

**Variations spatiale et temporelle de
l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.)
Delile**



(Baie de La Revellata-Calvi-Corse).

Sylvie Gobert

Dissertation présentée en vue de l'obtention du
grade de Docteur en Océanologie



2002

Remerciements



Je remercie le Professeur Jean-Marie Bouquegneau, qui m'a accueillie dans son laboratoire et m' a permis de réaliser ce travail dans les meilleures conditions. Je le remercie pour le temps qu'il m'a consacré malgré son agenda surchargé. Je le remercie pour ses conseils, ses critiques, son exigence, sa grande patience et ses impatiences qui ont largement contribué à l'amélioration de ce travail. Je le remercie également pour la confiance qu'il m'a accordée et pour la liberté de travail qu'il m'a laissée tout au long de ces 10 années passées dans son service.

Je remercie les membres de mon comité de thèse: Jean-Marie Bouquegneau, Vincent Demoulin et Jean-Henri Hecq pour leur aide à l'élaboration et à la correction de ce manuscrit.

Je remercie

-les spécialistes, liégeois et étrangers, en Océanographie et en Ecologie Marine: Jean-Marie Bouquegneau, Jean-Claude Bussers, Vincent Demoulin, Salim Djenidi, Michel Frankignoulle, Anne Goffart, Jean-Henri Hecq, Geneviève Lacroix, Gérard Pergent, Christine Pergent-Martini, Mathieu Poulicek, Branko Velimirov pour leur aide, leur disponibilité et leurs conseils.

-les membres passés et actuels de STARESO: Pierre Lejeune, Daniel Bay, Michel Janssens, Corine Pelaprat, Sylvain,... STARESO fut le berceau de mes recherches mais également un endroit de travail agréable.

-les membres et les ex-membres du laboratoire d'Océanologie: Stéphane Havelange, Jean-Pierre Nellissen, Alain Norro, Isabelle Bourge, Virginie Debacker, Patrick Dauby, Claire Daemers, Renzo Biondo, Jean-Marie Théate, Rachel Bouhy, Cristina Beans, Nadège Domi, Denis Vangeluwe, les étudiants: Frédéric; Régis; Pascal, Michaël, Carmen et plus particulièrement Krishna Das, son mec 70 et Gilles Lepoint.

-les étudiants qui ont contribué et participé aux différentes étapes de ce travail: Sami Belkhiria, Michael Kyramarios, Frédéric Hourlay, Noémie Laumont, Olivier Defawe, Frédéric Mineur, Angélique Leroy, Denis Vangeluwe, Frédéric Lefebvre, Régis Xhardé.

Ce travail a pu être réalisé grâce à l'aide financière du FNRS (FRFC 2.4570.97) et de la Communauté Française (ARC n° 97/02-212).

Durant les nombreuses années passées, en partie, à réaliser ce travail, vous n'avez pas faibli, agrémentant les journées au labo et sur le terrain de vos expressions personnelles qui resteront gravées dans nos esprits:

T'es le cul dans le beurre!, Oups!, Quelle misère...! Faire et défaire c'est toujours travailler., Salut Blondasse!, Quelle équipe!, Alors cette thèse, ça avance?, C'est PAS POS-SIBLE!, T'as le cul bordé de nouilles., Je sers la Science et c'est ma joie., Salut Vie., Je peux poser une bête question?, Allo, le

secrétariat du Professeur Jean-Marie Bouquegneau?... T'es folle ou quoi?! ,
P...ASSE!, CO...ASSE!, Ce sera répété et amplifié!

Chacun se reconnaîtra

Merci à Bonne Maman, Grand-Maman, Bon Papa et Grand-Papa.

Enfin, je voudrais remercier tout particulièrement Zounet qui malgré son grand âge (c'est lui qui le dit) et grâce à ses doigts de fée, son chapeau de magicien (et la tête qui va en-dessous) a fabriqué, inventé, bidouillé le bazar, le truc qui m'a permis de gagner un temps précieux tout au long de ce travail. Nos nombreuses discussions, disputes sur le terrain, sous l'eau ou durant les dosages ont toujours, finalement, été agréables.

PARTIE I: INTRODUCTION	1
1.1. LES PHANEROGAMES MARINES	2
1.1.1. SYSTEMATIQUE	2
1.1.2. ORIGINE ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE	3
1.1.2.1. Origine	3
1.1.2.2. Distribution actuelle	5
1.1.3. DESCRIPTION GENERALE DES ESPECES ACTUELLES	6
1.1.4. PARTICULARITES PHYSIOLOGIQUES	7
1.1.4.1. Les feuilles	8
1.1.4.2. Les racines et les rhizomes	10
1.1.5. ROLES	10
1.2. CYCLE DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE	15
1.2.1. L'AZOTE	15
1.2.2. FIXATION DE L'AZOTE MOLECULAIRE N ₂	16
1.2.3. AMMONIFICATION	18
1.2.4. NITRIFICATION	18
1.2.5. DENITRIFICATION	19
1.2.6. ABSORPTION DE L'AZOTE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES	19
1.2.7. ASSIMILATION DE L'AZOTE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES	20
1.2.8. LE PHOSPHORE	21
1.2.9. ABSORPTION DU PHOSPHORE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES	21
1.2.10. ASSIMILATION DU PHOSPHORE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES	22
1.3. L'HERBIER À <i>POSIDONIA OCEANICA</i>	23
1.3.1. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE	25
1.3.2. BIOMASSE, DYNAMIQUE ET REPRODUCTION	26
1.3.3. DYNAMIQUE DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE DANS L'HERBIER A <i>P. OCEANICA</i>	32
1.4. LA BAIE DE LA REVELLATA	35
1.4.1. DESCRIPTION	35

1.4.2. L'HERBIER A <i>P. OCEANICA</i> DE LA BAIE DE LA REBALLATA;	
VARIATIONS SAISONNIERES ET A LONG TERME_____	41
1.4.2.1. Entre 1975 et 1976_____	41
1.4.2.2. Entre 1991 et 1992_____	41
1.4.2.3. Comparaison des données obtenues en 75-76 et celles de 91-92_____	48
1.5. CONTEXTE ET OBJECTIF DU TRAVAIL_____	50

PARTIE II: MATERIEL ET METHODES	53
2.1 SITE	53
2.2. DONNEES METEOROLOGIQUES	54
2.2.1. LA TEMPERATURE DE L'EAU	54
2.2.2. LE FLUX DE PHOTONS	54
2.2.3. L'INSOLATION	55
2.2.4. LA PLUVIOSITE	55
2.3. MESURES ET DOSAGES DANS LE COMPARTIMENT VEGETAL	56
2.3.1. MESURES	56
2.3.1.1. Estimation de la densité de l'herbier	56
2.3.1.2. Biométrie	56
2.3.1.3. Mesure de la croissance foliaire	58
2.3.2. DOSAGES	59
2.3.2.1. Le carbone	59
2.3.2.2. L'azote	60
2.3.2.3. Le phosphore	60
2.4. MESURES ET DOSAGES DANS LE COMPARTIMENT SEDIMENTAIRE	60
2.4.1. MESURES	61
2.4.1.1. Le pH	61
2.4.1.2. Le potentiel d'oxydo-réduction	61
2.4.2. DOSAGES	61
2.4.2.1. La granulométrie	61
2.4.2.2. La teneur en matière organique	62
2.5. PRELEVEMENTS ET DOSAGES DANS L'EAU DE LA COLONNE, DE LA STRATE FOLIAIRE ET DU SEDIMENT (EAU INTERSTITIELLE).	63
2.5.1. PRELEVEMENTS	63
2.5.2. DOSAGES	65
2.6. FLUX DE NUTRIMENTS ENTRE LE SEDIMENT ET LA COLONNE D'EAU	66
2.6.1. DESCRIPTIF DE LA CLOCHE	66

