de nutriments dans la baie (Hoffmann *et al.*, 1988). Cette hypothèse semble confirmée par le fait que les peuplements sont très dégradés au niveau de la citadelle et de l'égout de Calvi (Janssens *et al.*, 1993). Cependant, une connaissance beaucoup plus approfondie des cinétiques d'incorporation de l'azote par les différentes algues est nécessaire afin de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

Malgré l'augmentation des apports de nutriments, aucune augmentation drastique des concentrations en nutriments dans la baie n'a été constatée. Goffart *et al.* (soumis) montrent même que le caractère oligotrophe du compartiment phytoplanctonique s'est accentué durant la période printanière. Notons cependant que les apports anthropiques de nutriments s'effectuent principalement durant l'été et il est probable que l'activité biologique et le renouvellement des eaux de la baie tamponnent l'influence de ces apports sur les concentrations en nutriments de la baie.

Synthèse 3 : Vitesses spécifiques d'incorporation

L'utilisation de l'isotope 15 de l'azote nous a permis de mesurer les vitesses spécifiques d'incorporation (V) de nitrate et d'ammonium par la MOP, les *H. scoparia*, les feuilles de posidonies et leurs épiphytes. Les V minimum qui ont pu être détectés par cette méthode sont de l'ordre de $10 \mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

Les différents biais affectant les mesures d'incorporation conduisent probablement à une sous-estimation des V mesurés. Ces biais ont un effet variable selon le producteur envisagé et ce sont probablement les V_{NH_4} de la MOP qui sont le plus sous estimé en raison de l'impact de la dilution isotopique sur les V_{NH_4} (production d' NH_4 non marqué) et de la production d'azote organique dissous par la MOP. Nous estimons que cette sous-estimation est cependant limitée en raison du temps d'incubation court que nous avons employé.

Les V_{NO_3} et V_{NH_4} de la MOP sont de 10 à 1000 fois plus élevés que ceux des producteurs benthiques. Les V des macroalgues présentent des valeurs intermédiaires entre, d'une part, la MOP et, d'autre part, les feuilles de posidonies et leurs épiphytes. Les V_{NH_4} de la MOP sont plus élevés que les V_{NO_3} .

Les V_{NH_4} et V_{NO_3} des différents producteurs montrent une relation en fonction de l'augmentation des concentrations en substrat. Le nombre de points expérimentaux est cependant insuffisant pour pouvoir déterminer les paramètres cinétiques V_{max} et K_m . Seules les pentes V_{max}/K_m ont pu être déterminées. La relation entre les concentrations en substrat et les vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate est en général clairement établie (excepté pour l'incorporation de nitrate par la MOP et d'ammonium par les racines de posidonies). Cependant, *in situ*, avec des concentrations ambiantes en substrat, cette relation est très peu apparente.

L'évolution temporelle des V_{NO_3} est relativement claire. Les V_{NO_3} mensuels moyens de la MOP, des feuilles de posidonies et des *Halopteris* sont maximum en février 1999 lorsque

les concentrations en nitrate sont maximales dans la colonne d'eau. Vraisemblablement, il s'agit de la seule période *in situ* où la relation entre les V_{NO_3} et la concentration en substrat se démarque de façon significative de l'influence des autres paramètres environnementaux. L'évolution des V_{NO_3} de la communauté épiphyte évolue *a contrario* de V_{NO_3} des autres producteurs. Ils sont minimum en février 1998 et 1999. Nous émettons quelques hypothèses liées à la composition multispécifique de la communauté épiphyte des feuilles de *P. oceanica* pour expliquer cette observation.

Les V_{NH_4} sont maximum en juin et octobre pour tous les producteurs échantillonnés. Les variations observées sont relativement grandes alors que les variations de concentrations en NH_4 dans le milieu sont modérées. La relation entre ces concentrations et les V_{NH_4} est plutôt confuse et n'explique pas les variations observées *in situ* aux concentrations ambiantes. Au niveau de la MOP, nous avançons, sans la démontrer, l'hypothèse que l'évolution des V_{NH_4} est liée au changement de la composition spécifique de la communauté phytoplanctonique. La composition du phytoplancton, dominé par les diatomées de grande taille au début du printemps, évolue vers des espèces de plus petite taille (flagellés, ...) présentant des V_{NH_4} plus élevés. La température pourrait également jouer un rôle important dans l'évolution temporelle des vitesses spécifiques d'incorporation.

Les V_{NO_3} la MOP, des feuilles de posidonies et des épiphytes présentent un cycle nyctéméral marqué. Par contre, l'incorporation de nitrate par les *Halopteris* pourrait être constante au cours de la journée. Ceci pourrait constituer un avantage compétitif important pour les macroalgues.

L'effet des variations diurnes de l'irradiance paraît avoir une influence limitée sur l'incorporation de l'azote inorganique. Cette influence est en tout cas sans commune mesure avec la relation existant entre photosynthèse et irradiance.

L'effet des concentrations en nitrate ou en ammonium sur, respectivement, les V_{NH_4} et les V_{NO_3} est également assez confus. L'inhibition de l'incorporation de nitrate par les concentrations externes en ammonium est une observation classique en écologie marine. Cette inhibition n'a pas été clairement mise en évidence dans le cadre des résultats obtenus dans ce travail.

L'approche et la méthodologie utilisées s'avèrent adaptées à la mesure de l'incorporation de l'azote inorganique *in situ* par les différents producteurs. Par contre, elle s'avère peu adaptée pour mettre en évidence les paramètres influençant ces incorporations. La variabilité expérimentale et biologique, ainsi que les interactions complexes des différents paramètres environnementaux sont responsables de cette difficulté. Des expériences d'incorporation en laboratoire (ou en mésocosmes) où certains paramètres sont contrôlables, sont mieux adaptées pour ce type de démarche. A l'inverse, les vitesses spécifiques d'incorporation mesurés en laboratoire ne sont généralement pas représentatifs des vitesses spécifiques de ces processus *in situ*. Les deux approches expérimentales présentent donc un intérêt certain pour aborder la dynamique complexe de l'azote inorganique dans les écosystèmes marins.

4 Flux d'incorporation (ρ)

4.1 Aperçu général et temps de renouvellement

Les flux d'incorporation ($\text{mgN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) ont été calculés en utilisant les vitesses spécifiques d'incorporation et les biomasses exprimées en terme d'azote. Nous avons également calculé les temps de renouvellement moyen de l'azote pour chacun des producteurs étudiés. Ces temps sont obtenus en divisant la biomasse annuelle moyenne (en terme d'azote) par le flux d'incorporation total moyen (somme des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium). Pour ce calcul, l'incorporation est considérée comme se déroulant en moyenne 12 heures par jour dans les cas de la MOP, des posidonies et des épiphytes et 24 heures pour les *Halopteris* (en accord avec l'évolution nycthémérale des vitesses spécifiques d'incorporation).

Tableau 26 : Temps de renouvellement de l'azote et du carbone estimés pour les producteurs primaires de la Baie de la Revellata. Temps de renouvellement du carbone calculés d'après Bouquegneau *et al.*, 1994.

Producteurs	Temps de renouvellement de l'azote	Temps de renouvellement du carbone
	jours	jours
MOP	6	0.7
Posidonies	780	260
Epiphytes	310	18
<i>Halopteris</i>	73	-

Ce temps, exprimé en jours, est comparé aux temps de renouvellement du carbone obtenus par la même démarche à partir du modèle boîte - flux du cycle du carbone élaboré par Bouquegneau *et al.* (1994).

Les temps de renouvellement de l'azote sont toujours supérieurs à ceux du carbone (tableau 26). Nous considérons que les ordres de grandeurs obtenus pour la matière particulaire et les macroalgues épilithes (jour et mois respectivement) sont réalistes. La

différence entre les temps de renouvellement du carbone et de l'azote pourrait éventuellement s'expliquer par l'existence de différences au niveau de la production dissoute. Ces deux groupes d'organismes libèrent une partie de leur production primaire dans le milieu sous forme dissoute (*e. g.* Valiela *et al.*, 1998). La production dissoute en terme de carbone peut être parfois très élevée chez le phytoplancton et les macroalgues (jusqu'à 40% en terme de carbone) (Khailov & Burlakava, 1969). Ces produits sont riches en carbone mais pas nécessairement en azote de sorte qu'il pourrait y avoir une différence significative entre la production dissoute en terme de carbone et en terme d'azote. Cette différence pourrait conduire à des différences de temps de renouvellement. Nous n'excluons cependant pas que ces différences soient dues à des différences de méthodologies ou aux biais associés aux mesures d'incorporation d'azote.

Dans le cas des posidonies, le temps de renouvellement de l'azote est surestimé. Il sera montré au chapitre IV que l'incorporation de l'azote par les feuilles ne représente qu'une partie de l'azote requis par la plante. Les besoins en azote des posidonies sont également rencontrés par l'incorporation racinaire et le recyclage interne de l'azote. L'expérience de marquage à long terme présentée au chapitre IV montre cependant que le temps de renouvellement de l'azote dans les feuilles de posidonies est plus élevé que le temps de renouvellement du carbone. Cette différence est principalement due au recyclage interne d'une partie de l'azote contenu dans les feuilles.

Le temps de renouvellement de l'azote de la communauté épiphyte est celui qui prête le plus à discussion en particulier parce qu'il est très différent du temps de renouvellement du carbone. La communauté épiphyte est une communauté très productive en terme de carbone. Dans le modèle de Bouquegneau *et al.* (1994), la production primaire de la communauté épiphyte représente 50% de la production primaire des feuilles. Cette valeur peut paraître élevée, elle est cependant en accord avec les données provenant d'autres herbiers méditerranéens (Modigh *et al.*, 1998). Ces productions élevées, rapportées aux biomasses de carbone organique faibles de la communauté épiphyte, conduisent à un temps de renouvellement très court du carbone dans cette communauté. En général, la raison invoquée pour expliquer ce temps de renouvellement très court est le broutage intensif que les invertébrés herbivores exercent sur la communauté épiphyte. Cette communauté est très dynamique du point de vue de sa biomasse. Nous avons plusieurs hypothèses pour expliquer la différence des temps de renouvellement du carbone et de

l'azote. Il est possible que cette différence soit partiellement attribuable aux biais influençant les mesures d'incorporation. Cependant, il est possible que les différences observées aient une signification écologique réelle. En effet, comme pour les posidonies, le temps de renouvellement de l'azote pourrait être surestimé en raison de la présence de sources d'azote autre que l'incorporation d'azote inorganique à partir de la colonne d'eau. Pour la fraction hétérotrophe de la communauté épiphyte (animaux fixés, protistes) ces sources sont évidemment de type organique. Dans le cas du feutre épiphyte (en particulier les cyanobactéries), la fixation d'azote atmosphérique peut constituer la source principale d'azote. Enfin, plusieurs auteurs ont montré que la flore épiphyte incorpore une partie des substances dissoutes re-larguées par les feuilles de phanérogames (Harlin 1973 ; McRoy & Goering 1974). Plus récemment, Brix & Lyngsby (1985) ont montré que ce processus était trop lent et trop faible pour soutenir la production épiphyte. Compte tenu de la proportion relativement faible d'azote organique dissous produit par les posidonies à Calvi (de l'ordre de 5% de l'incorporation ; Jørgensen *et al.* ; 1981), cette contribution est probablement insuffisante pour assurer les besoins en azote de la flore épiphyte. Elle pourrait cependant être non-négligeable et compléter les apports de l'incorporation d'azote inorganique. Néanmoins la dynamique de l'azote au niveau de la communauté épiphyte apparaît d'une très grande complexité et devrait faire l'objet d'une étude particulière.

4.2 Evolution temporelle des flux d'incorporation

La figure 54 présente la somme des incorporations de nitrate et d'ammonium par les différents producteurs en fonction du temps. Nous avons choisi les 6 campagnes où les expériences d'incorporations de nitrate et d'ammonium ont été effectuées pour tous les producteurs échantillonnés dans ce travail. Les flux d'incorporation totaux sont minimum en octobre 1997, période durant laquelle les biomasses et les concentrations en nutriments sont particulièrement faibles.

Les flux d'incorporation de l'azote inorganique dans la Baie de la Revellata sont maximum aux printemps 1999 lorsque les concentrations en nitrate et les biomasses phytoplanctoniques étaient élevées dans le milieu. Cette situation contraste avec les observations effectuées en février 1998 quand les flux d'incorporation étaient nettement plus faibles. Cette situation résulte de l'augmentation des flux d'incorporation par la MOP

entre 1998 et 1999. Les flux d'incorporation des producteurs benthiques augmentant dans une proportion nettement plus faible.

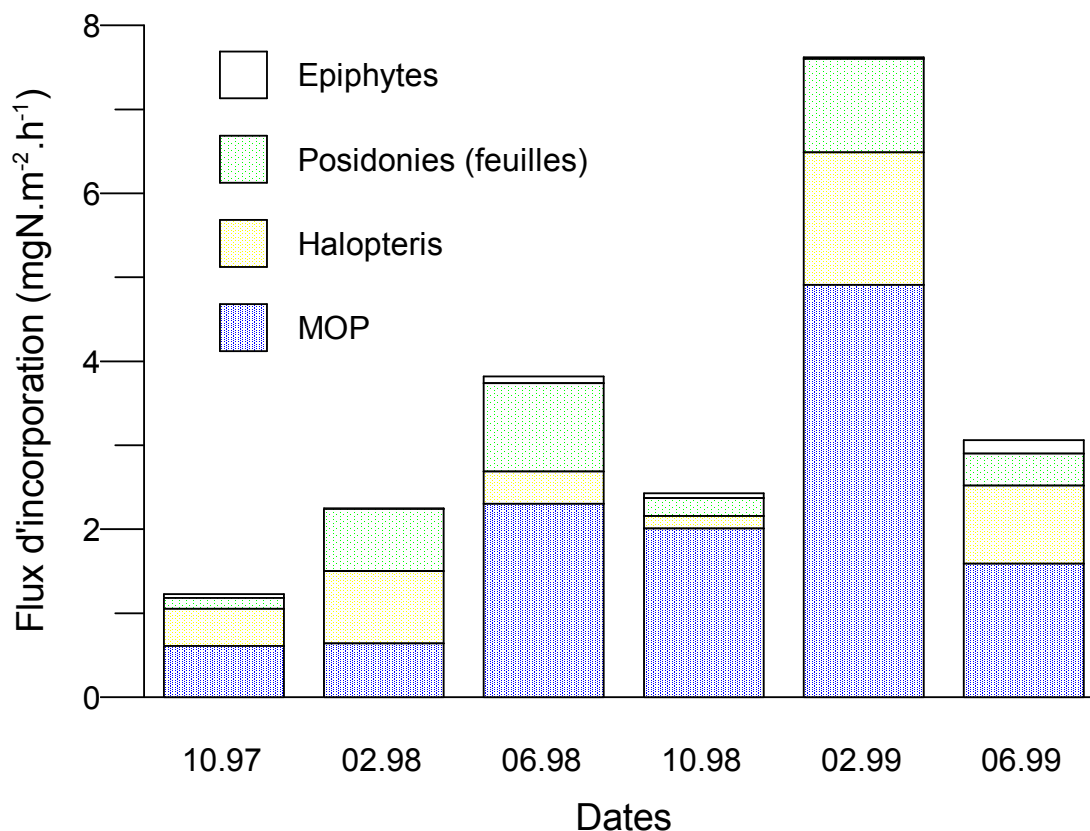


Figure 54 : Evolution temporelle des flux d'incorporation totaux (nitrate plus ammonium) des différents producteurs échantillonnés en face de la STARESO entre octobre 1997 et juin 1999.

La figure 55 présente de façon détaillée les variations temporelles des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par la MOP, les *Halopteris*, les feuilles de posidonies et leurs épiphytes. Ces valeurs moyennes sont exprimées en $\text{mgN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et sont représentées par des flèches pleines (incorporation de nitrate) et pointillées (incorporation d'ammonium). Les flèches partent des stocks d'azote inorganique (nitrate et ammonium) de la colonne d'eau, exprimés en mgN.m^{-2} . Ces flèches arrivent aux stocks d'azote organique mesurés durant les périodes d'expérimentation pour chaque producteur et exprimés également en mgN.m^{-2} . A l'échelle de l'écosystème, ces flux sont sous-estimés car nous n'avons pas étudié l'ensemble des producteurs benthiques et planctoniques. En particulier, nous avons ignoré les contributions des autres macroalgues que *Halopteris*, la contribution des microalgues benthiques ainsi que la contribution importante des bactéries pélagiques et

benthiques. Ces différents producteurs devraient faire l'objet d'investigations spécifiques afin d'obtenir une meilleure image des flux d'incorporation de l'azote dans l'écosystème.

Globalement, les flux d'incorporation observés en octobre 1997 et juin 1998 sont reproduits en octobre 1998 et juin 1999. Seules les incorporations d'ammonium et de nitrate par la MOP sont plus élevées en octobre 1998 qu'en octobre 1997, probablement suite à l'occurrence de biomasses phytoplanctoniques plus élevées en octobre 1998. Par contre, les incorporations observées en février 1998 sont très différentes des incorporations observées en février 1999. Les incorporations de nitrate par la MOP, les feuilles de posidonies et les *Halopteris* sont respectivement 13, 2 et 3 fois plus élevées en 1999 qu'en 1998. L'incorporation d'ammonium par la MOP augmente également (5 fois). Par contre, l'incorporation d'ammonium par les producteurs benthiques diminue ou reste comparable. Rappelons qu'en 1998, les apports de nitrate (et vraisemblablement des autres nutriments inorganiques) ont été inférieurs aux apports de 1999 et aucun bloom phytoplanctonique n'a été observé. La différence des flux d'incorporation entre février 1998 et 1999 est due pour la MOP à l'augmentation de la biomasse incorporant l'azote et à l'augmentation des vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate. L'augmentation de ce second paramètre est à mettre en relation avec les concentrations plus élevées en nitrate dans la colonne d'eau.