2.6.2. DESCRIPTIF DU CYLINDRE	69
2.6.3. CALCULS DES FLUX	70
2.7. ANALYSES STATISTIQUES	72
2.8. LE KRIGING	73

PARTIE III: VARIATIONS TEMPORELLES _____ 75

3.1. INTRODUCTION _____	75
3.2. RÉSULTATS _____	77
3.2.1. LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES _____	77
3.2.1.1. La température de l'eau _____	77
3.2.1.2. L'ensoleillement _____	78
3.2.1.3. La pluviosité _____	79
3.2.1.4. Les nutriments _____	81
3.2.2. LES PARAMETRES BIOMETRIQUES DE <i>P. OCEANICA</i> _____	82
3.2.2.1. Le poids sec des feuilles et des épiphytes _____	82
3.2.2.2. Le nombre de feuilles par pousse _____	84
3.2.2.3. La largeur des feuilles _____	85
3.2.2.4. La longueur maximale des feuilles _____	86
3.2.2.5. La densité _____	87
3.2.2.6. La croissance des feuilles _____	88
3.2.2.7. La surface foliaire _____	89
3.2.2.8. L'indice foliaire _____	90
3.3. DISCUSSION _____	91
3.3.1. LE CYCLE ANNUEL _____	91
3.3.1.1. La température, l'ensoleillement, la pluviosité et le flux de photons _____	91
3.3.1.2. Les feuilles à <i>P. oceanica</i> et les épiphytes _____	95
3.3.1.3. Les nutriments _____	98
3.3.1.4. La croissance foliaire _____	100
3.3.2. LES VARIATIONS INTERANNUELLES ENTRE 1992 ET 1999 _____	104
3.3.2.1. Effets combinés de la température de l'eau et de la lumière sur la biomasse foliaire _____	107
3.3.2.2. La relation épiphytes-feuilles _____	110
3.3.2.3. La relation nutriments-croissance _____	112
3.3.2.4. La densité _____	113
3.3.3. L'EVOLUTION AU COURS DES ANNEES 90 _____	114
3.3.4. L' EVOLUTION A LONG TERME _____	118
3.4. SYNTHÈSE _____	121

PARTIE IV: VARIATIONS SPATIALES	125
4.7. INTRODUCTION	125
4.8. RÉSULTATS	129
4.8.1. LES VARIATIONS EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DES PARAMETRES BIOMETRIQUES	129
4.8.2. LES VARIATIONS SPATIALES HORIZONTALES DES PARAMETRES BIOMETRIQUES	134
4.9. DISCUSSION	140
4.9.1. LES VARIATIONS SPATIALES EN FONCTION DE LA PROFONDEUR	140
4.9.2. LES VARIATIONS SPATIALES HORIZONTALES	141
4.9. SYNTHÈSE	146

PARTIE V: FLORAISON	149
5.1. INTRODUCTION	149
5.2. RÉSULTATS	153
5.2.1. LA FLORAISON	153
5.2.2. LA BIOMETRIE	154
5.2.3. TENEUR EN CARBONE, EN AZOTE ET EN PHOSPHORE	157
5.3. DISCUSSION	161
5.3.1. RELATION TEMPÉRATURE-FLORAISON	161
5.3.2. RELATION AZOTE-FLORAISON	162
5.3.3. C, N ET P REQUIS POUR LA FLORAISON	163
5.3.4. BIOMÉTRIE	164
5.4. SYNTHÈSE	167

PARTIE VI: SEDIMENT SOURCE POTENTIELLE DE
NUTRIMENTS_____169

6. 1. INTRODUCTION_____169

6.2. RÉSULTATS_____172

6.2.1. LA STRATE FOLIAIRE ET L'EAU DE LA STRATE FOLIAIRE_____172

6.2.2. FLUX_____178

6.3. DISCUSSION_____179

6.3.1. LA STRATE FOLIAIRE ET L'EAU DE LA STRATE FOLIAIRE_____179

6.3.2. FLUX_____180

6.4. SYNTHÈSE_____183

PARTIE VII: CONCLUSIONS GÉNÉRALES_____185

PARTIE VII: BIBLIOGRAPHIE_____193

Introduction



Les phanérogames marines ont conquis le milieu marin côtier, il y a 100 millions d'années, formant des écosystèmes complexes aux fonctions multiples.

Ces plantes représentent à peine 0,02% de la flore angiosperme, elles n'ont pas de valeur économique alimentaire et leur utilisation comme plante médicinale ou outil (isolation, chaume, vêtement...) est réduite à quelques populations humaines. Elles couvrent une surface relativement faible soit $0,5-0,6 \cdot 10^6$ km². Mais le rôle des herbiers en zone côtière est considérable. Les phanérogames marines ont une très forte productivité et constituent des milieux privilégiés, colonisés par de nombreuses espèces végétales et servent de lieux de reproduction pour de nombreuses espèces .

Malheureusement les activités anthropiques, particulièrement intenses ce dernier siècle, n'ont pas épargné ces espèces. Le recul des herbiers est général, et l'homme doit maintenant surveiller, protéger un écosystème qui apparaît primordial en zone littorale mais dont il ne connaît pas encore bien le fonctionnement.

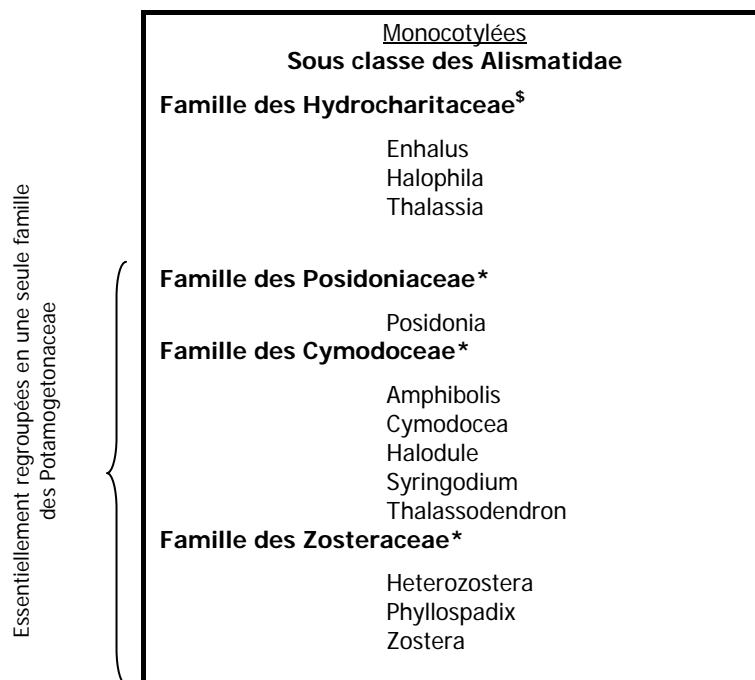
Cette étude envisage les variations spatiales et temporelles à court et à moyen termes d'un herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Elle envisage l'analyse des facteurs qui contribuent à ces variations, dans l'optique d'une meilleure compréhension de son fonctionnement pour une meilleure gestion et une meilleure protection. Ce travail a été réalisé dans la Baie de La Revellata (Calvi-Corse), site relativement vierge en ce qui concerne la pollution affectant les herbiers par rapport à d'autres régions de la Méditerranée.

1.1. LES PHANEROGAMES MARINES

1.1.1. SYSTEMATIQUE

Le terme anglais «seagrass» regroupe les douze genres de plantes marines à fleur (tableau 1). Il regroupe l'ensemble des plantes vivant complètement submergées en eau salée, ancrées sur le substrat et capable, dans ces conditions, de croître et de se reproduire (Den Hartog, 1970). Le terme phanérogames marines utilisé dans ce travail correspond à cette définition.

Tableau 1: classification des 12 genres de phanérogames marines (Kuo & McComb, 1989 (adapté de Den Hartog, 1970)), *: famille exclusivement marine, \$: famille aquatique.



Deux espèces supplémentaires: *Ruppia tuberosa* et *Lepilaena marina*, appartenant respectivement à la famille des Ruppiales et à la famille des Zannichelliaceae, familles majoritairement aquatiques, colonisent les substrats marins et sont classées parmi les phanérogames marines.

Il existe une cinquantaine d'espèces de phanérogames marines décrites de par le monde. Le nombre d'espèces est actuellement discuté. Cette variation provient de l'utilisation de critères différents en systématique pour déterminer et différencier les espèces (Hemminga & Duarte, 2000). Par exemple, Den Hartog (1970) et Phillips & Meñez (1988) utilisent la disposition des veines sur les feuilles alors que Les *et al.*, 1997 emploient la distance génétique. Néanmoins, toutes ces espèces sont classées, en douze genres, dans les monocotylédones.

1.1.2. ORIGINE ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

1.1.2.1. Origine

Différentes variantes sur l'origine et la taxonomie des phanérogames marines ont été décrites (Den Hartog, 1970; Larkum & Den Hartog, 1989; Hemminga & Duarte, 2000). L'utilisation de nouvelles techniques comme l'analyse des séquences du DNA, la chimiotaxonomie devraient permettre une meilleure compréhension de la phylogénie de ces plantes (*e.g.* Campey *et al.*, 2000).

Les ancêtres possibles des phanérogames marines sont de deux types: des plantes terrestres côtières d'une part et des plantes aquatiques d'autres part. Elles auraient

l'une ou l'autre conquis le milieu marin. L'hypothèse de plantes côtières comme ancêtre des phanérogames marines (*e.g.* Den Hartog, 1970) est soutenue par deux arguments. Contrairement aux tiges herbacées des hydrophytes, les plantes côtières et les phanérogames marines ont des feuilles lignifiées. De plus, deux genres de phanérogames marines (*Amphibolis* et *Thalassodendron*) sont vivipares¹ comme c'est le cas de certains taxa des mangroves (Larkum & Den Hartog, 1989). L'hypothèse de plantes aquatiques comme ancêtre des phanérogames marines (*e.g.* Arber, 1920) est défendue par le fait que ces plantes aquatiques ont les mêmes caractéristiques que les phanérogames marines (méristème basal, système lacunaire) (Hemminga & Duarte, 2000).

L'étude de l'évolution, de l'expansion et de la distribution des phanérogames marines est basée sur l'analyse de plantes fossilisées et de la faune et la flore associées. Malheureusement, les données sont peu nombreuses. Selon l'hypothèse présentée par Larkum & Den Hartog (1989) (figure 1), les plus anciens fossiles de phanérogames marines qui remontent au Crétacé sont de deux genres: *Archeozostera* et *Thalassocharis*. Les empreintes d'*Archeozostera* ont été trouvées au Japon et seraient à l'origine des genres: *Zostera* et *Phyllospadix* actuels. Des fossiles de *Thalassocharis* ont été retrouvés en Hollande et en Grande Bretagne et présentent beaucoup d'affinités avec les genres *Amphibolis* et *Thalassodendron*, «pères» des genres actuels *Halodule*, *Cymodocea* et *Syringodium*.

L'espèce *Enhalus acoroides*, seule phanérogame marine ayant une pollinisation non sous-marine, semble avoir évolué à partir d'un ancêtre aquatique du genre *Vallisneria* (Larkum & Den Hartog, 1989).

¹ Vivipare: terme essentiellement employé à propos d'animaux, peut servir pour qualifier les végétaux supérieurs qui ne se coupent pas physiologiquement de leurs ovules avant que ces derniers aient été fécondés et se soient développés en graine mûres avec un embryon bien développés.

I	<i>Thalassocharis</i>	<i>Archeozostera</i>	?	?	?	<i>Vallisneria</i>
	⇓	⇓	⇓	⇓	⇓	⇓
II	<i>Amphibolis</i>	<i>Heterozostera</i>	?	?	?	?
	<i>Thalassodendron</i>	<i>Phyllospadix</i>				
	⇓	⇓	⇓	⇓	⇓	⇓
III	<i>Halodule</i>	<i>Zostera</i>	<i>Posidonia</i>	<i>Thalassia</i>	<i>Halophila</i>	<i>Enhalus</i>
	<i>Cymodocea</i>	<i>Phyllospadix</i>				
	<i>Syringodium</i>					

Figure 1: hypothèse possible des différents stades des phanérogames marines depuis le Crétacé jusqu'à nos jours (I: Plantes terrestres pénétrant dans l'eau ; II: Plantes adaptées au milieu marin et gardant certains caractères terrestres, III: Phanérogames marines actuelles) ; d'après Larkum & Den Hartog (1989).

1.1.2.2. Distribution actuelle

La distribution actuelle des phanérogames marines est le résultat des contraintes biogéographiques (mouvements des plaques tectoniques, spéciation locale, extinction locale) au cours du temps à partir d'une distribution mondiale (pangée). Malgré leur diversité spécifique relativement faible, les phanérogames marines colonisent la plupart des régions côtières du globe. Cette distribution est interrompue le long des côtes pacifiques de l'Amérique du sud (soit ± 9000 km) probablement suite à l'absence d'endroit suffisamment abrité, de faible profondeur, baigné par des eaux claires (seule *Heterozostera tasmanica* pousse au Nord des côtes chiliennes). Aucune espèce ne colonise les côtes ouest africaines, au sud du 10° Nord. Suite à la présence de la glace, les phanérogames marines ne prolifèrent pas sur les côtes de l'Antarctique (Phillips and Meñez, 1988).

Ces plantes colonisent la zone côtière entre 0 et 50 m de profondeur. La limite est reculée dans les eaux où la couche photique est plus profonde (jusqu'à 80 m pour certains herbiers tropicaux: *e.g. Halophila decipiens*) (Duarte, 1991a). La superficie recouverte par les herbiers est estimée à $\pm 0,5 \cdot 10^6$ km² répartis dans le monde (Duarte & Chiscano, 1999) soit 10% des zones côtières et 0,15% de la surface totale des océans. Par comparaison, l'ensemble des macrophytes marines couvre $6,8 \cdot 10^6$ km² et le phytoplancton (côtier et océanique): $3,6 \cdot 10^8$ km² (Duarte & Cebrián, 1996)

1.1.3. DESCRIPTION GENERALE DES ESPECES ACTUELLES

Les phanérogames marines présentent toutes le même type de morphologie (figure 2): un rhizome rampant portant, au niveau des nœuds, des racines d'une part et des ou un axe dressé d'autre part. Les feuilles engainées à la base poussent à partir de l'axe dressé (Den Hartog, 1970; Phillips & Meñez, 1988; Kuo & McComb, 1989).

Les rhizomes sont de section ronde ou latéralement aplatis, ils prolifèrent généralement enfouis sous le sédiment. Sauf pour le genre *Halophila*, les feuilles adultes présentent à leur base une gaine bien différenciée par l'absence de chloroplaste et donc de chlorophylle. Le méristème est basal et les jeunes feuilles poussent au centre du faisceau, au milieu des feuilles plus âgées.

Entre la gaine et la feuille, la plupart des espèces présentent une excroissance tissulaire appelée ligule. Les feuilles nécrosées sont abscisées à la jonction entre la

gaine et la partie foliaire au niveau de cette ligule. Les phanérogames marines sont monoïques² (avec des fleurs unisexuées ou non) ou dioïques³. Les fleurs, solitaires ou en inflorescences, ont souvent des pièces florales réduites.

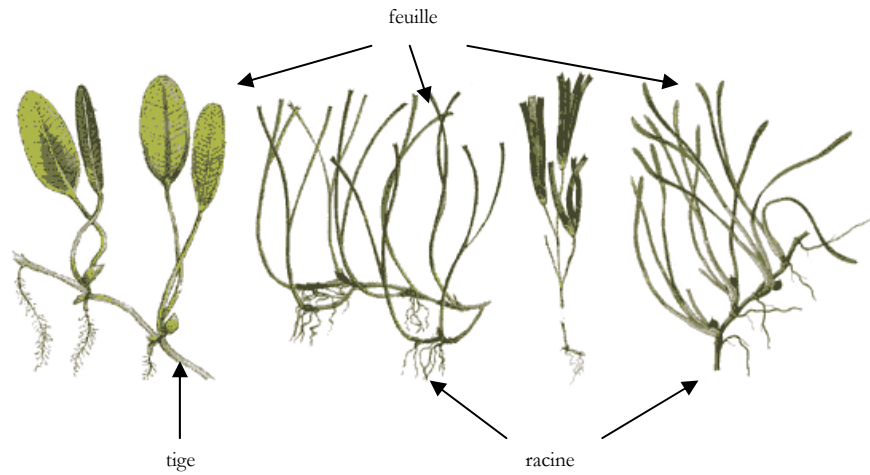


Figure 2 : morphologie générale des phanérogames marines.

1.1.4. PARTICULARITES PHYSIOLOGIQUES

Les auteurs (*e.g.* Arber, 1920; Den Hartog, 1970) citent généralement 4 critères acquis par les phanérogames marines. Ils sont indispensables à la survie en milieu marin. Ces critères sont utilisés pour définir les phanérogames marines:

² Monoïque: espèce dont tous les individus sont bisexués et peuvent élaborer des gamètes de chacun des deux sexes.

³ Dioïque: espèce dont l'individu ne différencie que des gamètes, soit mâle, soit femelle.

- capacité de vivre en milieu halin,
- capacité de croître en étant submergée,
- développement d'un système d'ancrage dans le sédiment ou sur le substrat résistant aux actions des vagues et des courants,
- réalisation d'une pollinisation en milieu marin.

Pour satisfaire à ces 4 critères, les différents organes (feuilles, racines et rhizomes) ont subi de sévères modifications physiologiques et anatomiques par rapport aux phanérogames terrestres.