Par contre, l'augmentation plus modérée entre février 1998 et 1999 des flux d'incorporation de *P. oceanica* est liée à l'augmentation des V_{NO_3} et non à l'augmentation de la biomasse. Chez *Halopteris*, bien qu'il y ait une augmentation de 30% de la biomasse en terme d'azote c'est principalement l'augmentation des V_{NO_3} qui explique l'augmentation des flux d'incorporation totale. Cette augmentation des V_{NO_3} est également à mettre en relation avec les concentrations en nitrate du milieu.

4.3 Contributions relatives des différents producteurs

Sur base de la figure 55, les contributions respectives des producteurs planctoniques et benthiques de la Baie de la Revellata à l'incorporation d'ammonium, de nitrate et de l'azote inorganique total ont été estimées (fig. 56).

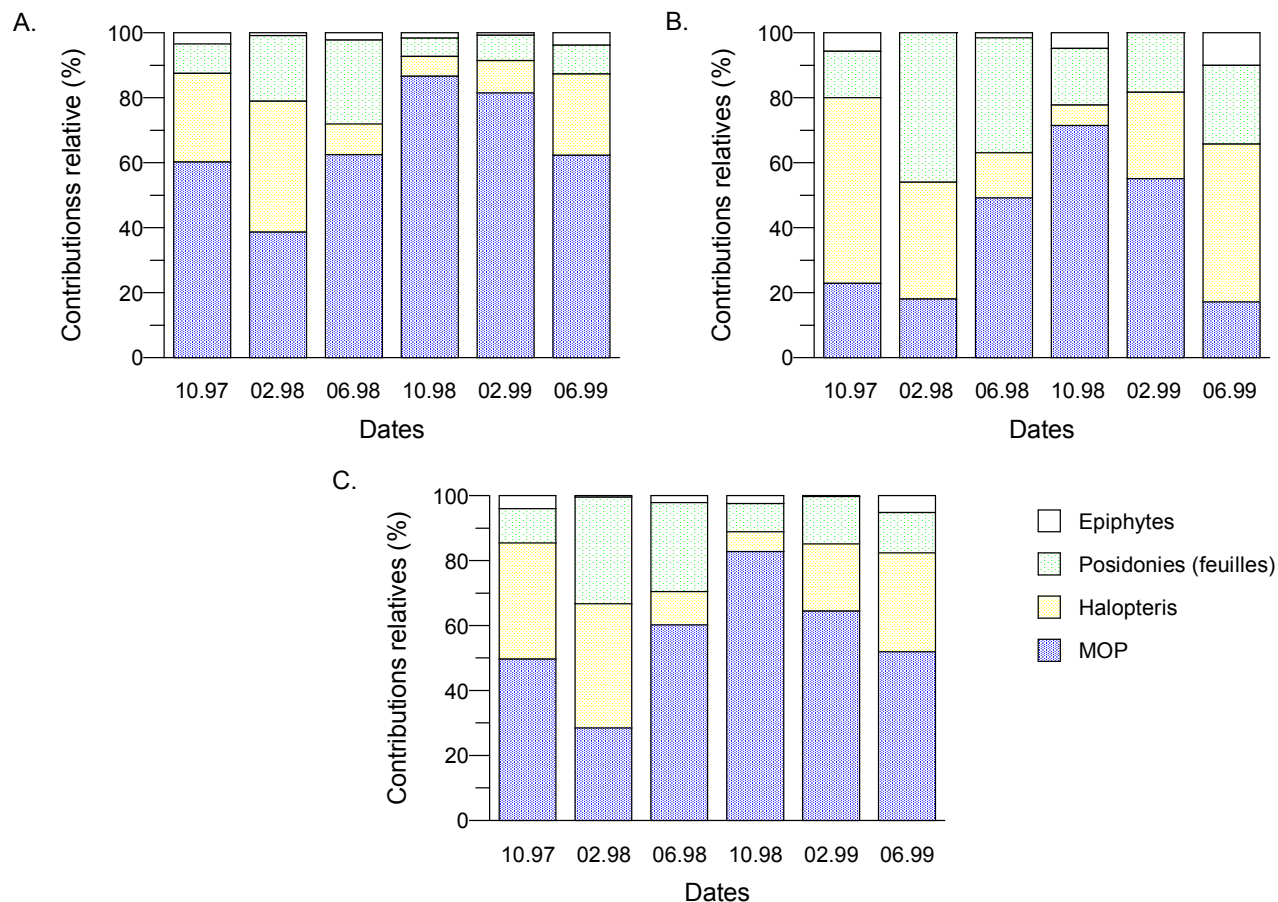


Figure 56 : Contributions relatives (en %) des différents producteurs primaires aux flux d'incorporation d'ammonium (A), de nitrate (B) et de l'azote inorganique total (NH₄ + NO₃) (C) entre octobre 1997 et juin 1999 en face de la STARESO.

A 10m de profondeur, les contributions relatives de la MOP à l'incorporation d'ammonium sont en général majoritaires, excepté en février 1998. La contribution de la MOP à l'incorporation de nitrate est plus variable : elle est majoritaire en octobre 1998 et février 1999. Par contre, en octobre 1997, février 1998 et juin 1999, la contribution à l'incorporation de nitrate de l'ensemble des producteurs benthiques est plus élevée que celle de la MOP. Les contributions relatives à l'incorporation d'ammonium et de nitrate des producteurs benthiques sont toujours significatives. Ceci peut paraître étonnant dans la mesure où les vitesses spécifiques d'incorporation de nitrate et d'ammonium de la MOP sont de plusieurs ordres de grandeur plus élevées que celle des autres producteurs (et en particulier des posidonies). Cependant, il s'agit ici d'un effet de la biomasse. Les stocks d'azote présentés sur la figure 55 montrent que l'essentiel de l'azote organique présent dans l'écosystème se retrouve au niveau des producteurs benthiques. Les producteurs benthiques incorporent donc le nitrate et l'ammonium avec des vitesses spécifiques plus

faibles que la MOP, mais ces vitesses spécifiques sont rapportés à des biomasses de un à deux ordres de grandeur plus élevées.

Schématiquement, les contributions relatives des différents producteurs à l'incorporation d'ammonium sont déterminées par le fait que les vitesses spécifiques d'incorporation d'ammonium par la MOP sont très élevée. Quelles que soient les variations de la biomasse benthique, la contribution relative à l'incorporation d'ammonium par la MOP reste majoritaire. Les contributions relatives des producteurs benthiques peuvent devenir majoritaires seulement si les biomasses de MOP sont très faibles. Cependant, cette situation semble relativement rare dans l'écosystème étudié (février 1998).

Par contre, les contributions relatives à l'incorporation de nitrate sont globalement contrôlées par l'importance relative des biomasses phytoplanctonique et benthique présentes à une période donnée. Lorsque les biomasses phytoplanctonique sont élevées (en octobre 1998 et février 1999), la contribution relative du phytoplancton à l'incorporation de nitrate est élevée. Des biomasses phytoplanctonique et concentrations en nitrate élevées dans le milieu favorisent donc l'incorporation pélagique par rapport à l'incorporation de nitrate et d'ammonium par les producteurs benthiques. Par contre, lorsque les biomasses relatives des producteurs benthiques sont plus élevées, la contribution à l'incorporation de nitrate peut devenir majoritairement le fait des producteurs benthiques.

Les contributions relatives de l'incorporation d'azote inorganique total par les producteurs benthiques sont variables, mais sont toujours significatives (fig. 56). Ces contributions représentent entre 20 et 70 % des flux d'incorporation mesurés dans l'écosystème. Malgré des vitesses spécifiques plus faibles que ceux présentés par la MOP, les producteurs benthiques incorporent donc une part substantielle de l'azote contenu dans la colonne d'eau. L'azote incorporé par la MOP reste globalement au niveau du compartiment pélagique (éventuellement au niveau de la boucle microbienne), à l'exception d'une partie des productions zooplanctoniques (Frangoulis, com. pers.). Par contre, l'azote incorporé par le benthos est retiré pour un temps variable du compartiment pélagique. Le temps de cette « séquestration » est variable selon le producteur étudié mais est supérieur aux temps caractéristiques de la dynamique de l'azote dans le compartiment pélagique. Le temps de séquestration varie de quelques semaines à quelques mois pour les

macroalgues et les épiphytes et de quelques mois à plusieurs années pour les posidonies. La matte de l'herbier à posidonies constitue un compartiment où la séquestration de l'azote peut éventuellement être de très longue durée (fossilisation) (Romero *et al.*, 1992). Les producteurs benthiques agissent donc comme une pompe biologique accumulant l'azote à partir du milieu. Ils contribuent à appauvrir momentanément ce milieu en azote. La production de détritus et la re-minéralisation de la matière organique réinjecte dans le système pélagique les nutriments accumulés dans le benthos. Ce « retour » des nutriments dans la colonne d'eau s'effectue plusieurs semaines, plusieurs mois, voire plusieurs années après l'incorporation de ces nutriments par les producteurs benthiques et, éventuellement, après leur passage dans le réseau trophique benthique. Il revêt probablement un aspect saisonnier important lié au cycle des biomasses de chaque producteur, à la dynamique des processus de reminéralisation et aux différents paramètres environnementaux (en particulier hydrodynamiques et météorologiques). En participant à l'appauvrissement momentané de la colonne d'eau, les producteurs benthiques ont sans conteste une influence directe sur la dynamique du compartiment planctonique et sur l'impact de la disponibilité en nutriments sur cette dynamique.

4.4 Dynamique des stocks de nitrate et d'ammonium

L'incorporation de nitrate et d'ammonium par les différents producteurs devrait conduire, en l'absence d'apports nouveaux et de processus de production *in situ*, à l'épuisement rapide des stocks de nitrate et d'ammonium présents dans le milieu.

Le tableau 27 présente les temps théoriquement nécessaires à l'épuisement des stocks d'azote inorganique mesurés dans la colonne d'eau, compte tenu des flux d'incorporation mesurés pour l'ensemble des producteurs. Cette valeur, exprimée en nombre de jour, est obtenue en faisant le rapport entre le stock de nitrate (ou d'ammonium) mesuré et la somme des incorporations de nitrate (ou d'ammonium) par les différents producteurs à une période donnée.

Tableau 27 : Temps théorique nécessaire à l'épuisement des stocks de nitrate et d'ammonium suite à l'incorporation de ces nutriments par les producteurs primaires benthiques et planctoniques de la Baie de la Revellata.

	Temps nécessaire à l'épuisement du stock de nitrate	Temps nécessaire à l'épuisement du stock d'ammonium
	jours	jours
octobre 1997	1.6	1.0
février 1998	0.7	1.1
juin 1998	0.4	0.8
octobre 1998	0.4	0.9
février 1999	1.9	0.5
juin 1999	0.8	0.9

En l'absence de tout processus de production ou d'apports extérieurs, les différents stocks d'azote devraient être épuisés dans un temps compris entre 0.4 et 1.9 jours. Ces temps paraissent réalistes et sont comparables à ceux déterminés par Lee & Dunton (1999b) dans un écosystème à *Thalassia testudinum*. pour l'ammonium, cet épuisement théorique est que rarement constaté en raisons des différents processus de reminéralisation qui régénèrent la matière organique en azote inorganique. En zone oligotrophe, cette reminéralisation se produit à des vitesses comparables aux vitesses d'incorporation d'ammonium, ce qui explique que les concentrations en ammonium du milieu varient relativement peu (Glibert *et al.*, 1982). Elle est principalement le fait du microzooplancton (ciliés, ...) et, dans une moindre mesure, des bactéries de la colonne d'eau (Selmer *et al.*, 1993). Le mésozooplancton semble également avoir un rôle majeur, en particulier en période de bloom (Frangoulis, com. pers.). Eventuellement, d'autres apports peuvent intervenir, et, en particulier, un relargage par les sédiments.

Le temps théorique d'épuisement mesuré pour le nitrate semble assez conforme aux observations de février. Les pics de nitrate observés dans le milieu sont en général de très courte durée et le nitrate est rapidement épuisé du fait de l'incorporation par les producteurs primaires. Dans la Baie de la Revellata, les sources de nitrate sont essentiellement externes et, en particulier, sont liées aux remontées d'eaux profondes riches en nutriments. Ces remontées sont très influencées par les conditions météorologiques et par les courants extérieurs à la baie (Norro, 1995 ; Skliris *et al.*, 2000). Lorsque ces apports cessent, les concentrations en nitrate du milieu décroissent

rapidement. La fréquence de nos mesures ne permet pas de mettre en évidence des variations à court terme (quelques heures) de ces apports.

Sauf en février 1999, les concentrations en nitrate sont faibles mais généralement mesurables. Il semble donc que, en dehors des remontées d'eaux riches en nitrate (période hivernale et début du printemps), il existe des processus d'apport et/ou de production de nitrate dans la baie. Ces processus sont suffisants pour que les stocks de nitrate soient généralement détectables malgré l'incorporation par les différents producteurs.

Une des sources possibles de nitrate dans la zone échantillonnée est constituée par le sédiment. Gobert *et al.* (2000) détectent des flux significatifs de nitrate entre la surface du sédiment et la colonne d'eau. Citons également les apports liés à la pluviosité et les apports d'origine anthropique. Enfin, Diaz & Raimbault (2000) montrent que, dans le Golfe du Lion, la nitrification (*i. e.* la production de nitrate) se déroule dans toute la zone euphotique. Ce processus présente des vitesses spécifiques inférieures d'un ordre de grandeur aux vitesses de production d'ammonium. La nitrification constitue néanmoins un processus significatif, suffisant pour expliquer l'incorporation de nitrate par la MOP durant les périodes où les apports externes de nitrate sont limités (Diaz & Raimbault, 2000). La production associée à l'incorporation de nitrate produit *in situ* doit être considérée comme l'expression d'une production régénérée (au sens de Dugdale & Goering, 1967). Notons que les concentrations en nitrate sont mesurées à 10 m de profondeur au-dessus de l'herbier et ne reflètent pas nécessairement la dynamique du nitrate dans l'ensemble de la baie. Dans les parties moins côtières de la baie, il est fréquent que les concentrations en nitrate ne soient pas détectables (Gobert & Goffart, 1997).

La discussion précédente montre que les stocks d'azote inorganique, et en particulier d'ammonium, sont des stocks extrêmement dynamiques. Les processus affectant ces stocks présentent des temps caractéristiques de l'ordre de l'heure ou du jour.

4.5 Importance relative du nitrate et de l'ammonium

Pour estimer l'importance relative de l'incorporation de nitrate par rapport à l'incorporation de l'azote inorganique total à partir de la colonne d'eau, un rapport, le f-ratio (Eppley & Peterson, 1979), a été calculé d'après :

$$f - \text{ratio} = \frac{\rho_{\text{NO}_3}}{\rho_{\text{NO}_3} + \rho_{\text{NH}_4}}$$

avec : ρ_{NO_3} : flux d'incorporation de nitrate et ρ_{NH_4} : flux de l'incorporation d'ammonium.

Idéalement, le ρ_{NH_4} devrait être remplacé par U_{NH_4} c'est-à-dire le flux d'incorporation d'ammonium corrigé par rapport à l'effet de la dilution isotopique (e. g. Elskens *et al.*, 1997 ; Diaz *et al.*, 2000 ;). Comme nous n'avons pas pris en compte la dilution isotopique, les conditions dans lesquelles nous calculons le f-ratio ne sont donc pas optimales. Les valeurs présentées sont surestimées puisque le terme ρ_{NH_4} est sous estimé par rapport à U_{NH_4} .

Les valeurs de f-ratio présentées dans le tableau 28 sont une évaluation grossière de l'importance relative de l'incorporation de nitrate et d'ammonium dans la Baie de la Revellata. Les f-ratio ont été calculés à partir de la somme des flux d'incorporation des différents producteurs primaires échantillonnés dans ce travail.

Tableau 28 : Valeurs mensuelles de f-ratio calculées à partir des flux d'incorporation mesurés pour la MOP, les *Halopteris*, les feuilles de posidonies et leurs épiphytes en face de la STARESO entre octobre 1997 et juin 1999.

Dates	f-ratio
Octobre 97	0.3
Février 98	0.5
Juin 98	0.2
Octobre 98	0.3
Février 99	0.6
Juin 99	0.2

Les valeurs de f-ratio sont toujours inférieures à 0.5 excepté en février 1998 et 1999. Ceci montre que, en dehors du printemps, la source d'azote inorganique principalement incorporée dans l'écosystème est l'ammonium.

Dans la mesure où cet ammonium est produit *in situ* par la reminéralisation de la matière organique, la production primaire associée à cette incorporation doit être considérée comme une production régénérée. Par contre, les valeurs plus élevées du f-ratio en février 1998 et 1999 indiquent que la production primaire est partiellement basée sur l'incorporation de nitrate. Si l'on considère que ce nitrate n'est pas produit *in situ*, mais au contraire, est importé dans l'écosystème par les apports hivernaux d'eau profonde riche en nitrate, cette production doit être considérée comme une production nouvelle (au sens de Dugdale & Goering, 1967).