Remarque: On a longtemps considéré que la lignine (polymère composé de 3 unités phénoliques présente dans les parois cellulaires et assurant le soutien de la plante) était uniquement présente au niveau des feuilles des plantes terrestres (Lewis & Yamamoto, 1990) et que les phanérogames marines avaient perdu la faculté de la synthétiser puisque inutile. En fait, la lignine est présente dans les feuilles, les racines et les rhizomes et ceci d'autant plus que les tissus sont âgés et limités en croissance. Il semble qu'en plus d'un rôle de structure qui contribue à la longévité des tissus, la lignine protège les organes des attaques bactériennes (Klap *et al.*, 2000, étude faite chez *P. oceanica* et *Zostera marina*). La présence de lignine dans les différents organes des autres phanérogames marines est à vérifier.

1.1.4.1. Les feuilles

Dans l'eau, les coefficients de diffusion du dioxyde de carbone et de l'oxygène sont approximativement 10 000 fois plus faibles que dans l'air (Stumm & Morgan, 1996). Toutes les espèces de phanérogames marines (sauf les *Syringodium spp.* et *Halophila spp.*) ont des feuilles linéaires aplaties ce qui entraîne un rapport surface/volume élevé. La surface photosynthétique est ainsi maximale, les échanges de gaz et de nutriments entre l'eau et la feuille sont maximums.

Les feuilles sont dépourvues de stomates mais la cuticule est fine et offre une faible résistance aux ions et à la diffusion. Les feuilles ne présentent pas d'épiderme non photosynthétique.

Les feuilles sont flexibles. Généralement, le système lacunaire (aérenchyme) au sein du parenchyme est bien développé et est continu entre les différents organes (feuilles, racines, rhizomes). Il est néanmoins interrompu le long de la feuille par un système de septums (groupes de cellules parenchymateuses dont les espaces intercellulaires sont particulièrement réduits). Ce système de septums protège le système lacunaire de la plante dans les cas où la feuille est déchirée (*e.g.* par une tempête ou suite au broutage par un herbivore). Les lacunes (figure 3) donnent une flottabilité positive aux feuilles qui restent érigées dans la colonne d'eau. Le système lacunaire permet la circulation des gaz entre les différents organes (Hemminga and Duarte, 2000).

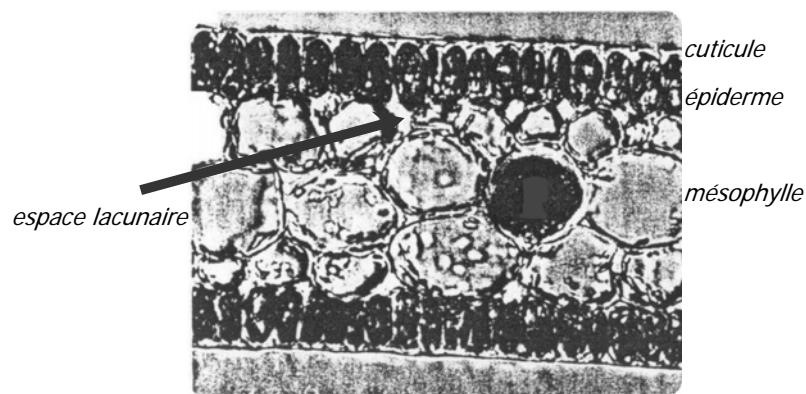


Figure 3: section longitudinale d'une feuille de *P. oceanica* (Colombo et al., 1983).

1.1.4.2. Les racines et les rhizomes

Le système lacunaire des feuilles est continu jusque dans les racines et les rhizomes. L'oxygène, généré dans les feuilles durant la phase claire, diffuse vers les rhizomes et les racines à travers le système lacunaire. Cet oxygène libéré au niveau du sédiment, crée une microzone autour des racines et favorise la nitrification ($\text{NH}_4^+ \Rightarrow \text{NO}_2^- \Rightarrow \text{NO}_3^-$), l'absorption des métaux et de certains minéraux (Iizumi *et al.*, 1980).

Le flux d'oxygène vers la zone des racines est essentiel pour maintenir un niveau de composés soufrés non toxique et ainsi promouvoir de meilleures conditions de croissance (Eldridge & Morse, 2000). En conditions anoxiques, la fermentation du sucrose conduit à la formation de CO_2 , lactate et éthanol. L'éthanol, toxique est rapidement largué dans le milieu mais ce processus nécessite une consommation accrue de carbohydrate (Zimmerman & Alberte, 1996; Hemminga, 1998). Les propriétés chimiques du sédiment sont modifiées par la présence des phanérogames (Gobert *et al.*, en révision). Grâce à la présence d'oxygène à la périphérie des racines. Les teneurs en composés soufrés sont faibles dans ces sédiments proportionnellement à la quantité de matières organiques présentes (Lee & Dunton, 2000).

1.1.5. ROLES

Les phanérogames marines forment des ensembles végétaux appelés herbiers. Ils sont souvent considérés comme des écosystèmes à part entière. Généralement,

l'herbier est caractérisé par la présence d'une espèce dominante, unité de base de l'écosystème, la phanérogame marine. Au premier regard, la structure de cette communauté semble simple. Mais diverses espèces (plusieurs milliers), permanentes ou non, cohabitent au sein de l'herbier: phanérogames, micro et macroalgues benthiques, algues épiphytes, poissons, macrofaune d'invertébrés benthiques, communautés bactériennes et planctoniques, oiseaux et mammifères marins.

La biomasse et la densité de cette faune et de cette flore présentent des variations temporelles (saisonniers, annuelles, interannuelles) et spatiales (horizontales et verticales) influencées par les facteurs abiotiques (nutriments, facteurs physiques....) et biotiques (chaîne trophique, compétition,...) (Phillips & Meñez, 1988).

Les mers et les océans ont une production primaire faible mais sont parsemés de zones à forte production comme les zones d'upwelling, les mangroves, les récifs coralliens, les estuaires. Ces zones constituent avec les herbiers de véritables oasis dans le milieu marin. Les herbiers de phanérogames marines sont très productifs (tableau 2).

Par unité de surface, la production primaire des herbiers est de loin supérieure à celle du phytoplancton. Leur croissance peut être aussi rapide et leur densité aussi grande que celles de certaines céréales (tableau 2).

La production primaire des herbiers varie en fonction de l'espèce, de la profondeur et de la saison (Den Hartog, 1970; Phillips & Meñez, 1989; Pergent-Martini *et al.*, 1994; Duarte & Chiscano, 1999...) (tableau 3).

Tableau 2: biomasse et production primaire de différentes communautés végétales terrestres et marines (B: biomasse; P: production) (1: biomasse épigée; 2: biomasse épigée + biomasse hypogée).

<i>Communauté</i>	<i>Biomasse</i> $g_{PS}.m^{-2}$	<i>Production</i> $g_{PS}.m^{-2}.a^{-1}$	<i>Références</i>
Forêt tropicale	45000	1900	Whittaker (1975)
Forêt tempérée	35000	1240	Whittaker (1975)
Savane	4000	880	Whittaker (1975)
Toundra	600	150	Whittaker (1975)
Culture	1000	660	Whittaker (1975)
Phytoplancton	9,2	130	Cébrian & Duarte (1994)
Récif corallien	2000	292	Whittaker (1975); Crossland <i>et al.</i> (1991)
Macroalgue	40	365	B: Cébrian & Duarte (1994); P: Charpy-Rouband & Sournia (1990)
Mangrove ₁	1070	960	De Boer (2000)
Phanérogame marine₂	460	1000	Duarte & Chiscano (1999)

Les phanérogames marines représentent une production nette annuelle de $0,6.10^9$ tonnes de carbone (soit 1,13% de la production primaire totale marine) (Duarte & Cebrian, 1996; Duarte, 1999) et constituent, au niveau mondial, un puits de carbone non négligeable ($0,08.10^9$ t C.an⁻¹) (Hemminga & Duarte, 2000).

Au niveau des herbiers de *P. oceanica*, le carbone est incorporé, d'une part, dans des structures ayant soit un turn-over relativement rapide (les feuilles) qui sont souvent exportées dans les zones profondes avec «perte» du carbone et d'autre part, dans des structures ayant un turn-over lent (les racines et les rhizomes) avec un stockage du carbone pour des périodes qui peuvent être très longues (*e.g.* 5000 ans, Romero *et al.*, 1994).

En résumé, les principaux rôles des herbiers peuvent être énumérés comme suit (Phillips & Meñez, 1988):

- les plantes stabilisent le sédiment et protègent les côtes contre les tempêtes et les ouragans;
- les feuilles diminuent la vitesse des courants et de la houle. Elles augmentent la sédimentation et réduisent la mise en suspension de la matière organique et inorganique;
- l'herbier sert d'abri et de nourriture à une multitude d'animaux juvéniles, adultes, de passage ou résidents;
- l'herbier constitue le point de départ de chaînes alimentaires;
- les herbiers ont une croissance, une biomasse et une production élevées;

Tableau 3: exemple de production primaire foliaire de différentes espèces de phanérogames marines.