L'écosystème de la Baie de la Revellata semble donc fonctionner la plus grande partie de l'année à partir des nutriments régénérés *in situ*. L'apport externe d'azote inorganique est limité à une période de temps très courte dans l'année et cet apport est rapidement intégré à la matière organique benthique et pélagique. Cet apport est cependant essentiel au fonctionnement de l'écosystème, en particulier à la dynamique du compartiment phytoplanctonique. L'amplitude des apports hivernaux de nutriments (azotés et autres) détermine l'amplitude du bloom phytoplanctonique printanier (Goffart et al., soumis). D'autre part, l'importance relative des apports en nitrate détermine partiellement la disponibilité en nutriments durant toute la saison. En 1999, où les apports en nitrate sont plus élevés qu'en 1998, les biomasses phytoplanctoniques restent, après la consommation des nitrates, plus élevées qu'en juin 1998.

Ces conclusions restent cependant préliminaires : la mesure des processus de reminéralisation dans les différents compartiments de l'écosystème est une étape indispensable vers une meilleure compréhension de la dynamique complexe de ce milieu.

Synthèse 4 : Flux d'incorporation

Les flux d'incorporation ont été calculés à partir des vitesses spécifiques d'incorporation et des biomasses en terme d'azote. Afin d'estimer la pertinence de ces valeurs, nous avons calculé le temps de renouvellement de la biomasse en terme d'azote pour chaque producteur. Les temps de renouvellement de la MOP et des *Halopteris* sont respectivement de 6 et 73 jours ce qui paraît être un ordre de grandeur réaliste pour décrire la dynamique de ces organismes. Les temps de renouvellement calculés pour les posidonies sont surestimés en raison de l'existence d'une incorporation racinaire et de processus de recyclage interne de l'azote. Les temps de renouvellement estimés pour la communauté épiphyte sont aussi probablement surestimés. La fixation du N_2 , l'incorporation d'azote organique ainsi que l'hétérotrophie d'une partie de la communauté épiphyte sont invoquées pour expliquer cette observation.

Les flux totaux d'incorporation ($NO_3 + NH_4$) sont maximum au début du printemps 1999. Ce maximum correspond à un maximum de concentration en nitrate dans la colonne d'eau et à un maximum de biomasse phytoplanctonique. Ces flux sont minimum en octobre 1997, période durant laquelle les concentrations en azote inorganique et les biomasses benthiques et phytoplanctoniques étaient très faibles.

L'évolution temporelle des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium dans la Baie de la Revellata à 10 m de profondeur entre octobre 1997 et juin 1999 est présentée en détails (fig. 55).

Les différences de flux d'incorporation entre les différents producteurs sont considérablement amorties par rapport aux différences observées entre les vitesses spécifiques d'incorporation. Ceci est une conséquence des biomasses élevées présentées par les posidonies et les macroalgues par rapport aux biomasses phytoplanctoniques. La communauté épiphyte qui présente des biomasses faibles par rapport aux autres producteurs benthiques joue un rôle mineur dans les flux d'incorporation de l'azote inorganique.

La contribution des producteurs benthiques à l'incorporation d'azote inorganique est toujours significative. A 10 m de profondeur, elle représente en moyenne 40 % de l'incorporation totale. Cette contribution a une conséquence essentielle au niveau de l'écosystème : elle transfère une partie de l'azote dissous de la colonne d'eau vers le compartiment benthique. L'azote incorporé par les producteurs benthiques est séquestré pour un temps variant de quelques semaines à quelques années. Les producteurs benthiques participent donc à l'appauvrissement momentané des stocks d'azote inorganique de la colonne d'eau, influençant de cette façon directement la dynamique du compartiment pélagique.

Le temps nécessaire à l'épuisement des stocks d'azote inorganique de la colonne d'eau a été calculé compte tenu des flux d'incorporation mesurés. En l'absence de tout processus de production ou d'apports extérieurs, les différents stocks d'azote devraient être épuisés dans un temps compris entre 0.4 et 1.9 jours. Pour l'ammonium, cet épuisement théorique n'est pas constaté en raison des différents processus de reminéralisation qui régénèrent la matière organique en azote inorganique. Par contre, dès que les apports externes en nitrate cessent, les stocks de nitrate décroissent rapidement au printemps. Au niveau de l'herbier, des processus de production ou des apports de nitrate existent cependant et maintiennent après la période hivernale des concentrations en nitrate proches de la limite de détection (de l'ordre de 0.05 μM).

Au niveau de l'écosystème, l'ammonium est la source d'azote inorganique principale durant la majeure partie de l'année. Les nitrates apportés et consommés durant la période hivernale et le début du printemps jouent cependant un rôle essentiel dans la dynamique du compartiment pélagique. Ces apports déterminent partiellement la disponibilité en azote inorganique reminéralisé après la période de bloom.

DISCUSSION IV : BUDGET EN AZOTE DE *P. OCEANICA*

1. Introduction

Dans ce chapitre, nous établissons le budget en azote annuel de *P. oceanica* à l'aide des mesures d'incorporation d'azote inorganique par les racines et les feuilles ainsi que à l'aide d'une expérience de marquage à long terme. Cette expérience a pour but d'estimer la contribution du recyclage interne de l'azote chez *P. oceanica*.

2. Incorporation d'azote inorganique par les feuilles et les racines

2.1 Vitesses spécifiques d'incorporation des feuilles et des racines

Les mesures d'incorporation effectuées dans ce travail démontrent que les feuilles de *P. oceanica* incorporent du nitrate et de l'ammonium (fig. 25). Des mesures au niveau du compartiment racinaires démontrent que ces organes incorporent également l'azote inorganique (tableau 29). Les vitesses spécifiques d'incorporation mesurés pour les racines sont beaucoup plus élevés que ceux des feuilles (10 fois et 2 fois pour respectivement les V_{NH_4} et les V_{NO_3}).

Cette différence est principalement due à la différence des concentrations utilisées au cours des expériences. Rappelons que les expériences concernant les racines ont été réalisées sur des pousses arrachées la veille de l'expérience, avec ajouts représentatifs des concentrations en nitrate et ammonium mesurées dans le sédiment. Ces ajouts ne tiennent pas compte des variations temporelles ou spatiales des concentrations en nitrate et en ammonium de l'eau interstitielle.

Tableau 29 : Valeurs moyennes des concentrations ambiantes (après ajouts d'ammonium et de nitrate) et des vitesses spécifiques d'incorporation pour les racines et les feuilles de *P. oceanica* (n= nombre d'expériences).

		Concentrations expérimentales	V	n
		μM	$\mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$	
Racines	NH_4	4.9 ± 6.1	484 ± 540	20
	NO_3	2.2 ± 2.4	76 ± 70	27
Feuilles	NH_4	0.2 ± 0.2	47 ± 45	26
	NO_3	0.2 ± 0.4	43 ± 64	58

Le fait qu'une incorporation de nitrate par les racines soit mesurée est intéressante car, en général, cette incorporation est considérée comme nulle ou négligeable (e. g. Stapel *et al.*, 1996 ; Lee & Dunton, 1999b). Apparemment, dans un environnement aussi complexe que la matre de posidonies, les racines ont accès à des sources de nitrate. Notons cependant que les V_{NO_3} des racines sont plus faibles que les V_{NH_4} et que les pentes V_{max}/K_m déterminées pour l'incorporation de nitrate sont les plus faibles de l'ensemble des producteurs échantillonnés dans ce travail.

2.2 Pente V_{max}/K_m de l'incorporation d'azote par les feuilles et les racines

Le tableau 30 permet de comparer les pentes V_{max}/K_m de diverses espèces de phanérogames marines pour les nitrates et l'ammonium. Pour effectuer la comparaison, les valeurs de ces pentes ont été converties en $(\mu\text{gN.g}_{\text{PS}}^{-1}.\text{h}^{-1}).\mu\text{M}^{-1}$ à partir des contenus moyens en azote des feuilles et des racines de posidonies utilisés pour ces expériences (respectivement 1.5 et 0.4 % d'azote).

Les feuilles de posidonies présentent des valeurs de pentes plus élevées pour l'incorporation d'ammonium que pour l'incorporation de nitrates. Ceci est une observation classique chez les phanérogames marines (Touchette & Burkholder, 2000).

Tableau 30 : Comparaison des pentes V_{\max}/K_m pour l'incorporation d'ammonium et de nitrate par différentes phanérogames marines. Modifiés d'après Touchette & Burkholder (2000). Valeurs moyennes ou gamme (minimum – maximum) exprimées en $(\mu\text{gN.g}_{\text{PS}}^{-1}.\text{h}^{-1}).\mu\text{M}^{-1}$. n.d. : non déterminée

Espèces	Organes	Produits	Pentes V_{\max}/K_m	Sources
<i>Phyllospadix torreyi</i>	feuilles	NH ₄ NO ₃	110 76	Terrados & Williams (1997)
<i>Amphibolis antarctica</i>	feuilles racines	NH ₄ NH ₄	8 – 12 3.4	Pedersen <i>et al.</i> (1997b)
<i>Zostera marina</i>	feuilles racines	NH ₄ NH ₄	30.8 7	Thursby & Harlin (1982)
<i>Thalassia emperichii</i>	feuilles	NH ₄	7.3 – 11.9	Stapel <i>et al.</i> (1996)
<i>Thalassia testudinum</i>	feuilles racines	NH ₄ NO ₃ NH ₄	8 – 39.5 2.1 – 23.5 0.4 – 4	Lee & Dunton (1999b)
<i>P. oceanica</i>	feuilles racines	NH ₄ NO ₃ NH ₄ NO ₃	1.4 1.1 n.d. 0.1	Ce travail

Les pentes mesurées pour les feuilles de *P. oceanica* sont plus faibles que celles des autres phanérogames ce qui pourrait traduire une capacité inférieure à incorporer l'azote inorganique. Cette différence est explicable par rapport à des espèces incorporant les nutriments uniquement par les feuilles (*Phyllospadix torreyi*, *Amphibolis antarctica*) ou des espèces de milieux tempérés plus riches en azote (*Zostera marina*). Par contre, c'est plus étonnant par rapport à des espèces de zones pauvres en nutriments (*Thalassia spp.*). Cependant, les pentes mesurées pour *P. oceanica* se rapprochent sensiblement de celles mesurées pour les fuciales (groupe de macroalgues auquel appartiennent les cystoseires rencontrées dans la Baie de la Revellata). D'un point de vue écologique, les posidonies et les fuciales ont en commun d'être des espèces de grande taille, vivant plusieurs années. Elles ont à faire face à une compétition exacerbée avec les autres producteurs pour l'acquisition de leurs nutriments. Face à cette compétition, elles développent des stratégies alternatives : mécanismes de stockage et de re-mobilisation de l'azote, incorporation lente mais continue et adaptée aux besoins de la plante.

2.3 Budget en azote de *P. oceanica*

L'incorporation au niveau des racines de posidonies constitue sans conteste une source extrêmement importante d'azote pour la plante. Parmi les phanérogames marines, toutes les stratégies d'incorporation existent, dont les extrêmes sont respectivement une incorporation exclusivement foliaire (*Phyllospadix torreyi*) (Terrados & Williams, 1997) et une incorporation exclusivement racinaire (*Thalassia testudinum*) (Patriquin, 1972). Certaines espèces, telle *Zostera marina* montrent une contribution variable des racines et des feuilles au budget en azote selon le type de population. Pedersen & Borum (1992) observent des contributions foliaires et racinaires égales pour des populations pérennes de *Z. marina* alors que Hemminga *et al.* (1994) observent une incorporation exclusivement foliaire pour une population annuelle de *Z. marina*. La plupart des espèces présentent donc une certaine souplesse au niveau de l'exploitation de leurs possibilités d'incorporation. Lee & Dunton (1999b) comparent les contributions foliaires et racinaires à l'incorporation d'azote par deux herbiers à *Thalassia testudinum* différant au niveau de leurs concentrations en ammonium de l'eau interstitielle. Ces contributions étaient égales en raison du développement important du système racinaire du site le plus pauvre en azote. Les phanérogames marines possèdent également des possibilités d'adapter leurs systèmes d'incorporation en fonction des conditions environnementales (Lee & Dunton, 1999b).

Tableau 31 : Flux d'incorporation annuels de nitrate et d'ammonium par les feuilles et les racines de *P. oceanica*. Valeurs exprimées en $\text{gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$

Organes	Produits	Flux d'incorporation
Racines	NH ₄	26.0
	NO ₃	4.1
Feuilles	NH ₄	1.3
	NO ₃	1.2

Le tableau 31 présente les flux d'incorporation par *P. oceanica* calculé sur une base annuelle à partir des ρ_{NO_3} et ρ_{NH_4} moyens (en $\mu\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) en considérant que l'incorporation s'effectue en moyenne 12 heures par jour. La valeur de biomasse racinaire utilisée est la biomasse mesurée en juin 1999 à 12 m de profondeur sur une profondeur

de matrice de 30 cm. Cette valeur, en accord avec le cycle de biomasse annuel de la posidonie dans la Baie de la Revellata est probablement une valeur proche du maximum annuel. Cependant, la biomasse racinaire varie relativement peu durant l'année (de l'ordre de 10%) (Pergent *et al.*, 1994). L'examen de ce tableau fait apparaître la contribution très majoritaire des racines à l'incorporation de l'azote par les posidonies. Malheureusement, au regard du tableau 32, cette information doit être fortement nuancée.

Dans le tableau 32, la quantité d'azote requise annuellement par les posidonies de la Baie de la Revellata à 10 m de profondeur a été calculée. Ce calcul a été effectué à partir de mesures de production primaire rapportées par Bouquegneau *et al.* (1994) et Pergent-Martini *et al.* (1994) pour cet herbier et cette profondeur. À l'aide de nos mesures de concentration élémentaire, ces productions primaires exprimées en $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ou en $\text{g}_{\text{PS}}.\text{m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ont été converties en $\text{gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Cette valeur est considérée comme la quantité d'azote requis annuellement par la plante pour assurer les productions primaires annuelles mesurées.

Ces calculs font apparaître une différence très nette entre l'azote requis annuellement et l'azote effectivement incorporé. La quantité d'azote incorporée est très supérieure à la quantité requise.

Tableau 32 : Production primaire annuelle des feuilles et des organes souterrains de posidonies et azote requis pour assurer cette production dans l'herbier de la Baie de la Revellata à 10 m de profondeur. Les concentrations en azote sont de 1.3 et 0.4 %ps pour les feuilles et les racines, respectivement.

Productions primaires des feuilles $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$	Production primaire des organes souterrains $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$	Azote requis $\text{gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$	Sources
155	43	5.5	Bouquegneau <i>et al.</i> (1994)
279	10	9.7	Pergent-Martini <i>et al.</i> (1994)

L'hypothèse la plus plausible pour expliquer cette constatation est l'existence de différences entre les V potentiels des racines, déterminés expérimentalement sur des pousses extraites du sédiment, et les V effectifs des racines en place dans le sédiment. Dans nos expériences, les ajouts de nutriments sont effectués dans le compartiment

racinaire en l'absence de sédiment. Une membrane de caoutchouc sépare un compartiment racinaire et un compartiment foliaire. Ce type d'expérience, adapté pour la détermination de paramètres cinétiques, conduit à une surestimation très importante des vitesses d'incorporation des pousses en place dans le sédiment. En effet, dans ce type d'expérience, une pompe assure une circulation de l'eau contenue dans la chambre de sorte que les nutriments sont toujours à disposition pour être incorporé. Dans le sédiment, cette situation est impossible. La disponibilité en nutriments est avant tout fonction de la vitesse de diffusion des molécules dans le sédiment. Stapel *et al.* (1996) mesurent, comme nous, des vitesses d'incorporation très élevées pour les racines avec un dispositif semblable. Ces vitesses, mesurées à des concentrations ambiantes, sont dans un premier temps considérées comme représentatives des vitesses d'incorporation réelles. Mais, ces auteurs calculent ensuite que, à cause du sédiment, la quantité de nutriments diffusant jusqu'aux racines ne représente que 5% de la quantité de nutriments potentiellement incorporable par ces organes. Plus que l'affinité pour les nutriments, c'est la possibilité de diffusion de ces nutriments dans le sédiment qui limite l'incorporation d'azote par les racines (Stapel *et al.*, 1996).

Les flux d'incorporation par les racines présentés dans le tableau sont largement surestimés. Il est vraisemblable qu'en réalité ces flux soient du même ordre de grandeur que ceux des feuilles de posidonies. Dans le tableau 33, nous tentons d'établir le budget en azote annuel de *P. oceanica*. Les contributions des racines sont calculées d'après :

$$C_{rac} = N_{requis} - C_{fe} - C_{recy}$$

Avec C_{rac} : contribution des racines à l'incorporation annuelle d'azote (en %), N_{requis} : quantité annuelle d'azote requis par la production primaire (= 100%), C_{fe} : contribution des feuilles à l'incorporation annuelle d'azote (en %) et C_{recy} : contribution du recyclage interne de l'azote (en %).

La contribution du recyclage interne de l'azote est estimée à 40% en accord avec l'expérience de marquage à long terme exposé dans le paragraphe suivant et avec les estimations d'Alcoverro *et al.* (2000). Les posidonies présentent un budget en azote complexe où plusieurs sources d'azote sont incorporées à partir de la colonne d'eau et de l'eau interstitielle du sédiment. Comme pour d'autres espèces de phanérogames, les contributions respectives des racines et des feuilles varient en fonction des besoins et des conditions environnementales. Les racines jouent un rôle important dans ce budget.