<i>Espèce</i>	<i>Site et profondeur</i>	<i>Production</i> <i>g_{Ps}.m⁻².a⁻¹</i>	<i>Référence</i>
<i>Halodule uninervis</i>	Papouasie Nouvelle Guinée 4 à 7 m	115	Bay & Demoulin (1989)
<i>Zostera marina</i>	Hollande 1 m	160 à 400	Lent & Verschuure (1995)
<i>Enhalus acoroides</i>	Indonésie 1 à 2 m	180 à 500	Azkab (1996)
<i>Cymodocea nodosa</i>	Espagne 1 m	370 à 450	Pérez & Romero (1994)
<i>Heterozostera tasmanica</i>	Australie 0,6 à 3,6 m	414 à 616	Bulthuis & Woelkerling (1983)
<i>Syringodium filiforme</i>	Floride 1,5 m	570	Short <i>et al.</i> (1993)
<i>Posidonia sinuosa</i>	Australie 4 m	690	Cambridge (1996)
<i>Posidonia oceanica</i>	Corse 10 m	700	Bay (1984)
<i>Posidonia australis</i>	Australie 2,5 m	986	Cambridge (1996)
<i>Amphibolis antarctica</i>	Shark Bay (Australie) 3 m	1600	Walker & McComb (1988)
Moyenne des valeurs maximales de 30 espèces distribuées à travers le monde		1390	Duarte & Chiscano (1999)

1.2. CYCLE DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE.

Divers éléments sont nécessaires au développement et au maintien des plantes. N, P, S, K, Ca et Mg sont classés parmi les macroéléments. Ils sont nécessaires en quantité importante et constituent, chacun, entre 0,2 et 1,5 % du poids sec de la plante. D'autres éléments comme le Fe, le Mn, le Zn et le Cu, le Cl, le Mo, le B classés parmi les microéléments, constituent, chacun, entre 0.0006 et 0,1 % du poids sec. Ces éléments sont plus ou moins disponibles dans l'environnement. Les végétaux doivent les absorber⁴ et ensuite les assimiler⁵. Seule la problématique de l'azote et du phosphore sera abordée dans ce travail.

1.2.1. L'AZOTE

L'azote possède 5 électrons sur la couche externe. Il a une valence principale 3 mais présente d'autres valences dans les composés tel que NO ou N₂O. Son état d'oxydation peut aller de +V sous forme d'ion nitrate (NO₃⁻) à -III sous forme d'ion ammonium NH₄⁺ (c'est dans cet état réduit qu'il apparaît dans la plupart des composés synthétisés par les organismes vivants).

⁴ Absorption: ingestion d'un aliment par un être vivant. C'est une étape antérieure à l'assimilation.

⁵ Assimilation: remaniement, au prix d'un important apport d'énergie, obtenue notamment grâce au catabolisme, des molécules absorbées en molécule de matière vivante du végétal considéré.

L'azote généralement directement utilisable par la plupart des organismes autotrophes eucaryotes est l'azote combinés: les nitrates NO_3^- , les nitrites: NO_2^- et/ou l'azote ammoniacal ($\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$) et les composés organiques comme l'urée ou les acides aminés. L'ion nitrate est l'espèce thermodynamiquement la plus stable.

Les apports terrestres (fluviaux, percolation...), les apports suite à des remontées d'eau plus profondes et ceux résultant de l'échange entre le sédiment et l'eau, sont parmi les facteurs qui contrôlent la concentration de l'azote inorganique dans la colonne d'eau des écosystèmes côtiers.

1.2.2. FIXATION DE L'AZOTE MOLECULAIRE N_2

L'azote moléculaire (N_2) est la forme la plus abondante de l'azote dans l'eau de mer ($760 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ à 25°C) (Copin-Montégut, 1996). Cet énorme réservoir est indisponible pour les plantes et les animaux: la fixation d'azote (N_2) est confinée à quelques groupes spécialisés de procaryotes (cyanobactéries, bactéries) qui possèdent la nitrogénase. Le N_2 est particulièrement stable et sa réduction en ammonium demande un minimum de 16 ATP par molécule de N_2 fixée et ne peut avoir lieu qu'en présence d' O_2 .

L'absorption de l'azote est primordiale au niveau des herbiers. Les concentrations en azote inorganique disponibles sont souvent limitantes pour le maintien et la croissance des phanérogames marines (Touchette & Burkholder, 2000a). Même si un recyclage efficace de l'azote existe au niveau du sédiment ceci n'est pas suffisant pour satisfaire à la totalité des besoins (Iizumi *et al.*, 1982; Moriarty *et al.*, 1985; Dennison *et al.*, 1987; Caffrey & Kemp, 1992). La capacité de fixer l'azote

moléculaire au niveau de la rhizosphère et par les cyanophycées épiphytes des feuilles (Yamamuro, 1999) représente donc un apport supplémentaire. L'azote moléculaire fixé dans les herbiers varie entre 0,1 et 140 mg N.m⁻².jour⁻¹ (*Zostera noltii* et *Thalassia testudinum* respectivement). Ceci est à comparer avec des sédiments marins non colonisés (0,002 au Japon et 0,65 mg N.m⁻².jour⁻¹ face à New York) (Patriquin & Knowles, 1972; Whitney *et al.*, 1975; Welsh *et al.*, 1996). Certains auteurs ont proposé l'existence d'une association symbiotique entre les phanérogames et des organismes diazotrophes hétérotrophes (Capone & Budin, 1982). Capone (1988) a démontré que le ¹⁵N₂ fixé au niveau des racines de *Zostera marina* par les bactéries sulfato-réductrice de la rhizosphère migrait dans les feuilles. Il a suggéré que les bactéries bénéficieraient du carbone organique de la plante et lui apporteraient de l'azote fixé. On trouve des bactéries capables de fixer le N₂ dans les sédiments où vivent les phanérogames marines mais aussi au niveau de leurs racines (tableau 4) (Hebert, 1999).

Tableau 4: bactéries hétérotrophes, capable de fixer l'azote, présentes dans le sédiment et dans les racines des phanérogames marines.

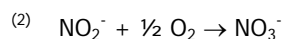
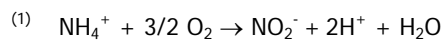
Genres	Habitat	Références
<i>Azotobacter spp</i>	sédiment	Patriquin & Knowles (1972)
<i>Azospirillum spp</i>	racine de zostère	Hebert (1999)
<i>Vibrio spp</i>	racine de zostère	Shiech <i>et al</i> (1988)
<i>Desulfovibrio spp</i>	sédiment	Patriquin & Knowles (1972)
<i>Clostridium spp</i>	sédiment	Patriquin & Knowles (1972)

1.2.3. AMMONIFICATION

Toute matière organique vivante contient de l'azote (acides nucléiques, protéines, ...), qui peut être reminéralisé sous forme d'ammonium (NH_4^+). La transformation de l'azote organique en ammonium est appelée ammonification. L'ammonification est soit une simple réaction de désamination, soit une série d'étapes complexes mettant en jeu des enzymes hydrolytiques. Ces enzymes sont capables de scinder les grosses molécules contenant l'azote en des unités monomériques solubles. L'azote organique dissous est sous forme d'acides aminés, de petits polypeptides, d'acide nucléique et d'urée. Les microorganismes contenant les protéases sont, par exemple, les *Pseudomonas spp*, *Vibrio spp*, *Proteus spp*, *Serratia spp*, *Bacillus spp*, *Clostridium spp* ainsi que des actinomycètes. La totalité de l'ammonium libéré n'est pas utilisée par les producteurs primaires. Une partie est oxydée en nitrate (nitrification) par les chimiolithotrophes qui constituent le lien dans le cycle de l'azote entre la phase réduite et la phase oxydée. Ces bactéries nitrifiantes récupèrent une partie de l'énergie de la réaction d'oxydation de l'ammonium et utilisent le carbone inorganique pour constituer leur structure.

1.2.4. NITRIFICATION

La nitrification se déroule en deux étapes. Une première oxydation ⁽¹⁾ de l'ammonium en nitrite et une seconde ⁽²⁾ pour donner les nitrates, les deux par l'intermédiaire de bactéries.



L'oxygène libéré par les racines favorise la nitrification dans la rhizosphère des phanérogames marines qui peut être vingt fois plus élevée que dans un sédiment non colonisé (Sand-Jensen *et al.*, 1982).

1.2.5. DENITRIFICATION

La dénitrification est le processus de réduction réalisé par des bactéries hétérotrophes qui utilisent les ions nitrates comme accepteur d'électron et les réduisent soit en ammonium, soit en gaz N_2 ou N_2O (peroxyde d'azote). La différence essentielle entre la nitrification et la dénitrification est l'accepteur d'électrons: O_2 ou NO_3^- respectivement. Cela explique que la dénitrification soit favorisée par l'absence d'oxygène (milieux anoxiques). La présence des phanérogames marines favorise ce processus par la quantité élevée de matière organique du sédiment et par la quantité plus élevée de carbone organique excrété au niveau des racines.

1.2.6. ABSORPTION DE L'AZOTE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES

La source prédominante d'azote dans les herbiers est l'ammonium dont les concentrations moyennes dans l'eau interstitielle varient entre 1 et 180 μM (Touchette & Burkholder, 2000) selon la composition du sédiment et la communauté de phanérogames en place. Dans la colonne d'eau, la quantité d'azote disponible est souvent inférieure à 3 μM .

L'acquisition de l'azote au niveau des racines est parfois limitée par la diffusion (Stapel *et al.*, 1996). La proportion assimilée par les différents organes (feuilles ou racines) dépend de l'espèce et des conditions environnantes de concentration dans les deux compartiments eau et sédiment (Iizumi *et al.*, 1980; Terrados & Williams, 1997; Bird *et al.*, 1998; Lee & Dunton, 1999; Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*). Cette double possibilité d'acquérir l'azote par les feuilles et par les racines est probablement le reflet d'une adaptation aux conditions de pauvreté en nutriments (Burkholder *et al.*, 1994).

Les besoins en azote *de novo* pour la croissance et le fonctionnement de la plante sont réduits par la translocation de cet élément des tissus âgés vers les tissus jeunes (Borum *et al.*, 1989; Lepoint *et al.*, accepted; Gobert *et al.*, submitted).

1.2.7. ASSIMILATION DE L'AZOTE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES

L'assimilation de l'azote inorganique est complexe. L'assimilation du NH_4^+ se fait à l'aide de la glutamate synthétase avec utilisation d'ATP pour former de la glutamine dans le cytosol (feuilles et racines) et dans les chloroplastes. Ensuite le glutamate est régénéré par la glutamine synthétase (Touchette & Burkholder, 2000).

Avant d'être assimilés, les nitrates doivent être réduits. La nitrate réductase est l'enzyme impliquée dans cette étape. Elle les réduit en nitrites dans le cytosol en utilisant, chez les phanérogames, la NADH comme donneur d'électron.

L'accumulation des nitrites est toxique, ils doivent être réduits en ammonium (par une ferredoxine-nitrite réductase particulière (Fe-NiR) dans les chloroplastes). Cette réduction d'une molécule de nitrite requiert 6 électrons de la ferredoxine.

1.2.8. LE PHOSPHORE

Le phosphore est un élément nutritif essentiel dont les formes minérales majoritaires en milieu marin sont les orthophosphates ($H_nPO_4^{(3-n)}$). On utilise généralement le terme «phosphate» pour rendre compte des différentes formes d'orthophosphates présents dans l'eau de mer (PO_4^{3-} : 9,5 %, HPO_4^{2-} : 89,5 %, $H_2PO_4^-$: 1 %). Le phosphore est absorbé par les végétaux marins sous forme organique et minérale. La disponibilité du phosphore est notamment conditionnée par la nature du substrat. Lorsque celui-ci est carbonaté, les phosphates peuvent s'adsorber sur les grains du sédiment et ne seront par conséquent plus disponibles pour les végétaux (Moriarty & Boon, 1989; Short *et al.*, 1990; Fourqurean & Zieman, 1992).

1.2.9. ABSORPTION DU PHOSPHORE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES

Le phosphore, comme l'azote, peut être absorbé par les racines et par les feuilles (Brix & Lyngby, 1985) mais aussi par les rhizomes (Touchette & Burkholder, 2000). Le phosphore inorganique est absorbé à travers des transporteurs membranaires. La proportion absorbée par les différents organes dépend de l'espèce et des

concentrations dans les différents compartiments eau-sédiment (Brix & Lyngby, 1985). Dans les conditions eutrophes, le rapport de concentration entre le phosphore dans la colonne d'eau et dans le sédiment est relativement élevé, il favorise l'absorption par les feuilles. Dans ce cas, la plante a une tendance à moins développer ses racines (Perez-Lloréns & Niell, 1995).

La translocation de phosphore d'un tissu à l'autre peut également réduire les besoins *de novo* (de 3 à 65 %) (Penhale & Thayer, 1980; Brix & Lyngby, 1985).

1.2.10. ASSIMILATION DU PHOSPHORE CHEZ LES PHANEROGAMES MARINES

Le PO_4^{3-} ne nécessite pas de réduction avant l'assimilation et entre directement dans les voies métaboliques par l'adénosine diphosphate (liaison ester entre l'ADP et P_i qui donne l'ATP) ou sur une chaîne carbonée.

Le phosphore est essentiel au métabolisme de la plante, en cas de besoins plus élevés ou de limitation par le milieu, la plante augmente l'activité des phosphatases soit pour un recyclage interne accru (phosphatases acides) soit pour une meilleure utilisation des ressources extérieures (phosphatases alcalines). De plus ces enzymes sont peu spécifiques et sont capables de catalyser une large gamme de composés phosphorés (Pérez & Romero, 1993; Lapointe *et al.*, 1994).

1.3. L'HERBIER À POSIDONIA OCEANICA.

Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile est une phanérogame marine, endémique de la Méditerranée. Elle appartient à l'ordre des Najadales et à la famille des Posidoniacées. Le genre *Posidonia* existait déjà au Crétacé.

Les herbiers actuels sont installés depuis 8000 à 9000 ans, durant l'Holocène, lors de la dernière remontée d'eau en Méditerranée (Boudouresque *et al.*, 1981). Ils recouvrent actuellement une surface estimée entre 25000 et 50000 km² (Pasqualini *et al.*, 1998).

Les posidonies ont été largement décrites dans la littérature (Den Hartog, 1970; Boudouresque & Meinesz, 1982; Cinelli *et al.*, 1995...). Elles ont la même structure cellulaire (Colombo *et al.*, 1983) et la même morphologie que les autres phanérogames marines.

Description morphologique: des racines adventives, une tige enfouie dans le sédiment (ou rhizome) et des feuilles rubanées (en moyenne 7 feuilles) à insertion alterne distique regroupée en un faisceau. Les rhizomes se développent horizontalement (compétition pour l'espace: rhizome plagiotrope) ou verticalement (compétition pour l'accès à la lumière: rhizome orthotrope) (Caye, 1980). Ces deux types de croissance des rhizomes amènent à la formation de la matre, une formation typique de couches de rhizomes, de racines et de sédiment fortement compactés. La matre peut atteindre plusieurs mètres, son élévation plus ou moins

rapide au cours du temps (1 mètre par siècle) peut amener l'herbier à fleur d'eau, constituant ainsi un récif-frangeant puis un récif-barrière.

Description cellulaire: une coupe transverse de la feuille montre à chaque face de celle-ci une monocouche de cellules épidermiques contenant des chloroplastes et recouverte d'une fine cuticule. Le mésophylle est constitué de 3 à 4 couches de larges cellules parenchymateuses qui contiennent également des chloroplastes. Sous l'épiderme, les cellules contiennent des fibres de cellulose qui jouent un rôle de soutien. L'épiderme et le mésophylle sont interconnectés par des plasmodesmes et permettent le transport symplastique⁶.

La posidonie a des exigences strictes: généralement, les herbiers se développent sur des substrats meubles après stabilisation et enrichissement en matières organiques du sédiment par d'autres phanérogames de plus petites tailles: les Cymodocées, ou par des algues (*Caulerpa prolifera* par exemple). L'espèce supporte des températures comprises entre 10 et 22°C selon Den Hartog (1971), entre 10 et 28°C selon Boudouresque & Meinesz (1982), son optimum se situant entre 17 et 20°C; elle est eurytherme ce qui lui permet de coloniser de grandes surfaces de l'étage infralittoral (Augier *et al.*, 1980). Elle est sténohaline et disparaît aux abords des embouchures des fleuves. La lumière et la transparence des eaux sont des facteurs déterminants pour sa croissance. La limite bathymétrique est essentiellement régie par la pénétration de la lumière; les herbiers de posidonies peuvent coloniser le sédiment jusqu'à une quarantaine de mètres de profondeur.

La survie des herbiers est le résultat d'un équilibre entre le taux de sédimentation et la vitesse de croissance des rhizomes. Si la sédimentation est trop importante, l'herbier risque d'être enseveli; inversement en cas de départ massif de sédiment les rhizomes peuvent se déchausser et se briser au gré des tempêtes.