Tableau 33 : Contributions relatives des feuilles , des racines et du recyclage interne dans le budget annuel de l'azote de *P. oceanica* dans la Baie de la Revellata.

Processus		
Quantité d'azote requise annuellement (=100 %)	5.5 gN.m ⁻² .h ⁻¹ Bouqueneau <i>et al.</i> (1994)	9.7 gN.m ⁻² .h ⁻¹ Pergent-Martini <i>et al.</i> (1994)
Incorporation par les feuilles (%)	45	25
Incorporation par les racines (%)	15	35
Recyclage interne (%)	40	40

Néanmoins, ce rôle est inférieur à celui des feuilles dans le budget calculé à partir des données de Bouqueneau *et al.* (1994) et légèrement supérieur dans le budget calculé à partir des données de Pergent-Martini (1994). Le développement important de la biomasse racinaire dans l'herbier de la Revellata, serait plutôt favorable à une contribution très majoritaire des racines. Cependant, les concentrations en azote inorganique mesurées dans l'eau interstitielle et les problèmes de vitesse de diffusion nuancent cette observation. Le second budget nous paraît refléter le mieux de la situation observée dans la Baie de la Revellata, compte tenu du développement important de la biomasse racinaire. Ce développement compense partiellement les problèmes liés à la vitesse de diffusion des nutriments dans l'eau interstitielle.

L'ensemble du feuillage de *P. oceanica* fonctionne comme un organe efficace de l'incorporation d'azote à partir de la colonne d'eau. Les vitesses spécifiques et les flux d'incorporation des feuilles intermédiaires et des feuilles adultes sont comparables alors que Kraemer *et al.* (1997) ont montré que l'assimilation de l'azote (*i. e.* la conversion de l'azote inorganique incorporé en acides aminés) s'effectuait dans les tissus présentant l'activité métabolique la plus intense, c'est-à-dire en particulier les feuilles en croissance. Parallèlement, Modigh *et al.* (1998) ont montré que les capacités d'assimilation du carbone chez *P. oceanica* diminuent parallèlement au vieillissement des feuilles. L'incorporation de l'azote ne suit pas ce schéma. Les différentes feuilles sont capables d'incorporer l'azote inorganique. Vraisemblablement, l'azote incorporé en excès par rapport aux besoins des feuilles âgées est rapidement transféré vers les tissus en pleine activité métabolique. Alcoverro *et al.* (2000) ont déjà envisagé de tels processus pour les

posidonies qui ont été démontrés expérimentalement par Borum *et al.* (1989) chez *Zostera marina* et par Pedersen *et al.* (1997b) chez *Amphibolis antarctica*. Chez cette seconde espèce, ces auteurs démontrent que le transfert des nutriments incorporés par les feuilles âgées vers les feuilles en croissance s'effectue en continu et représente de l'ordre de 40 % des besoins en azote des jeunes feuilles. Cette contribution est probablement moins importante chez *P. oceanica* car *A. antarctica* vit sur les rochers et l'incorporation par les racines est pratiquement nulle chez cette espèce.

Cette incorporation foliaire s'effectue avec des vitesses spécifiques d'incorporation faibles mais ces vitesses sont rapportés à une biomasse élevée. L'importance des flux d'incorporation au niveau des feuilles est donc essentiellement contrôlée par la biomasse foliaire (excepté durant les périodes où les concentrations en azote sont élevées dans le milieu). Par exemple, les vitesses spécifiques d'incorporation mesurées en juin et en octobre sont similaires, par contre les flux d'incorporation sont différents. Il est probable que durant l'été (en particulier à la fin de l'été) l'incorporation au niveau des feuilles est insuffisante pour assurer les besoins en azote des nouvelles feuilles. L'expérience exposée ci-après démontre que durant cette période c'est le recyclage interne de l'azote qui assure l'apport principal d'azote.

3. Recyclage interne de l'azote¹

Nous avons réalisé entre juin 1998 et juin 1999 une expérience de marquage au ¹⁵N à long terme. Cette expérience avait pour but de mettre en évidence les processus de remobilisation et de recyclage de l'azote au niveau des feuilles de posidonies.

3.1 Concentrations relatives en azote

Les concentrations en azote des feuilles sont faibles (tableau 12) mais comparables d'une part à celles mesurées durant les expériences d'incorporation et, d'autre part, avec les

¹ Adapté de LEPOINT *et al.* Experimental evidence for N recycling in *Posidonia oceanica* leaves. Soumis à J Exp Mar Biol Ecol (octobre 2000).

données de Gobert *et al.* (1995). Les variations saisonnières des contenus et concentrations mesurées lors de cette expérience correspondent globalement aux données d'Alcoverro *et al.* (1997b).

La concentration en azote des feuilles décroît lorsque l'âge des feuilles augmente. La feuille la plus âgée est, en général, sénescente (ou morte) et présente une concentration relative en azote inférieure à 0.5 %ps. Ceci rejoint les résultats de Borum *et al.* (1989) pour *Zostera marina*, et de Stapel & Hemminga (1997) pour *P. oceanica*. Cette distribution est commune à de nombreuses espèces de phanérogames marines. Elle peut être la conséquence des processus de résorption et de re-localisation de l'azote contenu dans les feuilles. Mais cette distribution peut également être la conséquence de la dilution du pool interne d'azote par l'addition de composants structurels peu ou pas azotés (Stapel & Hemminga, 1997). Chez *P. oceanica*, la composition en lignine par exemple augmente avec l'âge des tissus (Klap *et al.* , 2000).

3.2 Abondance relative en ^{15}N des pousses

La présence de ^{15}N (en excès par rapport à l'abondance naturelle) dans des pousses complètement renouvelées un an après l'addition du traceur démontre expérimentalement l'utilisation d'azote re-mobilisé à partir de vieilles feuilles pour assurer partiellement la croissance de nouvelles feuilles.

L'abondance en ^{15}N attendue dans les feuilles en l'absence de recyclage a été calculée (fig. 4.3.1) et comparée aux résultats expérimentaux. Nous n'avons pas échantillonné les racines et les rhizomes. Pour ce calcul, nous posons comme hypothèse qu'il n'y a pas de transfert entre les différents organes des pousses. Ces transferts existent cependant: lorsque les conditions de croissances ne sont pas favorables (*i. e.* durant l'hiver), l'azote incorporé par les feuilles peut être stocké dans les rhizomes et re-mobilisé plus tard pour contribuer à la croissance de nouveaux tissus (Kraemer & Mazzella, 1999). L'abondance en ^{15}N attendue dans les feuilles a été calculée selon la formule décrivant le mélange isotopique. Nous imposons que les nouveaux tissus possèdent une abondance en ^{15}N naturelle (*i. e.* 0.370 % ^{15}N) et que les vieux tissus conservent l'abondance ^{15}N des échantillons initiaux (*i. e.* 4.469 % ^{15}N).

$$A_{\text{att}} = A_{\text{nat}} \cdot B_{\text{nouv}} + A_{\text{ini}} \cdot (1 - B_{\text{nouv}})$$

avec: A_{att} : abondance en ^{15}N attendue dans les feuilles de posidonies en l'absence de recyclage interne (exprimée en atom ^{15}N %); A_{nat} : abondance naturelle en ^{15}N (exprimée en atom ^{15}N %); A_{ini} : abondance en ^{15}N initiale (T_0 , tableau 12) (exprimée en atom ^{15}N %). B_{nouv} : pourcentage de nouveaux tissus par rapport au poids sec total (cf. chapitre Matériel & méthodes pour la définition de nouveaux tissus).

L'abondance attendue en ^{15}N décroît entre les prélèvements de juin 98 et juin 99 suite à l'augmentation de la proportion de tissus formés après l'addition du traceur (fig. 57). En l'absence de recyclage, l'abondance en ^{15}N des feuilles en juin 1999 devrait être égale à l'abondance en ^{15}N naturelle. Cependant, l'abondance en ^{15}N mesurée est toujours supérieure à l'abondance attendue, sauf une semaine après l'échantillonnage initial.

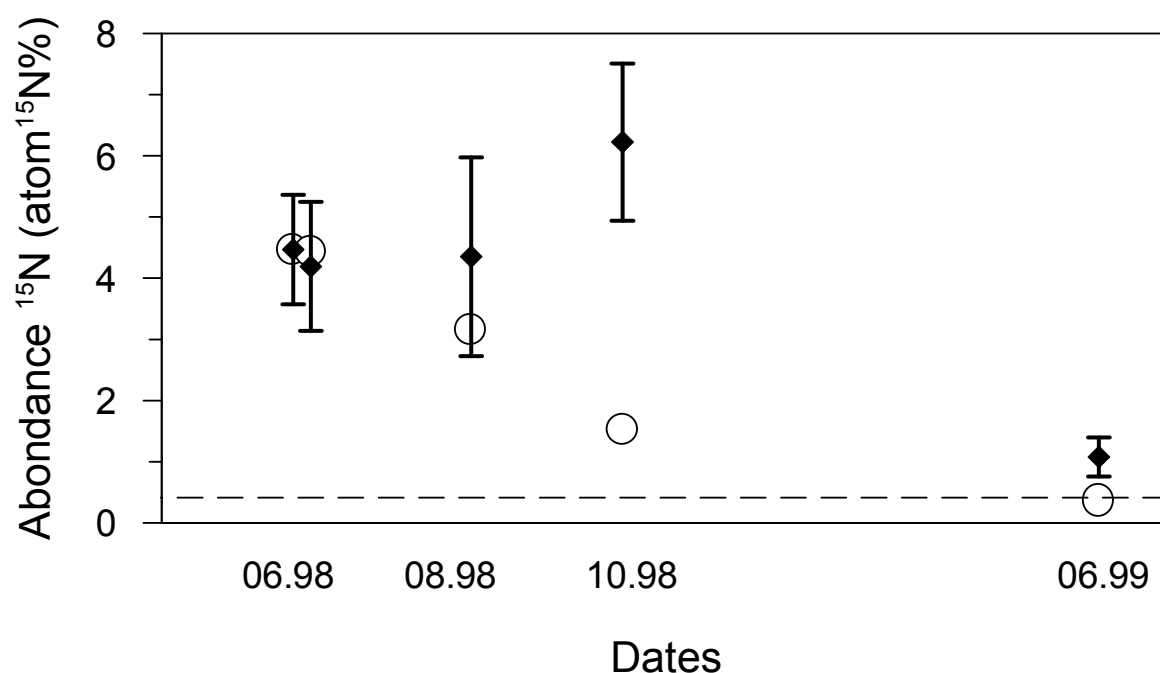


Figure 57: Valeurs attendues (cercles) et mesurées (moyennes \pm écarts-type) (losanges noirs) de l'abondance relative en ^{15}N de feuilles de posidonies échantillonnées en 5 occasions après l'addition d'une solution de $^{15}\text{NH}_4$. Ligne interrompue: abondance en ^{15}N naturelle des pousses de posidonies (*i. e.* 0.3673% ^{15}N) (Lepoint *et al.*, 2000).

Les feuilles collectées en juin et août 98 présentent des abondances similaires, bien que la proportion de tissus nouveaux augmente. En octobre 98, l'abondance en ^{15}N était plus élevée qu'en juin et août.

Entre juin et octobre 1998, le pool interne de ^{15}N n'a pas été dilué par une source non marquée d'azote (*i. e.* une source externe d'azote). Environ 70% des feuilles échantillonnées en octobre ont été formées après l'ajout du traceur. Durant cette période, la majorité de l'azote nécessaire à la constitution de ces nouveaux tissus pourrait être originaire du recyclage de l'azote endogène. Cependant, il n'est pas possible d'assurer que cet azote soit transféré uniquement de feuilles à feuilles ou si une partie de cet azote provient des rhizomes. Entre août et octobre, la biomasse foliaire diminue drastiquement ce qui résulte en une perte importante d'azote pour la plante (malgré les processus de résorption) (Alcoverro *et al.*, 1995). La remobilisation d'azote à partir des rhizomes pourrait être nécessaire pour permettre la croissance de jeunes feuilles. L'augmentation de l'azote ^{15}N en octobre pourrait être un indice de cette remobilisation à partir des rhizomes.

L'abondance du ^{15}N des pousses décroît fortement entre octobre 98 et juin 99, tendant vers l'abondance de ^{15}N attendue. Cette décroissance est un effet de la dilution du pool interne d'azote-15 par une source non marquée d'azote, c'est-à-dire une source externe. L'incorporation de nutriments à partir du milieu externe est probablement la source principale d'azote pour la croissance printanière des pousses.

Nous n'avons pas réalisé d'échantillonnage entre octobre 98 et juin 99 de sorte qu'il n'est pas possible de préciser le moment où ces nutriments sont incorporés. Alcoverro *et al.* (2000) rapportent que cette incorporation se déroule principalement en hiver quand la croissance des feuilles est réduite et les concentrations en nitrate de la colonne d'eau élevées. Durant cette période, l'incorporation en azote peut excéder la demande et l'azote incorporé peut être transitoirement stocké dans les feuilles et dans les rhizomes (Lee & Dunton, 1999a). Selon cette hypothèse, les rhizomes et les feuilles adultes fonctionnent comme des sources d'azote quand la croissance des nouvelles feuilles devient plus importante.

La contribution relative du recyclage dans le budget en azote des posidonies varie pendant l'année comme suggéré par cette expérience et par Alcoverro *et al.* (1997b, 2000). Chez Alcoverro *et al.* (2000), la remobilisation d'azote est maximale de mars à septembre et est très faible le reste de l'année. Fonctionnellement, la remobilisation a deux rôles majeurs. Le premier rôle est de diminuer l'impact de la chute des feuilles en automne en récupérant une partie de l'azote contenu dans les feuilles sénescentes. La

chute des feuilles est un processus continu mais qui s'accélère en période automnale. De la même façon, la récupération d'azote est probablement aussi un phénomène continu. Le second rôle est de re-mobiliser l'azote stocké dans les feuilles pour assurer la croissance de nouveaux tissus. Dans ce cas, les feuilles fonctionnent comme organes de stockage et ne sont pas nécessairement adultes ou sénescents. Ce processus est probablement limité au printemps et au début de l'été, quand les besoins en azote sont maximum. Ces deux fonctions pourraient correspondre à des processus et des contrôles physiologiques distincts.

Il faut noter que, en hiver quand les concentrations en nutriments sont maximales dans la colonne d'eau, les feuilles qui incorporent les nutriments ont été formées durant l'automne principalement par recyclage interne de l'azote. Ce recyclage, outre son importance quantitative, est un processus essentiel par sa contribution au développement des capacités d'incorporation de la posidonie à un moment clé de sa vie.

3.3 Distribution de l'abondance en ^{15}N dans les feuilles

Deux distributions différentes du ^{15}N dans les feuilles sont observées lors de cette expérience. D'abord en juin 98 (T_0 et T_1), l'abondance en ^{15}N augmente à partir de la plus vieille feuille jusqu'à la cinquième feuille (rang 1 à 5). Ensuite, d'août à juin 99, l'abondance en ^{15}N tend à devenir homogène entre les différentes feuilles, excepté dans la feuille la plus jeune.

La première distribution est en accord avec les résultats expérimentaux de Borum *et al.* (1989) pour *Zostera marina*. Cette distribution reflète l'allocation du traceur dans les feuilles après l'assimilation de $^{15}\text{NH}_4$, ce qui résulte en une accumulation nette d'azote dans les feuilles jeunes ou métaboliquement actives. Deux hypothèses peuvent expliquer cette distribution: soit les feuilles ont toutes les mêmes capacités d'incorporation et l'accumulation nette d'azote dans les feuilles les plus jeunes et les plus actives est le résultat d'une translocation rapide de l'azote incorporé par les tissus âgés vers les tissus plus jeunes (Borum *et al.*, 1989), soit les feuilles les plus jeunes possèdent des capacités d'incorporation plus élevées que les feuilles âgées (Kraemer *et al.*, 1997). Chez *Zostera marina*, il semble bien que toutes les feuilles aient des capacités d'incorporation

équivalentes (Borum *et al.*, 1989). Par contre, chez *Cymodocea nodosa* et *Zostera noltii*, l'azote est directement assimilé par les tissus appropriés, et après, est éventuellement remobilisé vers les racines et les rhizomes (Kraemer & Mazzella, 1999). Si l'on se réfère à nos expériences d'incorporation, l'hypothèse de Borum *et al.* (1989) est la plus vraisemblable dans les cas des posidonies. Les feuilles adultes, chez qui les activités métaboliques et photosynthétiques diminuent, continuent de fonctionner comme des organes incorporant l'azote.

Dans l'expérience de Borum *et al.* (1989), cette distribution persiste jusqu'à la fin de l'expérience, *i. e.* quatre semaines après l'ajout du traceur. Dans notre expérience, la distribution du ^{15}N tend à devenir homogène entre 2 et 5 mois après l'ajout du traceur (T_3 & T_4). Au mois d'août (T_2), la situation est intermédiaire. Nous supposons qu'il y a une relation entre cette évolution et l'augmentation de la proportion de tissus nouveaux. D'un autre côté la redistribution d'azote ^{15}N à partir des rhizomes pourrait également influencer cette distribution.

3.4 Estimation du temps de renouvellement de l'azote dans les pousses de posidonies

Les pousses échantillonnées en juin 1999 contenaient 20 % de l'azote-15 présent dans les feuilles en juin 98, ce qui correspond à un temps de renouvellement de 15 mois pour l'azote des pousses de posidonies. Ce temps pourrait être surestimé à cause de la contribution probable des rhizomes.

A partir des mesures au ^{14}C , le temps de renouvellement du carbone dans les posidonies de la Baie de la Revellata est estimé à 8.5 mois (Bouqueneau *et al.*, 1994). Cette valeur correspond approximativement au temps de renouvellement mesuré par Bay (1984) pour la biomasse totale (9.5 mois). La différence entre le temps de renouvellement du carbone et de l'azote serait de l'ordre de 40%, ce qui correspondrait à la contribution annuelle du recyclage dans le budget en azote de *P. oceanica*. Cette estimation est en accord avec les calculs d'Alcoverro *et al.* (2000) pour la posidonie également. Ces deux estimations sont cependant plus élevées que ce qui est généralement admis pour les phanérogames marines. En effet, chez d'autres espèces, la contribution du recyclage est estimée à 10-

20% de l'azote requis annuellement (e. g. Pedersen & Borum, 1992; Stapel & Hemminga, 1997; Hemminga *et al.*, 1999). Dans une expérience similaire, Hemminga *et al.* (1999) rapportent que, chez *Thalassia hemperichii*, seulement 5% du traceur était encore présent dans les parties vivantes de la plante, 240 jours après l'ajout du traceur.

L'importance du recyclage interne de l'azote apparaît plus variable que ce qui a été rapporté précédemment (Hemminga *et al.*, 1999). Ces auteurs constatent que, en général, les phanérogames marines ont des capacités de rétention des nutriments limitées comparé aux plantes terrestres et dulçaquicoles. Ils suggèrent qu'une combinaison de facteurs détermine cette capacité inférieure: chez les phanérogames marines, les feuilles constituent le principal stock d'azote (et représentent plus de 90% des besoins), les capacités de résorption sont physiologiquement limitées, la longévité des feuilles est limitée et une partie du matériel est exporté hors du système.

Cependant, parmi les phanérogames marines, *P. oceanica* est une espèce de grande taille avec des feuilles possédant une longévité (Marbà *et al.*, 1996) et une efficience de résorption élevée (Alcoverro *et al.*, 2000). De plus, la proportion de biomasse exportée est souvent inférieure à celle d'autres herbiers à phanérogames (absence de marée). Ces trois facteurs sont favorables au fait que, parmi les phanérogames marines, *P. oceanica* soit une espèce où le recyclage interne des nutriments contribue le plus au budget en azote de la plante.

Synthèse 5 : Budget en azote de *P. oceanica*

Les mesures d'incorporation de nitrate et d'ammonium par les racines et les feuilles de posidonies ainsi qu'une expérience de marquage à long terme ont permis d'établir un budget en azote annuel réaliste pour *P. oceanica*. Ce budget est particulièrement complexe et implique les différents organes de la posidonie ainsi que les différentes sources d'azote présentes dans l'écosystème.

Dans ce budget, l'incorporation d'azote à partir de colonne d'eau par les feuilles représente entre 25 et 45% des besoins annuels. Cette incorporation se réalise avec des vitesses spécifiques relativement faibles par rapport aux autres producteurs primaires. Ces vitesses sont cependant mesurables durant la majeure partie de l'année. De plus, l'ensemble du feuillage de *P. oceanica* incorpore l'azote inorganique alors que les besoins sont essentiellement le fait des feuilles en croissance. L'azote incorporé en excès par les feuilles adultes est probablement redistribué directement vers les tissus en croissance ou métaboliquement actifs. Les flux annuels moyens d'incorporation de nitrate sont équivalents à ceux de l'incorporation d'ammonium par les feuilles. L'ammonium est présent constamment dans le milieu et est incorporé en continu par la plante. Les nitrates constituent ponctuellement une source importante d'azote (en particulier durant la période du mélange hivernal).

La contribution des racines au budget en azote de *P. oceanica* représente entre 15 et 35 % des besoins annuels en azote de *P. oceanica*. Cette contribution est importante mais inférieure aux contributions potentielles calculées d'après les vitesses spécifiques d'incorporation mesurés expérimentalement. Cette différence est attribuée à l'effet limitant des vitesses de diffusion des nutriments dans le sédiment. Cet effet est partiellement compensé par le développement dans la Baie de la Revellata de biomasses racinaires supérieures à la moyenne des autres herbiers méditerranéens.

Enfin, les processus de recyclage interne de l'azote sont plus efficaces chez *P. oceanica* que chez d'autres espèces de phanérogames marines. La contribution de ces processus représente de l'ordre de 40% des besoins annuels en azote de la plante. Le recyclage interne permet de résorber l'azote contenu dans les feuilles sénescentes ou métaboliquement moins actives. Il permet également de remobiliser l'azote incorporé en excès par rapport aux besoins durant les périodes où la croissance et les besoins en azote de la plante sont réduits. L'importance relative de ce processus varie selon la saison. La production de feuilles à la fin de l'été et à l'automne est réduite mais, en terme d'azote, elle dépend essentiellement du recyclage interne. Par contre, la production printanière et du début de l'été est principalement assurée, en terme d'azote, par l'incorporation de sources exogènes (subissant éventuellement un stockage de quelques semaines avant d'être utilisé). Le rôle des rhizomes n'a pas été pris en compte dans cette expérience et devrait être intégré pour obtenir une image plus précise du rôle du recyclage dans le budget en azote des posidonies.

La complexité de ce budget permet à *P. oceanica* de présenter dans la Baie de la Revellata des biomasses comparables (voire supérieures) aux autres herbiers méditerranéens, malgré des concentrations très faibles en azote inorganique dans la colonne d'eau et dans de l'eau interstitielle du sédiment.

Les expériences de marquage *in situ* à court, moyen et long termes offrent une très bonne opportunité d'étudier les différents aspects du cycle de l'azote dans cet écosystème.

CONCLUSIONS GENERALES

Dans la Baie de la Revellata, comme dans de nombreux sites côtiers méditerranéens, les biocénoses benthiques sont très développées et productives, malgré le caractère oligotrophe du compartiment pélagique. Dans ce travail, nous avons abordé la résolution de ce paradoxe apparent sous l'angle de la compétition pour l'azote inorganique, élément dont la disponibilité influence la dynamique des compartiments benthique et pélagique.

Notre démarche scientifique s'est déroulée en trois étapes : mesure des paramètres environnementaux pouvant influencer la dynamique de l'azote dans l'écosystème (lumière, température, concentrations en azote inorganique), mesure des concentrations relatives en azote et des biomasses des organismes étudiés (phytoplancton, macroalgues, posidonies et communauté épiphyte), mesure des vitesses spécifiques et des flux d'incorporation de nitrate et d'ammonium par ces organismes.

Les concentrations en nitrate et en ammonium ont été mesurées entre mars 1997 et juin 1999 dans la colonne d'eau et dans l'eau interstitielle du sédiment d'un herbier à *P. oceanica*. Les concentrations dans la colonne d'eau sont très faibles mais comparables aux concentrations mesurées dans d'autres écosystèmes méditerranéens. Ces concentrations présentent un maximum saisonnier au printemps 1999 associé aux apports d'eau profonde enrichie en nitrate. Les concentrations en azote inorganique dans l'eau interstitielle sont supérieures aux concentrations mesurées dans la colonne d'eau, mais sont toutefois très inférieures aux concentrations mesurées dans des herbiers de sites côtiers continentaux.

Les biomasses en terme d'azote de la MOP mesurées au cours de nos expériences d'incorporation sont comparables aux biomasses mesurées dans d'autres sites méditerranéens. Le suivi effectué en 1998 ne permet pas de mettre en évidence un bloom phytoplanctonique. Par contre, au printemps 1999, des biomasses très élevées sont mesurées. Les biomasses des différents producteurs benthiques présentent des cycles saisonniers très marqués. Leurs biomasses sont comparables à celles d'autres sites

méditerranéens, à l'exception des biomasses racinaires de posidonies. Le développement de la biomasse racinaire des posidonies de la Baie de la Revellata pourrait permettre à la plante d'exploiter efficacement le sédiment comme source de nutriments.

Nous avons également mesuré les concentrations relatives en azote et en carbone des différents producteurs. Les rapports pondéraux C/N du phytoplancton sont inférieurs à ceux des différents producteurs benthiques. Par unité de biomasse de carbone, les besoins en azote du phytoplancton sont donc plus élevés que ceux des autres producteurs benthiques. D'autre part, les posidonies de la Baie de la Revellata présentent des concentrations relatives en azote comparables à celles d'autres herbiers, à l'exception des posidonies provenant d'herbiers avec des concentrations en azote inorganique très élevées (herbiers de la Costa Brava). Ceci suggère que les posidonies (et probablement l'ensemble des producteurs benthiques) parviennent à assurer leur besoins en azote malgré une disponibilité en azote inorganique faible.

L'utilisation de l'isotope-15 de l'azote comme traceur nous a permis de mesurer l'incorporation *in situ* de nitrate et d'ammonium par la MOP, les feuilles et les racines de posidonies, la communauté épiphyte des feuilles de posidonies et de la macroalgue *Halopteris scoparia*. Les vitesses spécifiques d'incorporation (V) minimales qui ont pu être détectées par cette méthode sont de l'ordre de $10 \mu\text{gN.gN}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Les différents biais affectant les mesures d'incorporation conduisent probablement à une sous-estimation des V mesurés, sous-estimation cependant limitée par le temps d'incubation court que nous avons employé.

Les V_{NO_3} et V_{NH_4} de la MOP sont de 10 à 1000 fois plus élevés que ceux des producteurs benthiques. Les V des macroalgues présentent des valeurs intermédiaires entre, d'une part, la MOP et, d'autre part, les feuilles de posidonies et leurs épiphytes.

Les V_{NH_4} et V_{NO_3} des différents producteurs montrent une relation en fonction de la concentration en substrat incorporé de type Michaelis-Menten. Le nombre de points expérimentaux est cependant insuffisant pour pouvoir déterminer les paramètres cinétiques V_{max} et K_m . Seules les pentes initiales V_{max}/K_m ont pu être déterminées. Ces pentes sont utilisées pour estimer grossièrement la capacité des différents producteurs à incorporer un substrat. Les pentes V_{max}/K_m sont, en général, supérieure pour

l'incorporation d'ammonium par rapport à l'incorporation de nitrate. Les pentes calculées pour la MOP sont nettement plus élevées que celles de l'ensemble des autres producteurs benthiques.

Les différences de flux d'incorporation (ρ , exprimé en $\text{gN.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) sont considérablement amorties par rapport aux différences observées entre les vitesses spécifiques d'incorporation des différents producteurs. Ceci est une conséquence des biomasses élevées présentées par les posidonies et les macroalgues par rapport aux biomasses phytoplanctoniques. La communauté épiphyte qui présente des biomasses faibles par rapport aux autres producteurs benthiques joue un rôle mineur dans les flux d'incorporation de l'azote inorganique.

La contribution des producteurs benthiques à l'incorporation d'azote inorganique est toujours significative. Elle représente en moyenne 40 % de l'incorporation totale à 10 m de profondeur. Cette contribution a une conséquence essentielle au niveau de l'écosystème : elle transfère une partie de l'azote dissous de la colonne d'eau vers le compartiment benthique. L'azote incorporé par les producteurs benthiques est séquestré dans ce compartiment pour un temps variant de quelques semaines à quelques années. Les producteurs benthiques participent donc à l'appauvrissement momentané des stocks d'azote inorganique de la colonne d'eau, influençant de façon directe la dynamique du compartiment pélagique.

Bien qu'inférieures aux ρ de la MOP, les incorporations mesurées pour les macroalgues suffisent à assurer leurs besoins annuels en azote. Cette incorporation se déroule toute l'année (et vraisemblablement de jour comme de nuit) indépendamment des périodes de croissance. En dehors de ces périodes, les nutriments sont stockés et remobilisés selon les besoins. Ces phénomènes sont mis en évidence par l'évolution saisonnière des concentrations relatives et des contenus en azote chez *H. scoparia*.

Les incorporations mesurées pour les feuilles de posidonies sont significatives à l'échelle de l'écosystème en raison des biomasses foliaires très importantes présentées par l'herbier. Cependant, cette incorporation est insuffisante pour assurer les besoins annuels en azote de la plante. L'incorporation de l'azote par les racines ainsi que le recyclage interne de l'azote par la posidonie lui permet d'assurer ses besoins et de présenter des

biomasses comparables à celles d'autres herbiers de la Méditerranée occidentale. Les feuilles apparaissent néanmoins comme des organes efficaces dans l'incorporation d'azote. D'autre part, comme pour les *Halopteris*, des processus de stockage durant les périodes peu propices à la croissance existent et sont démontrés par l'évolution des contenus et des concentrations en azote des feuilles.

La communauté épiphyte des feuilles de posidonies, bien que très productive en terme de carbone, ne contribue que faiblement à l'incorporation d'azote au niveau de l'écosystème. Cependant, l'incorporation d'azote inorganique ne représente probablement pas l'unique source d'azote pour la communauté : la fixation d'azote atmosphérique et l'incorporation de l'azote organique sont vraisemblablement deux autres sources d'azote importantes.

Le temps nécessaire à l'épuisement des stocks d'azote inorganique de la colonne d'eau a été calculé compte tenu des flux d'incorporation mesurés. En l'absence de tout processus de production ou d'apports extérieurs, les différents stocks d'azote devraient être épuisés dans un temps compris entre 0.4 et 1.9 jours. Pour l'ammonium, cet épuisement théorique n'est pas constaté en raison des différents processus de reminéralisation qui régénèrent la matière organique en azote inorganique. Par contre, au printemps 1999, dès que les apports externes en nitrate cessent, les stocks de nitrate décroissent rapidement.

Au niveau de l'écosystème, l'ammonium est la source d'azote inorganique principale durant la majeure partie de l'année. Les nitrates apportés et consommés durant la période hivernale et le début du printemps jouent cependant un rôle essentiel dans la dynamique printanière du compartiment pélagique. De plus, ils déterminent partiellement la disponibilité en azote inorganique reminéralisé après la période de bloom.

En conclusion, les différents producteurs de la Baie de la Revellata sont des organismes adaptés à une disponibilité faible en nutriments. Les flux d'incorporation mesurés et l'acquisition de stratégies saisonnières de type stockage / remobilisation permet aux producteurs benthiques d'assurer leurs besoins en azote. L'impact des communautés benthiques sur la dynamique du compartiment pélagique est manifeste et contribue probablement à maintenir ce système dans une situation d'oligotrophie. La pauvreté en nutriments est une caractéristique fondamentale dans la dynamique de l'écosystème de la Baie de la Revellata.

PERSPECTIVES

Dans ce travail, nous tentons de donner une vision globale des processus d'incorporation de l'azote inorganique par les producteurs benthiques et pélagiques. Cette démarche laisse de nombreux espaces pour des recherches futures. L'utilisation des isotopes stables de l'azote, mais aussi du carbone et de l'oxygène, va s'intensifier dans tous les aspects de l'écologie marine et terrestre dans les années à venir. Cette utilisation dans une approche expérimentale *in situ* est une voie d'étude à privilégier et à développer. Il est essentiel, dans le contexte actuel de dégradation des écosystèmes marins côtiers, d'étudier *in situ* les différents cycles élémentaires et leurs perturbations éventuelles.

Ci-après, nous évoquons quelques pistes pour des recherches futures où l'utilisation des isotopes stables pourrait s'appliquer :

- Mesure de l'incorporation de l'azote inorganique dans les différentes fractions de la MOP,
- Mesure de l'incorporation de l'azote organique et inorganique par les compartiments bactériens,
- Mesure de l'incorporation des différentes espèces d'algues (comparaison des différentes catégories fonctionnelles, influence des apports anthropiques,...),
- Mesure de la fixation de N_2 (communautés épiphytes des feuilles de posidonies, rhizosphère de l'herbier, ...),
- Mesure des processus de reminéralisation et de production dissoute dans tous les compartiments de l'écosystème, y compris au niveau des communautés animales et du sédiment.