⁶ Symplaste: ensemble des cytoplasmes qui sont en continuité grâce au plasmodesmes.

D'autres phanérogames marines telles que *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, *Zostera noltii* Hornemann, *Zostera marina* Linnaeus et une espèce venant de la Mer Rouge récemment apparue (en 1926), *Halophila stipulacea* (Forsskal) Ascherson, poussent en Méditerranée (Den Hartog & Van der Velde, 1993).

On reconnaît généralement huit autres espèces du genre *Posidonia* qui colonisent les côtes ouest et sud de l'Australie (Kuo & Cambridge, 1984) (*Posidonia ostenfeldii* Den Hartog, *Posidonia sinuosa* Cambridge & Kuo, *Posidonia angustifolia* Cambridge & Kuo, *Posidonia australis* Hooker f., *Posidonia robertsoniae* Kuo & Cambridge, *Posidonia coriacea* Cambridge & Kuo, *Posidonia kirkmanii* Kuo & Cambridge, *Posidonia denhartogii* Kuo & Cambridge). Récemment, Campey *et al.* (2000) ont démontré qu'il n'y a pas de raison que *Posidonia coriacea* et *Posidonia robertsoniae* soient considérées comme deux espèces différentes.

1.3.1. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

P. oceanica colonise les côtes européennes (France, Corse, Sardaigne, Italie, Yougoslavie, Grèce, Turquie) et les côtes Nord Africaines (Egypte, Libye, Tunisie, Algérie) sans s'étendre dans la mer Noire (Den Hartog, 1970; Phillips & Meñez, 1988). Cette distribution s'interrompt au niveau des estuaires suite aux trop fortes variations de salinité et à la disponibilité en lumière trop faibles (*e.g.* Rhône, Pô, Nil).

1.3.2. BIOMASSE, DYNAMIQUE ET REPRODUCTION

La biomasse et la production primaire des herbiers de posidonies ont été étudiées à différentes profondeurs, sur différents sites et à différentes saisons mais également avec différentes techniques (Zieman, 1974; Bedhomme *et al.*, 1983; Libes, 1984).

P. oceanica est la phanérogame marine dominante en Méditerranée, elle présente les biomasses foliaires les plus élevées avec des valeurs maximales dépassant un kilo de poids sec par mètre carré (Duarte & Chiscano, 1999). La biomasse des rhizomes et des racines est encore plus élevée et est en moyenne le double de celle des feuilles (Francour, 1985; Duarte & Chiscano, 1999). *P. oceanica* représente dans la frange côtière l'un des producteurs primaires les plus importants (tableau 5), des valeurs de production entre 97 et 3700 g_{ps}.m⁻².an⁻¹ ayant été mesurées (Alcoverro, 1995).

La reproduction des posidonies se fait soit par reproduction sexuée avec formation de fleurs, de fruits et de graines, soit par reproduction végétative avec multiplication et croissance des rhizomes ou bouturage.

Les herbiers à *P. oceanica* qui couvrent entre 1 et 2 % des fonds méditerranéens constituent une base importante de la richesse des eaux littorales méditerranéennes (Boudouresque and Meinesz, 1982). Ils jouent un rôle capital au niveau écologique par la production (Libes, 1984) et l'exportation (Romero *et al.*, 1992) de grandes quantités de matière végétale vers le large ou vers les côtes, par la production d'oxygène, et en constituant des lieux de frayère, de nurserie ou d'habitat pour des milliers d'espèces animales et végétales. Ils jouent un rôle primordial au niveau des équilibres littoraux par une stabilisation du substrat, une

réduction de la force des courants et des vagues, une protection des plages (Boudouresque & Meinesz, 1982).

Tableau 5: exemple de production nette épigée (f: feuille, g: gaine) et hypogée (ra: racine; rh: rhizome) de *P. oceanica* en Méditerranée.

Site	Prof.	Production épigée ($g_{ps}.m^{-2}.an^{-1}$)	Production hypogée ($g_{ps}.m^{-2}.an^{-1}$)	Référence
Saronikos (Grèce)	5 m	1600		Panayotidis & Simboura, 1989
Ischia (Italie)	10 à 12 m	370 à 570	42	Pergent & Pergent- Martini, 1991
Iles Medes (Espagne)	13 m	620 (f) +146 (g)	37 (rh) +23 (ra)	Mateo <i>et al.</i> , 1997
Calvi (Corse)	10 m	603	34	Bay, 1984
Méditerranée (Corse, France, Sardaigne et Turquie)	0 à 32 m	126 - 1231	4 – 66 (rh)	Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994
Estimation	5 m	880	84	Duarte & Chiscano, 1999
Moyenne	15 m	416		Rico-Raimondino, 1995
		(production totale)		

Des centaines d'espèces animales et végétales ont été recensées sur les feuilles de posidonies (Van der Ben, 1971; Mesureur, 1981; Lepoint, 1994 ; Lepoint *et al.*, 2000b). Beaucoup de groupes de micro-organismes, d'algues et d'invertébrés sont représentés. Cependant, seulement une quinzaine d'espèces (faune et flore confondues) sont considérées comme caractéristiques de la biocénose (*e.g.* les Phaeophycées *Myrionema orbiculare*, *Castagnea cylindrica* et *Castagnea irregularis*, les Hydrozoaires *Sertularia perpusilla* et *Monotheca posidoniae* et les Bryozoaires *Electra posidoniae* et *Fenestrulla joanae*).

La plupart des autres espèces, bien que parfois très fréquentes et très abondantes, ne sont pas inféodées aux herbiers. *Melobesia lejolisi* (Rhodophycées), représente bien ce type d'espèce: elle a une prédilection pour la surface lisse des feuilles de *Posidonia oceanica* où on la retrouve toute l'année et à toutes les profondeurs mais elle colonise également d'autres substrats (rochers ou macro-algues). Il faut ajouter à ces faune et flore épiphytes de nombreux protistes et autres micro-organismes: foraminifères, diatomées, cyanobactéries et bactéries. Ces trois derniers taxons forment le "feutre épiphyte". Les bactéries sont des pionniers de la colonisation qui se retrouvent sur les nouvelles feuilles mais aussi sur quelques centimètres à la base des feuilles en croissance. Les diatomées sont également considérées comme des pionniers: elles forment un tapis continu sur quelques centimètres à la base des feuilles. Ce feutrage épiphyte constitue une partie des proies des foraminifères, des invertébrés filtreurs épiphytes ou des mollusques et crustacés brouteurs appartenant à la faune vagile des frondaisons de l'herbier.

La flore épiphyte, très riche, est dominée d'un point de vue spécifique par les rhodophycées (algues rouges), ensuite viennent les phaeophycées (algues brunes), enfin, les chlorophycées (algues vertes). Les mélobésiées, corallinacées

encroûtantes, sont des colonisatrices précoces: elles s'installent généralement sur les nouvelles feuilles après les premières diatomées.

La faune épiphyte est essentiellement constituée par des organismes invertébrés filtreurs (hydrozoaires, bryozoaires, polychètes, tuniciers,...), auxquels sont associés les foraminifères extrêmement abondantes à la surface des feuilles et des rhizomes. La plupart des espèces possèdent un test calcaire épais, large à la base et résistant aux mouvements de l'eau. Ils sont généralement cités comme des pionniers de la colonisation: ils s'installent sur les premières mélobésiées (épiphytisme de second degré) ou sur les surfaces libres des jeunes feuilles ou des feuilles en croissance. De nombreux hydrozoaires (*i.e.* *Sertularia perpusilla*, *Monotheca posidoniae*) colonisent les feuilles de posidonies très souvent à partir de la base des feuilles, ils sont parmi les premiers organismes animaux à se développer au moment de la repousse.

Plusieurs espèces de tuniciers, représentés par la famille des Dydemnids et l'espèce *Botryllus schlosseri*, couvrent de larges surfaces de feuilles en été, mais, comme pour les hydrozoaires, ils n'ont pas une répartition uniforme dans l'herbier. Des polychètes sédentaires souvent localisés dans les parties apicales des feuilles, se développent plus tardivement que les autres animaux: ils sont d'ailleurs souvent installés sur le tapis de mélobésiées.

Les bryozoaires constituent, de loin, le taxon le plus florissant: 37 espèces ont été recensées sur les feuilles et à peu près autant sur les rhizomes.

L'espèce la plus abondante (en surface de feuille couverte) et la plus caractéristique de la faune épiphyte, *Electra posidoniae*, est totalement inféodée aux posidonies (figure 4). Cette espèce peu calcifiée et souple se développe de façon unilamellaire et parallèlement aux nervures de la feuille ce qui lui permet de suivre, dans une certaine mesure, les mouvements des feuilles sans opposer de résistance au courant.