Dans la Baie de la Revellata, nous estimons que la priorité doit être donnée à l'étude des processus de régénération et reminéralisation dans les différents compartiments de l'écosystème (en particulier dans la matrice de l'herbier de posidonies et au niveau de la colonne d'eau). Le compartiment des macroalgues épilithes qui présente des espèces appartenant aux différentes catégories fonctionnelles devrait également faire l'objet d'une étude détaillée afin d'établir les différentes stratégies utilisées. Enfin, la dynamique de

l'azote au niveau de la communauté épiphyte des feuilles de posidonies semble différer profondément de la dynamique du carbone. Dans la mesure où cette communauté est impliquée dans la plupart des processus écologiques se déroulant dans l'herbier (en particulier son implication dans le réseau trophique), elle mériterait également une étude détaillée.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

1. ABEL KM, DREW EA (1989). Carbon metabolism. In: Seagrass Biology, Chapter 22, Larkum AWD, McComb AJ and Shepherd SA (Eds), Elsevier, Amsterdam, pp 760-796
2. AGAWIN NSR, DUARTE CM, FORTES MD (1996). Nutrient limitation of Philippines seagrass (Cape Balineo, NW Philippines) *in situ* experimental evidence. Mar Ecol Progr Ser 138 : 233-243
3. AIOI K, KOMATSU T, MORITA K (1998). The world's longest seagrass, *Zostera caulescens* from northern Japan. Aquat Bot 61 : 87-93
4. ALCOVERRO T, DUARTE CM, ROMERO J (1995). Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica* : contribution of large-scale versus local factors to seasonality. Mar Ecol Progr Ser 120 : 203-210
5. ALCOVERRO T, DUARTE CM, ROMERO J (1997a). The influence of herbivores on *Posidonia oceanica* epiphytes. Aquat Bot 56 : 93-104
6. ALCOVERRO T, ROMERO J, DUARTE CM, LOPEZ NI (1997b). Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *Posidonia oceanica* growth in the NW Mediterranean. Mar Ecol Progr Ser 146 : 155-161
7. ALCOVERRO T, MANZANERA M, ROMERO J (2000). Nutrient mass balance of the seagrass *Posidonia oceanica* : the importance of nutrient retranslocation. Mar Ecol Progr Ser 194 : 13-21
8. ASARE SO, MM HARLIN (1983). Seasonal fluctuations in tissue nitrogen for five species of perenial macroalgae in Rhode Island sound. J Phycol 19 : 254-257
9. ATKINSON MJ, SMITH SV (1983). C:N:P ratios of benthic marine plants. Limnol Oceanogr 28: 568-574
10. AUGIER H, SANTIMONE M (1983). Studies on ash, carbon, hydrogen, nitrogen, proteins and amino-acids composition. Acta Oecologica / Oecol Plant 3: 203-218
11. AZAM F, FENCHEL T, FIELD JG, GRAY JS, MEYER-REIL LA, THINGSTAD F (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar Ecol Progr Ser 10 : 236-240
12. BALLESTEROS E (1989). Production of seaweeds in Northwestern Mediterranean marine communities : its relation with environmental factors. Scienta Marina 53 : 357-364

13. BAY D (1978). Etude *in situ* de la production primaire d'un herbier de posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) Delile) de la Baie de Calvi, Corse. Thèse de Doctorat, Université de Liège, 417 pages
14. BAY D (1984). A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Calvi bay, Corsica. *Aquat Bot* 20: 43-64
15. BERMAN T, TOWNSEND DW, EL-SAYED SZ, TREES CC, AZOV Y (1984). Optical transparency, chlorophyll and primary productivity in the Eastern Mediterranean near the Israeli coast. *Oceanologica Acta* 7: 367-372
16. BETHOUX JP (1986). Biological fixation of atmospheric nitrogen in the Mediterranean Sea. *Limnol Oceanogr* 31: 1353-1358
17. BETHOUX JP, GENTILI B (1999). Functioning of the Mediterranean Sea: past and present changes related to freshwater input and climate changes. *J Mar Sys* 20: 33-47
18. BIANCHI CN, BEDULLI D, MORRI C, OCCHIPINTI-AMBROGI A (1989). L'herbier de Posidonies: écosystème ou carrefour éco-éthologique? In: International workshop on *Posidonia oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A, Olivier J Eds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 257-272
19. BIANCHI M, FOSSET C, CONAN P (1999). Nitrification rates in the NW Mediterranean sea. *Aquat Microb Ecol* 17: 267-278
20. BIRD KT, HABIG C, DEBUSK T (1982). Nitrogen allocation and storage patterns in *Gracilaria tikvahiae* (Rhodopycae). *J Phycol* 18: 344-348
21. BLACKBURN TH, HENRIKSEN K (1983). Nitrogen cycling in different types of sediments from Danish waters. *Limnol Oceanogr* 28: 477-493
22. BLACKBURN TH, NEDWELL DB, WIEBE WJ (1994). Active mineral cycling in a Jamaican seagrass sediment. *Mar Ecol Progr Ser* 110: 233-239
23. BORUM J, MURRAY L, KEMP WM (1989). Aspect of nitrogen acquisition and conservation in eelgrass plants. *Aquat Bot* 35, 289-300
24. BOUQUEGNEAU JM, DAUBY P, SOULLARD M, GOBERT S, NELLISSEN JP, HAVELANGE S (1994). Elements stocks and fluxes in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean. Step research program, Final report, Ed Jangoux M, pp 47-56
25. BRIX H, LYNGBY JE (1985). Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (*Zostera marina*). *Mar Biol* 90: 111-116
26. BROHÉE M, GOFFART A, FRANKIGNOULLE M, HENRI V, MOUCHET A, HECQ JH (1989). Variations printanières des communautés planctoniques en Baie de Calvi (Corse) en relation avec les contraintes physiques locales. *Cah Biol Mar* 30: 321-328

27. BRONK DA, GLIBERT PM, WARD BB (1994). Nitrogen uptake, dissolved organic nitrogen release, and new production. *Science* 265 : 1843-1846
28. BRONK DA, WARD BB (2000). Magnitude of dissolved organic nitrogen release relative to gross nitrogen uptake in marine systems. *Limnol Oceanogr* 45: 1879-1883
29. BUIA MC, ZUPO V, MAZZELLA L (1992). Primary production and growth dynamics in *Posidonia oceanica*. *PSZNI Mar Ecol* 13 : 2-16
30. BURHENNE M (1981). Faciès sédimentaire du précontinent calvais. Note introductive. *Bull Soc Roy Sci Liège* 50 : 387-404
31. BUSSERS JC, POULICEK M, DIEPVINTS J (1983). Description d'une suceuse à air comprimé économique et utilisable par un seul plongeur. *Cah Biol Mar* 24: 215-217
32. CALIFICE S (1999). Dynamique des communautés planctoniques et approche de la nutrition zooplanctonique en Baie de Calvi (Corse). *Mém Lic Biol Anim, Université de Liège*, 50 pages
33. CAMPEY ML, WAYCOTT M, KENDRICK GA (2000). Re-evaluating species boundaries among members of the *Posidonia ostenfeldii* species complex (*Posidoniaceae*)-morphological and genetic variation. *Aquat Bot* 66: 41-56
34. CANCEMI G, DE FALCO G, PERGENT G (2000). Impact of fish farming facility on a *Posidonia oceanica* meadow. *Biol Mar Medit* 7: 341-344
35. CARPENTER RC (1990). Competition among marine macroalgae: a physiological perspective. *J Phycol* 26: 6-12
36. CARPENTER EJ, CAPONE DG (1983). Nitrogen in the marine environment. Academic press, New York
37. CASOLA E, SCARDI M, MAZZELLA L, FRESI E (1987). Structure of the epiphytic community of the *Posidonia oceanica* leaves in a shallow meadow. *PSZNI Mar Ecol* 8: 285-296
38. CASPER BB, JACKSON RB (1997). Plant competition underground. *Ann Rev Ecol Syst*: 28: 545-570
39. CEBRIAN J, DUARTE CM, MARBÀ N, ENRIQUEZ S, GALLEGOS M, OLESEN B (1996). Herbivory on *Posidonia oceanica*: magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. *Mar Ecol Progr Ser* 130: 147-155
40. CHAPIN FS, KEDROWSKI RA (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn re-translocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* 64, 376-391
41. CHAPMAN ARO, CRAIGIE JS (1977). Seasonal growth in *Laminaria longicornis*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar Biol* 40: 197-205

42. CHARPY-ROBAUD C, SOURNIA A (1990). The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytoplanktonic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Mar Microb Food Webs* 4: 31-57
43. CLARISSE S (1984). Apport de différentes techniques cartographiques à la connaissance de l'autoécologie de *Cystoseira balearica* Sauvageau, macroalgues marine dominante dans la région de Calvi (Corse). *Lejeunia* 113: 1-24
44. CLARKE SM, KIRKMAN H (1989). Seagrass dynamics. In: *Biology of seagrasses*, Chapter 11 (Eds Larkum AWD, McComb AJ, Sheperd SA), Elsevier, pp 304-345
45. COLLOS Y (1987). Calculation of ^{15}N uptake rates by phytoplankton assimilating one or several nitrogen sources. *Appl Radiat Isot* 38 : 275-282
46. COLLOS Y, SLAWYK G (1984). ^{13}C and ^{15}N uptake by marine phytoplankton III. Interactions in euphotic zone profiles of stratified oceanic areas. *Mar Ecol Progr Ser* 19 : 223-231
47. CONWAY HL (1977). Interactions of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton. *Mar Biol* 39: 221-232
48. COSTE B, LECORRE P, MINAS HJ, MORIN P (1988). Les éléments nutritifs dans le bassin occidental de la Méditerranée; Bilan des échanges avec l'Océan Atlantique à Gibraltar. *Oceanologica Acta*, hors série, 87-94
49. CRAIG H (1953). The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochim Cosmochim Acta* 3: 53-92
50. DALLA VIA J, STURMBAUER C, SCHÖNWEGER G, SÖTZ E, MATHEKOWITSCH S, STIFTER M, RIEGER R (1998). Light gradients and meadow structure in *Posidonia oceanica* : ecomorphological and functional correlates. *Mar Ecol Progr Ser* 163 : 267-278
51. DANOVARO R, FABIANO M, BOYER M (1994). Seasonal changes of benthic bacteria in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the Ligurian Sea in relation to origin, composition and fate of the sediment organic matter. *Mar Biol* 119 : 489-500
52. DARCHAMBEAU F (1995). Importance des invertébrés vagiles dans l'herbier de posidonies de la Baie de Calvi (Corse). *Mem Lic Sci Zool, Université de Liège*, 46pp
53. DAUBY P (1980). Cycle annuel du zooplancton de surface de la Baie de Calvi (Corse). Biomasse totale et plancton copépodien. *Oceanologica acta* 3: 403-407
54. DAUBY P (1985). Dynamique et productivité de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi (Corse). Thèse de doctorat, Université de Liège, 288 pages
55. DAUBY P (1989). The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the gulf of Calvi, Corsica. *Cont Shelf Res* 9: 181-195

56. DAUBY P, BALE AJ, BLOOMER N, CANON C, LING RD, NORRO A, ROBERTSON JE, SIMON A, THEATE J-M, WATSON A, FRANKIGNOULLE M (1995). Particle fluxes over a Mediterranean seagrass bed: a one year case study. *Mar Ecol Progr Ser* 126 : 233-246
57. DAUBY P, HECQ JH (1981). Le zooplancton de surface de la Baie de Calvi. Synthèse de l'étude d'un cycle annuel (1978-1979). *Rapp Com Inter Mer Médit* 27: 123-124
58. DAUBY P, POULICEK M (1995). Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquat Bot* 52: 217-228
59. DEFAWE O (1999). Rôle de l'azote et du phosphore dans la limitation de l'herbier à *Posidonia oceanica* de la Baie de la Revellata (Calvi, Corse). *Mém Lic Biol anim*, 51 pages
60. DELGADO O, BALLESTEROS E, VIDAL M (1994). Seasonal variation in tissue nitrogen and phosphorus of *Cystoseira mediterranea* Sauvageau (Fucales, *Phaeophyceae*) in the Northwestern Mediterranean sea. *Bot Mar* 37: 1-9
61. DELGADO O, RODRIGUEZ-PRIETO C, GACIA E, BALLESTEROS E (1996). Lack of severe nutrient limitation in *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, an introduced seaweed spreading over the oligotrophic Northwestern Mediterranean. *Bot Mar* 39: 61-67
62. DELILLE D, CANON C, WINDESHAUSEN F (1996). Comparison of planktonic and benthic bacterial communities associated with a Mediterranean *Posidonia* seagrass system. *Bot Mar* 39 : 239-249
63. DEN HARTOG C (1970). The sea-grasses of the world. North Holland, Amsterdam
64. DENNISON WC, ALLER RC, ALBERTE RS (1987). Sediment ammonium availability and eelgrass (*Zostera marina*) growth. *Mar Biol* 94 : 469-477
65. DIAZ F, RAIMBAULT P (2000). Nitrogen regeneration and dissolved organic nitrogen release during spring in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions): implications for the estimation of new production. *Mar Ecol Progr Ser* 197: 51-65
66. DUARTE CM (1989). Temporal biomass variability and production/biomass relationships of seagrass communities. *Mar Ecol Progr Ser* 51 : 269-276
67. DUARTE CM (1990). Seagrass nutrient content. *Mar Ecol Progr Ser* 67 : 201-207
68. DUARTE CM (1991). Seagrass depth limits. *Aquat Bot* 40: 363-377
69. DUARTE CM (1992). Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. *Limnol Oceanogr* 37: 882-889
70. DUARTE CM (1995). Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87-112
71. DUARTE CM, CEBRIAN J (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnol Oceanogr* 41 : 1758-1766

72. DUARTE CM, CHISCANO CL (1999). Seagrass biomass and production : a reassessment. *Aquat Bot* 65 : 159-174
73. DUARTE CM, MERINOS M, AGAWIN NSR, URI J, FORTES MD, GALLEGOS ME, MARBÀ N, HEMMINGA MA (1998). Root production and belowground seagrass biomass. *Mar Ecol Progr Ser* 171 : 97-108
74. DUGDALE RC, GOERING JJ (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol Oceanogr* 12 :196-206
75. DUGDALE RC, WILKERSON FP (1986). The use of ^{15}N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans; experimental considerations. *Limnol Oceanogr* 31 : 673-689
76. DUKE CS, LITAKER W, RAMUS J (1989). Effects of temperature, nitrogen supply, and tissues nitrogen on ammonium uptake rates of the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* and *Codium decorticatum*. *J Phycol* 25: 113-120
77. EL KALAY K, SKLIRIS N, FRANGOULIS C, GOFFART A, GOBERT S, LEPOINT G, J-H HECQ (soumis). A model describing the *Posidonia oceanica* growth. *Bull Mar Sci* (soumis en novembre 2000)
78. ELSKENS M, BAEYENS W, GOEYENS L (1997). Contribution of nitrate to the uptake of nitrogen by phytoplankton in an ocean margin environment. *Hydrobiologia* 353: 139-152
79. ENRIQUEZ S, DUARTE CM, SAND-JENSEN K (1993). Nutrient regulation of plant decomposition rates : patterns across the plant kingdom. *Oecologia* 94 : 457-471
80. EPPLEY RW, PETERSON BJ (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282: 677-680
81. FLINT WR (1985). Coastal ecosystem dynamics: relevance of benthic processes. *Mar Chem* 16: 351-367
82. FONG P, BOYER KE, DESMOND JS, ZEDLER JB (1996). Salinity stress, nitrogen competition, and facilitation: what controls seasonal succession of two opportunistic green macroalgae? *J Exp Mar Biol Ecol* 206: 203-221
83. FONG P, DONOHUE RM, ZEDLER JB (1993). Competition with macroalgae and benthic cyanobacterial mats limits phytoplankton abundance in experimental microcosm. *Mar Ecol Progr Ser* 100: 97-102
84. FOURQUREAN JW, POWELL GVN, KENWORTHY WJ, ZIEMAN JC (1995). The effect of long term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrass *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida bay. *Oikos* 72: 349-358

85. FOURQUREAN JW, ZIEMAN JC, POWELL GVN (1992a). Phosphorus limitation of primary production in Florida Bay: evidence from C:N:P ratios of the dominant seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnol Oceanogr* 37: 162-171
86. FOURQUREAN JW, ZIEMAN JC, POWELL GVN (1992b). Relationships between porewater nutrients and seagrasses in a subtropical carbonate environment. *Mar Biol* 114: 57-65
87. FRANCOURT P (1985). Root and rhizomes biomass of *Posidonia oceanica* bed. *Rapp Comm Int Mer Médit* 29: 183-185
88. FRANCOURT P, BOUDOURESQUE CF, HARMELIN JG, HARMEILIN-VIVIEN ML, QUIGNARD JP (1994). Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar Pollut Bull* 28: 523-526
89. FRANCOURT P, SEMROUD R (1992). Calculation of the root area index in *Posidonia oceanica* in the Western Mediterranean. *Aquat Bot* 42: 281-286
90. FRANKIGNOULLE M, BOUQUEGNEAU JM (1987). Seasonal variation of the diel budget of a marine macrophyte ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 38: 197-199
91. FUJITA RM, WHEELER PA, EDWARDS RL (1989). Assessment of macroalgae nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar Ecol Prog Ser* 53: 292-303
92. GACIA E, GRANATA TC, DUARTE CM (1999). An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquat Bot* 65: 255-268
93. GACIA E, RODRIGUEZ-PRIETO C, DELGADO O, BALLESTEROS E (1996). Seasonal light and temperature responses of *Caulerpa taxifolia* from the Northwester Mediterranean. *Aquat Bot* 53: 215-225
94. GACIC M, ASTRALDI M, LA VIOLETTE PE (1999). Preface. In: The Mediterranean Sea – Circulation, Strait Exchange and Dense water formation processes – Special volume (Gacic M, Astraldi M, La Violette PE Eds), *J Mar Sys* 20: 7-9
95. GAMBI MC (2000). Polychaete borers of the *Posidonia oceanica* (L.) Delile scales: distribution patterns and ecological role. *Biol Mar Medit* 7: 215-219
96. GAMBI MC, CONTI G, BREMEC CS (1998). Polychaete distribution, diversity and seasonality related to seagrass cover soft bottom of the Tyrrhenian (Italy). *Scienta Marina* 62: 1-17
97. GAMBI MC, LORENTI M, RUSSO GF, SCIPIONE MB, ZUPO V (1992). Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of the *Posidonia oceanica* leaf stratum: structural and trophic analyses. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.* 13: 17-39

98. GIRAUD G (1979). Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. Bull Mus Hist Nat Marseille 39: 33-39
99. GLIBERT PM (1998). Interactions of top-down and bottom-up control in planktonic nitrogen cycling. Hydrobiologia 363: 1-12
100. GLIBERT PM, LIPSCHULTZ F, MCCARTHY JJ, ALTABET MA (1982). Isotope dilution models of uptake and remineralization of ammonium by marine plankton. Limnol Oceanogr 27 : 639-650
101. GOBERT S (1993). Hétérogénéité de la structure de l'herbier de posidonies de la Baie de Calvi : variations à court et à long terme. Mem Maîtrise Océanologie, Univ Liège, 51 pp
102. GOBERT S, BELKHIRA S, DAUBY P, HAVELANGE S, SOULLARD M, BOUQUEGNEAU J-M (1995). Variations temporelles de la phénologie et de la composition biochimique de la phanérogame marine *Posidonia oceanica* en Baie de Calvi. Bull Soc Roy Sci Liège 64: 4-5
103. GOBERT S, BOUQUEGNEAU JM (soumis). Temporal evolution of the *Posidonia oceanica* bed in the Revellata Bay. Soumis à Mar Biol
104. GOBERT S, DEFAWE O, JANSSENS M, LEJEUNE P, LEPOINT G, BOUQUEGNEAU J-M (soumis). Recent wide occurrence of *Posidonia oceanica* flowering events in the Bay of Calvi: C, N, P shoots content and requirement. Soumis à Aquat Bot (octobre 2000)
105. GOBERT S, GOFFART A (1997). Rapports actions concertées. Rapport n°7
106. GOBERT S, LEPOINT G, BOUQUEGNEAU JM (2000). Efficient method for the *in situ* measurements of nitrogen concentration gradient and potential contribution of the fluxes to the requirements in a *Posidonia oceanica* canopy. Biol Mar Medit 7: 51-54
107. GOEYENS L, TRÉGUER P, BAUMANN MEM, BAEYENS W, DEHAIRS F (1995). The leading role of ammonium in the nitrogen uptake regime of Southern Ocean marginal ice zones. J Mar Syst 6: 345-361
108. GOFFART A (1992). Influence des contraintes hydrodynamiques sur la structure des communautés phytoplanctoniques du bassin Liguro-Provençal (secteur Corse). Thèse de doctorat, Université de Liège, 163 pages
109. GOFFART A, HECQ JH, PRIEUR L (1995). Contrôle du phytoplancton du bassin ligure par le front liguro-provençal (secteur corse). Oceanologica Acta 18: 329-342
110. GOFFART A, HECQ JH, LEGENDRE L (soumis). Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean) over the two last decades: a response to the changing climate? Soumis décembre 2000
111. GOLDMAN JC, TAYLOR CD, GLIBERT PM (1981). Non-linear time-course uptake of carbon and ammonium by marine phytoplankton. Mar Ecol Progr Ser 6 : 137-148

112. GRIME JP (1979). Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester, 222 pages
113. HAIRSTON NG, SMITH FE, SLOBODKIN LB (1960). Community structure, population control, and competition. *Am Nat* 44: 421-425
114. HANISAK MD (1983). The nitrogen relationships of marine macroalgae. In: Nitrogen in the marine environment (Carpenter EJ, Dapone DG Eds), Academic press, New York, pp 699-730
115. HANISAK MD, HARLIN MM (1978). Uptake of inorganic nitrogen by *Codium fragile* subsp *tomentosoides* (Chlorophyta). *J Phycol* 14: 450-454
116. HANSEN JW, PEDERSEN AGU, BERNTSEN J, RØNBØG IS, HANSEN LS, BA LOMSTEIN (2000). Photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake by different compartments of a *Zostera marina* community. *Aquat Bot* 66: 281-295
117. HARLIN MM (1973). Transfert of products between epiphytic marine algae and host plants. *J Phycol* 9: 243-248
118. HARRISSON WG, HARRIS LR (1986). Isotope-dilution and its effects on measurements of nitrogen and phosphorus uptake by oceanic microplankton. *Mar Ecol Progr Ser* 27 : 253-261
119. HARRISON WG, HARRIS LR, IRWIN BD (1996). The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer: nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentration. *Limnol Oceanogr* 41: 16-32
120. HAUXWELL J, MCCLELLAND J, BEHR PJ, VALIELA I (1998). Relative importance of grazing and nutrient controls of macroalgal biomass in three temperate shallow estuaries. *Estuaries* 21: 347-360
121. HAVELANGE S (1991). Etudes des peuplements malacologiques de la biocénose à algues photophiles en Baie de Calvi (Corse, Méditerranée occidentale). Mémoire de DEA, 50 pages
122. HAVELANGE S, LEPOINT G, DAUBY P, BOUQUEGNEAU J-M (1997). Feeding of the sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem: diet and carbon flux. *P.S.Z.N.I. Mar Ecol* 18: 289-297
123. HEALY FP (1980). Slope of the Monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. *Microb Ecol* 5: 281-286
124. HECK KL, PENNOCK JR, VALENTINE JF, COEN LD, SKLENAR SA (2000). Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: an experimental assessment. *Limnol Oceanogr* 45: 1041-1057

125. HEIN M, PEDERSEN MF, SAND-JENSEN K (1995). Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. *Mar Ecol Progr Ser* 118: 247-253
126. HEMMINGA MA (1998). The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *J Sea Res* 39: 183-196
127. HEMMINGA MA, HARRISON PG, VAN LENT F (1991). The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Mar Ecol progr Ser* 71: 85-96
128. HEMMINGA MA, KOUTSAAL BP, VAN SOELEN J, MERKS AGA (1994). The nitrogen supply to intertidal eelgrass (*Zostera marina*). *Mar Biol* 118: 223-227
129. HEMMINGA MA, MARBÀ N, STAPEL J (1999). Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems. *Aquat Bot* 65: 141-158
130. HERBERT RA (1999). Nitrogen cycling in coastal marine ecosystems. *FESM Microbiology Reviews* 23: 563-590
131. HOFFMANN L, BILLARD C, JANSSENS M, LERUTH M, DEMOULIN V (2000). Mass development of marine benthic *Sarcinochrysidae* (*Chrysophyceae s.l.*) in Corsica. *Bot Mar* 43: 223-231
132. HOFFMANN L, CLARISSE S, DETIENNE X, GOFFART A, RENARD R, DEMOULIN V (1988). Evolution of the populations of *Cystoseira balearica* (*phaeophyceae*) and epiphytic *bangiophyceae* in the Bay of Calvi (Corsica) in the last eight years. *Colloque Recherches Oceanographiques en Mer Méditerranée*, 17-18 mars 1988, Liège
133. HOFFMANN L, RENARD R, DEMOULIN V (1992). Phenology, growth and biomass of *Cystoseira balearica* in Calvi (Corsica). *Mar Ecol Progr Ser* 80: 249-254
134. HOURLAY F (1996). L'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delille de la Baie de Calvi. Variations spatiales et temporelles. Etude expérimentale de l'influence du fer sur la croissance. *Mem Lic Biol Anim, Université de Liège*, 51 pages
135. IIZUMI H, HATTORI A (1982). Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. III: The kinetic of nitrogen uptake. *Aquat Bot* 12: 245-256
136. JACQUES G, TRÉGUER P (1986). *Ecosystèmes pélagiques marins*. Collection d'Ecologie, Masson ed., 243 pages
137. JANSSENS M (2000). Etude *in situ* de la production primaire des macroalgues d'une baie méditerranéenne et influences dans le cycle du carbone. Thèse de doctorat, Université de Liège, 270 pages

138. JANSSENS M, HOFFMANN L, DEMOULIN V (1993). Cartographie des macroalgues dans la région de Calvi (Corse) : comparaison après 12 ans (1978-79, 1990-1991). *Lejeunia* 141 : 62pp
139. JICKELLS TD (1998). Nutrient biogeochemistry of the coastal zone. *Science* 281: 217-222
140. JØRGENSEN NOG, BLACKBURN TH, HENRIKSEN K, BAY D (1981). The importance of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* as contributors of free amino acids in water and sediment of seagrass beds. *PSZNI Mar Ecol* 2 : 97-112
141. KENWORTHY WJ, ZIEMAN JC, THAYER GW (1982). Evidence for the influence of seagrasses on the benthic nitrogen cycle in a coastal plain estuary near Beaufort, North Carolina (USA). *Oecologia* 54 : 152-158
142. KERNEIS A (1960). Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de posidonies de la région de Banyuls. *Vie Milieu* 11: 145-188
143. KHAILOV KM, BURLAKAVA ZP (1969). Release of dissolved organic matter from seaweeds and distribution of their total organic production to inshore communities. *Limnol Oceanogr* 14: 521-527
144. KIRKMAN H, YOUNG PC (1981). Measurement of health and echinoderm grazing on *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Aquat Bot* 10: 329-338
145. KITTING CL, FRY B, MORGAN MD (1984). Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food web in seagrass meadows. *Oecologia* 62: 145-149
146. KLAP VA, HEMMINGA MA, BOON JJ (2000). Retention of lignin in seagrasses: angiosperm that return to the sea. *Mar Ecol Progr Ser*: 194: 1-11
147. KRAEMER GP, ALBERTE RS (1993). Age-related patterns of metabolism and biomass in subterranean tissues of *Zostera marina* (eelgrass). *Mar Ecol Progr Ser* 95: 193-203
148. KRAEMER GP, MAZZELLA L (1999). Nitrogen acquisition, storage and use by the co-occurring Mediterranean seagrasses *Cymodocea nodosa* and *Zostera noltii*. *Mar Ecol Prog Ser* 183: 95-102
149. KRAEMER GP, MAZZELLA L, ALBERTE RS (1997). Nitrogen assimilation and partitioning in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *PSZNI Mar Ecol* 18: 175-188
150. KROM MD, KRESS N, BRENMER S, GORDAN LI (1991). Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnol Oceanogr* 36: 424-432
151. KUO JC, DEN HARTOG C (2000). Seagrasses : a profile of an ecological group. *Biol Mar Medit* 7 : 3-17

152. LAPOINTE BE, LITTLER MM, LITTLER DS (1987). A comparison of nutrient-limited productivity in macroalgae from a caribbean barrier reef and from a mangrove ecosystem. *Aquat Bot* 28: 243-255
153. LARKUM AWD, ROBERTS G, KUO J, STROTHER S (1989). Gaseous movement in seagrasses. In: *Biology of Seagrasses*, Chapitre 20, Larkum AWD, McComb AJ & Shepherd SA (Eds), Elsevier, Amsterdam, pp 686-722
154. LARNED ST, ATKINSON MJ (1997). Effects of water velocity on NH_4 and PO_4 uptake and nutrient-limited growth in the macroalgal *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar Ecol Progr Ser* 157: 295-302
155. LARNED ST, STIMSON J (1996). Nitrogen-limited growth in the coral reef chlorophyte *Dictyosphaeria cavernosa*, and effect of exposure to sediment-derived nitrogen on growth. *Mar Ecol Progr Ser* 145: 95-108
156. LAROCK S (1998). Variations temporelles et spatiales de la teneur en phosphore de quelques macroalgues de la Baie de la Revellata (Calvi-Corse). *Mém Lic Sci Bot*, Université de Liège, 70 pages (+ annexes)
157. LAUMONT N (1997). Hétérogénéité spatio-temporelle de l'herbier à *Posidonia oceanica* de la Baie de la Revellata: rôle du compartiment sédimentaire. *Mem Lic Biol Anim*, Université de Liège, 50 pages
158. LEE KS, DUNTON KH (1999a). Influence of sediment nitrogen-availability on carbon and nitrogen dynamics in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar Biol* 134 : 217-226
159. LEE KS, DUNTON KH (1999b). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum* : development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol Oceanogr* 44 : 1204-1215
160. LEGENDRE L, GOSSELIN M (1997). Estimation of N or C uptake rates by phytoplankton using ^{15}N or ^{13}C : revisiting the usual computation formulae. *J Plankt Res* 19 : 263-271
161. LEPOINT G, HAVELANGE S, GOBERT S, BOUQUEGNEAU J-M (1999). Fauna vs. flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiologia* 394: 63-67
162. LEPOINT G, NYSSSEN F, GOBERT S, DAUBY P, BOUQUEGNEAU J-M (2000). Relative impact of a *Posidonia* seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumers diet. *Mar Biol* 136: 513-518
163. LEPOINT G, DEFAWE O, GOBERT S, DAUBY P, BOUQUEGNEAU JM (Soumis). Experimental evidence for N recycling in *Posidonia oceanica* leaves. Soumis à *J Exp Mar Biol Ecol* (octobre 2000)

164. LIEBOLD MA, CHASE JM, SHURIN JB, DOWNING AL (1997). Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annu Rev Ecol Syst* 28 : 467-494
165. LIPSCHULTZ F (1995). Nitrogen-specific uptake rates of marine phytoplankton isolated from natural populations of particles by flow cytometry. *Mar Ecol Progr Ser* 123: 245-258
166. LITTLER MM, ARNOLD KE (1980). Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems. *Aquat Bot* 8: 141-156
167. LITTLER MM, LITTLER DS (1980). The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional-form model. *Am Nat* 116: 25-44
168. LOPEZ NI, DUARTE CM, VALLESPINOS F, ROMERO J, ALCOVERRO T (1995). Bacterial activity in NW Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *J Exp Mar Biol Ecol* 187: 39-49
169. LOPEZ NI, DUARTE CM, VALLESPINOS F, ROMERO J, ALCOVERRO T (1998). The effect of nutrient additions on bacterial activity in seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *J Exp Mar Biol Ecol* 224: 155-166
170. MACGLATHERY KJ, RISGAARD-PETERSEN N, CHRISTENSEN PB (1998). Temporal and spatial variation in nitrogen fixation activity in the seagrass *Zostera marina* rhizosphere. *Mar Ecol Progr Ser* 168: 245-258
171. MACISAAC JJ, DUGDALE RC (1972). Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. *Deep Sea Res* 19: 209-212
172. MACMAHON K, WALKER DI (1998). Fate of seasonal, terrestrial nutrient inputs to a shallow seagrass dominated embayment. *Est Coast Shelf Sci* 46: 15-25
173. MACROY CP, GOERING JJ (1974). Nutrient transfert between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature* 248:173-174
174. MARBÀ N, CEBRIAN J, ENRIQUEZ S, DUARTE CM (1996). Growth patterns of western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. *Mar Ecol Progr Ser* 133: 203-215
175. MARBÀ N, DUARTE CM (1997). Interannual changes in seagrass (*Posidonia oceanica*) growth and environmental change the Spanish Mediterranean littoral zone. *Limnol Oceanogr* 42: 800-810
176. MARBÀ N, DUARTE CM (1998). Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Mar Ecol Progr Ser* 174: 269-280

177. MARCUS NH, BOERO F (1998). Minireview : the importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems. *Limnol Oceanogr* 43 : 763-768
178. MATEO MA, ROMERO J (1997). Detritus dynamics in the seagrass *Posidonia oceanica* : elements for an ecosystem carbon and nutrient budget. *Mar Ecol Progr Ser* 151 : 43-53
179. MATEO MA, ROMERO J, PÉREZ M, LITTLER MM, LITTLER DS (1997). Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Est Coast Shelf Sci* 44: 103-110
180. MAZZELLA L, BUIA MC, GAMBI MC, LORENTI M, RUSSO GF, SCIPIONE MB, ZUPO V (1992). Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea: a review. In: John DM, Hawkins SJ, Price HJ (eds) *Plant-animal interaction in the marine benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp 165-187
181. MAZZELLA L, GUIDETTI M, LORENTI M, BUIA MC, ZUPO V, SCIPIONE MB, RISMONDO A, CURIEL D (1998). Biomass partitioning in Adriatic seagrass ecosystems (*Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa*, *Zostera marina*). *Rapp Com int Explor Mer Médit* 35: 562-563
182. MAZZELLA L, OTT JA (1984). Seasonal changes in some features of *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves and epiphytes at different depth. In: International workshop on *Posidonia oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A, Olivier J Eds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 119-127
183. MAZZELLA L, RUSSO GF (1989). Grazing effect of two *Gibbula* species (*Mollusca*, *Archeogasteropoda*) on the epiphytic community of *Posidonia oceanica* leaves. *Aquat Bot* 35: 357-373
184. MAZZELLA L, SCIPIONE MC, BUIA MC (1989). Spatio-temporal distribution of algal and animal communities in a *Posidonia oceanica* meadows. *P.S.Z.N.I. Mar Ecol* 10: 107-129.
185. MEINESZ A, CAYE G, LOQUÈS F, MOLENAAR H (1993). Polymorphism and development of *Posidonia oceanica* transplanted from different parts of the Mediterranean into the national park of Port-Cros. *Bot Mar* 36 : 209-216
186. MENGE BA, DALEY BA, WHEELER PA, DAHLHOFF E, SANFORD E, STRUB PT (1997). Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities : bottom-up effects on top-down control ? *Proc Natl Acad Sci USA* 94 : 14530-14535
187. MIDDELBURG JJ, NIEUWENHUIZE J (2000). Nitrogen uptake by heterotrophic bacteria and phytoplankton in the nitrate-rich Thames estuary. *Mar Ecol Progr Ser* 203 : 13-21

188. MODIGH M, LORENTI M, MAZZELLA L (1998). Carbon assimilation in *Posidonia oceanica*: biotic determinants. Bot Mar 41: 249-256
189. MORIARTY DJW, BOON PI (1989). Interactions of seagrasses with sediment and water. In : Biology of seagrasses (Larkum AWD, McComb AJ & Shepherd SA Eds), Elsevier, pp 500-535
190. NECKLES HA, KOEPFLER ET, HAAS LW, WETZEL RL, ORTH RJ (1994). Dynamics of epiphytic photoautotrophs and heterotrophs in *Zostera marina* (eelgrass) microcosm : responses to nutrient enrichment and grazing. Estuaries 17 : 597-605
191. NIHOUL JCJ (1973). The wind mixed layer in the Bay of Calvi. Stareso Prog Report n°8
192. NORRO A (1995). Etude pluridisciplinaire d'un milieu côtier. Approches expérimentale et modélisation de la Baie de Calvi (Corse). Thèse de doctorat, Université de Liège, 258 pages
193. O'DONOHUE MJ, MORIARTY DJW, MACRAE IC (1991). Nitrogen fixation in sediments and the rhizosphere of the seagrass *Zostera capricorni*. Microb Ecol 22 : 53-64
194. OLSON AM, LUBCHENCO J (1990). Competition in seaweeds: linking plant traits to competitive outcomes. J Phycol 26: 1-6
195. ORTH JR, VAN MONTFRANS J (1984). Epiphytes-seagrass relationships with an emphasis on the role of micrograzing: a review. Aquat. Bot. 18: 43-69
196. OTT JA, MAURER L (1977). Strategies of energy transfert from marine macrophytes to consumer level : the *Posidonia oceanica* example. In : Keegan BF, Ceidigh PO, and Boaden Eds, Biology of benthic organism, Pargamon Press, Oxford, pp 493-502
197. PADILLA DK, ALLEN BJ (2000). Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypotheses in marine ecology. J Exp Mar Biol Ecol 250: 207-221
198. PALING EI, MCCOMB AJ (1994). Nitrogen and phosphorus uptake in seedlings of the seagrass *Amphibolis antarctica* in Western Australia. Hydrobiologia 294 : 1-4
199. PANAYOTIDIS P, SIMBOURA N (1989). Distribution and phenology of *Posidonia oceanica* in Saronikos Gulf (Aegean Sea, Greece). In: International workshop on *Posidonia oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A, Olivier J Eds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 43-48
200. PATRIQUIN DG (1972). The origin of nitrogen and phosphorus for growth of the marine angiosperm *Thalassia testudinum*. Mar Biol 15 : 35-46
201. PEDERSEN AGU, BERNSTEN J, LOMSTEIN BA (1999). The effect of eelgrass decomposition on sediment carbon and nitrogen cycling : a controlled laboratory experiment. Limnol Oceanogr 44: 1978-1992

202. PEDERSEN MF (1995). Nitrogen limitation of photosynthesis and growth : comparison across aquatic plant communities in a Danish estuary (Roskilde Fjord). *Ophelia* 41 : 261-272
203. PEDERSEN MF, BORUM J (1992). Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. *Mar Ecol Prog Ser* 80: 65-73
204. PEDERSEN MF, BORUM J (1993). An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Mar Ecol Prog Ser* 101 : 169-177
205. PEDERSEN MF, BORUM J (1996). Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Mar Ecol Prog Ser* 142 : 261-272
206. PEDERSEN MF, BORUM J (1997). Nutrient control of estuarine macroalgae : growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Mar Ecol Prog Ser* 161 : 155-163
207. PEDERSEN MF, DUARTE CM, CEBRIAN J (1997a). Rates of changes in organic matter and nutrient stocks during seagrass *Cymodocea nodosa* colonization and stand development. *Mar Ecol Progr Ser* 159 : 29-36
208. PEDERSEN MF, PALING EI, WALKER DI (1997b). Nitrogen uptake and allocation in the seagrass *Amphibolis antarctica*. *Aquat. Bot.* 56: 105-117
209. PÉRES JM, PICARD J (1964). Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer méditerranée, Recueil des travaux de la Station Marine d'Endoume 31: 137pages
210. PEREZ M, ROMERO J, DUARTE CM, SAND-JENSEN K (1991). Phosphorus limitation of *Cymodocea nodosa* growth. *Mar Biol* 109 : 129-133
211. PERGENT G (1993). Les herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Approche structurale, fonctionnelle et appliquée. Diplôme Habilitation, Université de Corte, Corse
212. PERGENT G, ROMERO J, PERGENT-MARTINI C, MATEO MA, BOUDOURESQUE CF (1994). Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar Ecol Progr Ser* 106 : 139-156
213. PERGENT-MARTINI C, RICO-RAIMONDINO V, PERGENT G (1994). Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean basin. *Mar Biol* 120: 9-15
214. PINNEGAR JK (2000). Planktivorous fishes: links between the Mediterranean littoral and pelagic. PhD thesis, University of Newcastle (UK), 213 pages
215. PINNEGAR JK, POLUNIN NVC (2000). Contribution of stable isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky-littoral fishes. *Oecologia* 122: 399-409

216. PHILLIPS RC, MEÑEZ EG (1988). Seagrasses. Smithsonian Contribution to the Marine Sciences, 14. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 104 pages
217. POULICEK M (1985). Les mollusques des biocénoses à algues photophiles en Méditerranée: II Analyse du peuplement. Cah Biol Mar 26: 127-136
218. PROBYN TA (1984). Nitrate uptake by *Chordata flagelliformis* (Phaeophyta). Bot Mar 27: 271-275
219. PROCACCINI G, MAZZELLA L (1998). Population genetic structure and gene flow in the seagrass *Posidonia oceanica* assessed using microsatellite analysis. Mar Ecol Progr Ser 169 : 133-141
220. RICO JM, FERNANDEZ C (1996). Seasonal nitrogen metabolism in an intertidal population of *Gelidium latifolium* (Gelidiaceae, Rhodophyta). Eur J Phycol 31: 149-155
221. RIEGMAN R, NOORDELOOS AAM (1998). Size-fractionated uptake of nitrogenous nutrients and carbon by the phytoplankton in the North sea during summer 1994. Mar ecol Progr Ser 173: 95-106
222. RIEGMAN R, NOORDELOOS AAM, CADEE GC (1992). *Phaeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zone of the North Sea. Mar Biol 112: 479-484
223. RISGAARD-PETERSEN N, DALSGAARD T, RYSGAARD S, CHRISTENSEN PB, J BORUM, K MCGLATHERY, NIELSEN LP (1998). Nitrogen balance of a temperate eelgrass *Zostera marina* bed. Mar Ecol Progr Ser 174 : 281-291
224. ROMERO J (1989). Primary production of *Posidonia oceanica* beds in the Medas Islands (Girona, NE Spain). In: International workshop on *Posidonia oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A, Olivier J Eds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 85-91
225. ROMERO J, PÉREZ M, MATEO MA, SALA E (1994). The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. Aquat Bot 47 :13-19
226. ROMERO J, PÉREZ M, ALCOVERRO T, MATEO MA, SANCHEZ-LISAZO JL (1998). Production ecology of *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadows in Nueva Tabarca marine reserve: growth, biomass and nutrient stocks along a bathymetric gradient. Oecologia aquatica 11: 111-121
227. ROMERO J, PERGENT G, PERGENT-MARTINI C, MATEO MA, RÉGNIER C (1992). The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow : litter features, decomposition rates, and mineral stocks. PSZNI Mar Ecol 13 : 69-83

228. ROSENBERG G, PROBYN TA, MAN KH (1984). Nutrient uptake and growth kinetics in brown seaweeds: response to continuous and single additions of ammonium. *J Exp Mar Biol Ecol* 80: 125-146
229. ROSENBERG G, RAMUS J (1984). Uptake of inorganic nitrogen and seaweed surface area :volume ratios. *Aquat Bot* 19 : 65-72
230. RUSSO GF, FRESI E, VINCI D, CHESSA LA (1984). Mollusc syntaxon of foliar stratum along a depth gradient in a *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadow : dial variability. In: International workshop on *Posidonia oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A, Olivier J Eds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 303-310
231. SAND-JENSEN K (1977). Effects of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquat Bot* 3: 55-63
232. SARDA R (1991). Polychaetes communities related to plant covering in the mediolittoral and infralittoral zones of the Balearic Islands (Western Mediterranean). *PSZNI Mar Ecol* 12 : 341-360
233. SCIPIONE MB, FRESI E (1984). Distribution of amphipods crustaceans in *Posidonia oceanica* (L.) Delile foliar stratum. In: International workshop on *Posidonia oceanica* beds, Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A, Olivier J Eds, GIS Posidonie publ., Marseille, France, 319-329
234. SELMER JS, FERRIER-PAGES C, CELLARIO C, RASSOULZADEGAN F (1993). New and regenerated production in relation to the microbial loop in the NW Mediterranean Sea. *Mar Ecol Progr Ser* 100: 71-83
235. SHORT FT (1987). Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquat Bot* 27: 41-57
236. SKLIRIS N, ELKALAY K, GOFFART A, FRANGOULIS C, HECQ JH (2000). One-dimensional modelling of the plankton ecosystem of the north-western Corsican coastal area in relation to meteorological constraints. *J Mar Sys* 741: 337-362
237. SKLIRIS N, GOFFART A, HECQ JH, DJENIDI S (en révision). Shelf-slope exchanges associated with a steep submarine canyon off Calvi (corsica, NW Mediterranean Sea): a modeling approach. Soumis à *J Geophysical Res*
238. SLAWYK G, RAIMBAULT P, GARCIA N (1998). Measuring gross uptake of ¹⁵N-labeled nitrogen by marine phytoplankton without particulate matter collection : evidence of low ¹⁵N losses to the dissolved organic nitrogen pool. *Limnol Oceanogr* 43 : 1734-1739

239. SLAWYK G, RAIMBAULT P, GARCIA N (2000). Use of ^{15}N to measure dissolved organic nitrogen release by marine phytoplankton (reply to comment by Bronk & Ward, 2000); *Limnol Oceanogr* 45: 1884-1886
240. SOMASCHINI A, GRAVINA MF, ARDIZZONE GD (1994). Polychaete depth distribution in a *Posidonia oceanica* bed (rhizome and matte strata) and neighbouring soft and hard bottoms *PSZNI : Mar Ecol* 15 : 133-151
241. SOMMER U (1994). Are marine diatoms favoured by high Si:N ratios? *Mar Ecol Progr Ser* 115: 309-315
242. SOMMER U (1996). Nutrient competition experiments with periphyton from the Baltic Sea. *Mar Ecol Progr Ser* 140: 161-167
243. SOULLARD M, BOURGE I, FOGEL J, LARDINOIS D, MATHIEU T, VEESCHKENS C, BAY D, DAUBY P, BOUQUEGNEAU J-M (1994). Evolution of the shoot density of the *Posidonia* seagrass bed of Calvi Bay (Corsica). *Vie Milieu* 44, 199-201
244. STAPEL J, AARTS TL, BHM VAN DUYNHOVEN, JD DE GROOT, PHW VAN DEN HOOGEN, HEMMINGA MA (1996). Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemperichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Mar Ecol Progr Ser* 134 : 195-206
245. STAPEL J, HEMMINGA MA (1997). Nutrient resorption from seagrass leaves. *Mar Biol* 128: 197-206
246. STIMSON J, LARNED ST (2000). Nitrogen efflux from the sediments of a subtropical bay and the potential contribution to macroalgal nutrient requirements. *J Exp Mar Biol Ecol* 252 : 159-180
247. TAYLOR RB, REES TAV (1998). Excretory products of mobile epifauna as a nitrogen source for seaweeds. *Limnol Oceanogr* 43: 600-606
248. TAYLOR RB, PEEK JTA, REES TAV (1998). Scaling of ammonium uptake by seaweeds to surface area:volume ratio: geographical variation and the role of uptake by passive diffusion. *Mar Ecol Progr Ser* 169: 143-148
249. TERRADOS J, AGAWIN NSR, DUARTE CM, FORTES MD, KAMP-NIELSEN L, BORUM J (1999). Nutrient limitation of the tropical seagrass *Enhalus acoroides* (L.) Royle in Cape Bolinao, NW Philippines. *Aquat Bot* 65 : 123-139
250. TERRADOS J, DUARTE CM (2000). Experimental evidence of reduced particle resuspension within a seagrass (*Posidonia oceanica* L.) meadow. *J Exp Mar Biol Ecol* 243: 45-53
251. TERRADOS J, WILLIAMS SL (1997). Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Mar Ecol Progr Ser* 149 : 267-277

252. THINGSTAD TF, ZWEIFEL UL, RASSOULZADEGAN F (1998). P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the Northwest Mediterranean. *Limnol Oceanogr* 43: 88-94
253. THURSBY GB, HARLIN MM (1982). Leaf-root interaction in the uptake of ammonium by *Zostera marina*. *Mar Biol* 72 : 109-112
254. THURSBY GB, HARLIN MM (1984). Interaction of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate. *Mar Biol* 83 : 61-67
255. TILMAN D (1977). Ressource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach; *Ecology* 58: 338-348
256. TILMAN D (1982). Ressource competition and community structure. Monograph in population biology 17, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
257. TOPINKA JA (1978). Nitrogen uptake by *Fucus spiralis* (Phaeophyceae). *J Phycol* 14: 241-247
258. TÖRNBLOM E, SØNDERGAARD M (1999). Seasonal dynamics of bacterial biomass and production on eelgrass *Zostera marina* leaves. *Mar Ecol Progr Ser* 179 : 231-240
259. TOUCHETTE BW, BURKHOLDER JA M (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrass. *J Exp Mar Biol Ecol* 250: 133 - 167
260. TRAUTMAN DA, BOROWITZKA MA (1999). Distribution of the epiphytic organisms on *Posidonia australis* and *P. sinuosa*, two seagrasses with differing leaf morphology. *Mar Ecol Progr Ser* 179 : 215-230
261. UDY JW, DENNISON WC, LONG WJL, MCKENZIE LJ (1999). Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Progr Ser* 185 : 257-271
262. VALENTINE JF, HECK KL (1999). Seagrass herbivory : evidence for the continued grazing of marine grasses. *Mar Ecol Progr Ser* 176 : 291-302
263. VALENTINE JF, HECK KL , BUSBY J, WEBB D (1997). Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. *Oecologia* 112 : 193-200
264. VALENTINE JF, HECK KL, KIRSCH JR, KIRSH KD (2000). The important of the grazing pathway in seagrass food webs : a changing paradigm. *Biol Mar Medit* 7: 290-293
265. VALIELA I, MCCLELLAND J, HAUXWELL J, BEHR PJ, HERSH D, FOREMAN K (1997). Macroalgal blooms in shallow estuaries : controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol Oceanogr* 42 : 1105-1118
266. Van der Ben D (1971). Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* Delile sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Mém Inst Roy Sci Nat Belgique* 168, 101 pages

267. VARELA DE, HARRISON PJ (1999). Effect of ammonium on nitrate utilisation by *Emiliana huxleyi*, a coccolithophore from the oceanic northeastern Pacific. Mar Ecol Progr Ser 186: 67-74
268. VELIMIROV B (1987). Organic matter derived from a seagrass meadow: origin, properties, and quality of particles. PSZNI Mar Ecol 8: 143-173
269. VELIMIROV B, WALENTA-SIMON M (1992). Seasonal changes in specific growth rates, production and biomass of a bacterial community in the water column above a Mediterranean seagrass system. Mar Ecol Progr Ser 80 : 237-248
270. VELIMIROV B, WALENTA-SIMON M (1993). Bacterial growth rates and productivity within a seagrass system : seasonal variations in a *Posidonia oceanica* bed. Mar Ecol Progr Ser 96 : 101-107
271. VIAROLI P, BARTOLI M, BONDAVALLI C, CHRISTIAN RR, GIORDANI G, NALDI M (1996). Macrophyte communities and their impact on benthic fluxes of oxygen, sulphide and nutrients in shallow eutrophic environments. Hydrobiologia 329 : 105-119
272. VIDONDO B, DUARTE CM (1995). Seasonal growth of *Codium bursa*, a slow-growing Mediterranean macroalga : *in situ* experimental evidence of nutrient limitation. Mar Ecol Progr Ser 123 : 185-191
273. WALLENTINUS I (1984). Comparison of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. Mar Biol 80: 215-225
274. WELSH DT, BOURGUÈS S, DE WIT R, HERBERT RA (1996). Seasonal variations in nitrogen-fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii* : nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria. Mar Biol 125 : 619-628
275. WIEBAUER MG, VELIMIROV B (1996). Population dynamics and overgrowth of sea fan *Eunicella clavonii* (Coelenterata: Octocorallia). Est Coast Shelf Sci 42: 583-595
276. WILLIAMS SL (1984). Uptake of sediment ammonium and translocation in a marine green macroalga *Caulerpa cupressoides*. Limnol Oceanogr 29: 274-279
277. WILLIAMS SL, RUCKELSHAUS MH (1993). Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. Ecology 74 : 904-918
278. WILLSIE (1984). Zonation de la macrofaune endogée de la matte d'herbier de *Posidonia oceanica*. Rapp Com Int Mer Médit 28 : 165-168
279. ZIEMAN JC (1974). Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* König. Aquaculture 4, 139-143
280. ZUPO V, BUIA MC, MAZZELLA L (1997). A production model for *Posidonia oceanica* based on temperature. Est Coast Shelf Sci 44: 483-492