La distribution bathymétrique et saisonnière ainsi que l'arrangement spatial des taxons animaux et végétaux sont clairement influencés par des facteurs tels que le développement de la plante-hôte, l'hydrodynamisme, les exigences thermiques ou photiques, la compétition interspécifique pour l'accès au substrat ou à la nourriture et, enfin, l'impact des organismes brouteurs de la faune vagile. La communauté épiphyte augmente la productivité de l'herbier de 18 à 56 % (Hemminga and Duarte, 2000).

Depuis de nombreuses années, les herbiers de posidonies subissent les effets néfastes des activités anthropiques (Boudouresque *et al.*, 1975; Boudouresque *et al.*, 1980; Bourcier, 1980; Blanc et Jeudy de Grissac, 1989, Charton *et al.*, 1993; Guillen *et al.*, 1994; Short & Wyllie-Echeveria, 1996...). La destruction et l'érosion de l'herbier sont provoquées par les arts trainants, la pêche à l'explosif, les ancres des embarcations, les aménagements côtiers, les pollutions chimiques, l'augmentation de la turbidité...

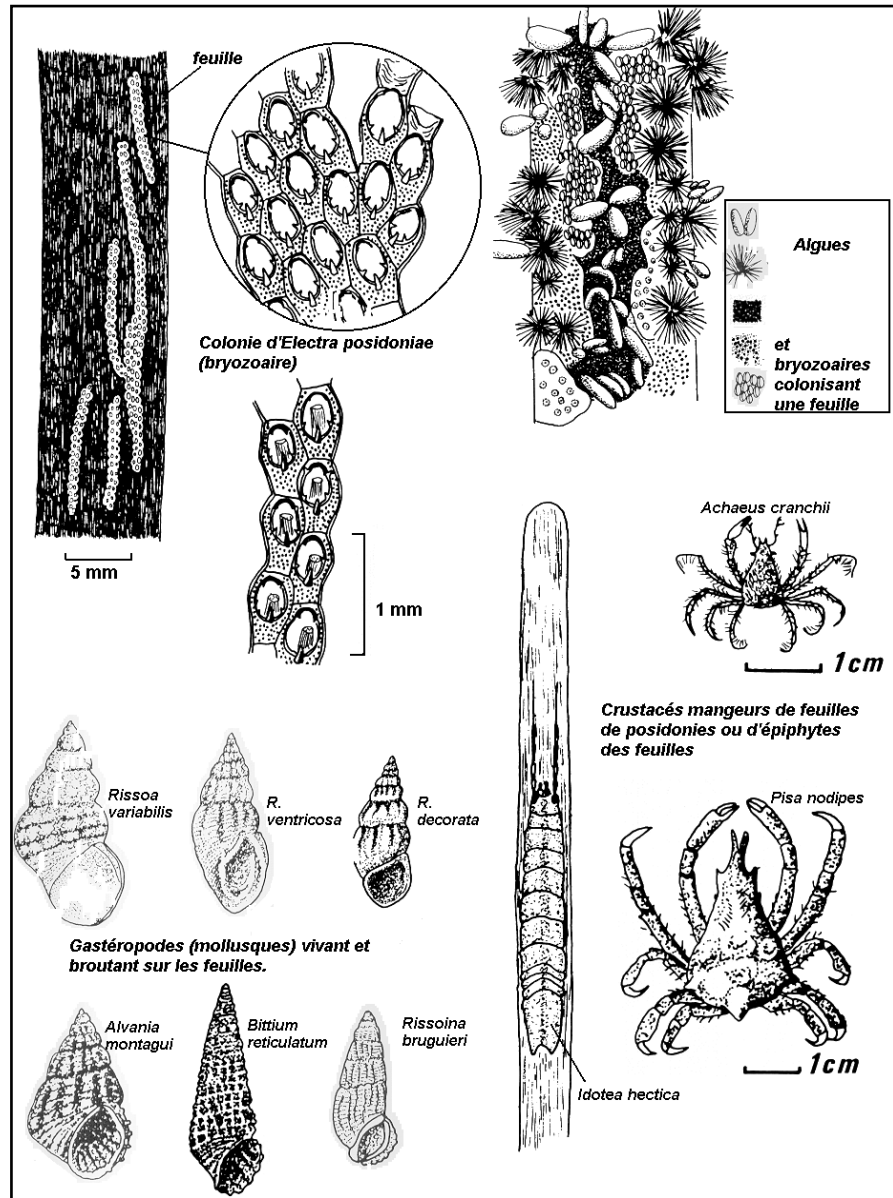


Figure 4: quelques exemples d'épiphytes (d'après Boudouresque et Meinesz, 1982).

1.3.3. DYNAMIQUE DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE DANS L'HERBIER A P. OCEANICA

Les posidonies ont la possibilité de prélever les substances nutritives nécessaires à leur développement à partir du sédiment grâce aux racines mais également dans la colonne d'eau par les feuilles (Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*). En plus de cette absorption directe, les posidonies pourraient comme d'autres espèces fixer les éléments nutritifs via des organismes symbiotiques dans les racines mais aussi au niveau des feuilles. Une partie non négligeable des nutriments présents dans les écosystèmes dominés par *P. oceanica* est issue de la reminéralisation *in situ* de la matière organique produite par ces plantes (42 % de la production primaire; Pergent-Martini *et al.*, 1994). La sédimentation est aussi à l'origine d'un apport conséquent en nutriments: en diminuant la vitesse des courants, les feuilles de posidonies contribuent à la sédimentation des débris organiques en suspension dans l'eau, source d'azote et de phosphore.

L'ammonium issu de la dégradation de la matière organique (ammonification), auquel s'ajoute l'ammonium obtenu grâce aux micro-organismes après fixation de l'azote atmosphérique et celui résultant de la dissimilation réductrice des nitrites et des nitrates, pourra soit être directement absorbé, soit, suite à l'intervention de bactéries aérobies, oxydés en nitrites ou en nitrates. Les nitrites et les nitrates sont absorbés par les posidonies; ils peuvent également être transformés en azote gazeux ou en ammonium par l'intermédiaire de bactéries.

L'absorption de l'azote par *P. oceanica*, dans la Baie de La Revellata, a été étudiée par Lepoint (2001). Les feuilles et les racines de *P. oceanica* absorbent l'azote dans des proportions différentes. Les racines absorbent 10 et 2 fois plus vite respectivement, le NH_4^+ et le NO_3^- que les feuilles. Cependant, suite aux problèmes de diffusion des nutriments dans le sédiment, il est probable que les feuilles et les racines de *P. oceanica* contribuent de façon égale au budget en azote. Comparées aux autres phanérogames marines, les posidonies ont une faible affinité pour l'azote. Elles se comportent comme les fucales: algues de grandes tailles, vivant plusieurs années (Lepoint *et al.*, 2000c).

Les posidonies sont constamment en compétition avec les autres producteurs primaires pour l'azote. Elles développent des stratégies alternatives comme des mécanismes de stockage et de remobilisation de l'azote. Elles ont une absorption lente mais continue. Lepoint (2001) a estimé que les besoins annuels en azote des posidonies étaient assurés par une absorption de 25 et 45 % par les feuilles, 15 à 35 % par les racines avec un recyclage interne qui correspond à 40 % des besoins. Il a également démontré que l'azote peut être remobilisé à partir des vieilles feuilles pour assurer partiellement la croissance des nouvelles.

Le phosphore, issu de la matière organique morte, est transformé par les micro-organismes détritiques du sédiment en phosphates dissous qui pourront directement être assimilés par les racines et les feuilles (figure 5).

L'exportation de matériel foliaire vers d'autres écosystèmes (figure 5) constitue une perte conséquente en éléments nutritifs (4 à plus de 80 % de la production foliaire; Ott, 1980; Francour, 1990; Romero *et al.*, 1992; Pergent-Martini *et al.*, 1994; Matéo *et al.*, 1997). L'importance de cette déperdition est déterminée par les conditions environnementales (direction et force des courants), la pression de broutage et l'efficacité du recyclage interne des nutriments contenus dans les feuilles.

Les organismes détritivores n'ont accès qu'à la strate superficielle du sédiment (le premier mètre); une partie importante de la matière organique morte de la matre n'est pas recyclée, constituant une perte importante d'éléments nutritifs, *i.e.* un puits biogéochimique. Ce piégeage de matière organique a été estimé à 29 % de la production primaire nette de *P. oceanica* en terme de carbone (Pergent *et al.*, 1994) et à 3,5 à 4,4% des besoins annuels en azote et en phosphore des posidonies (Romero *et al.*, 1992).

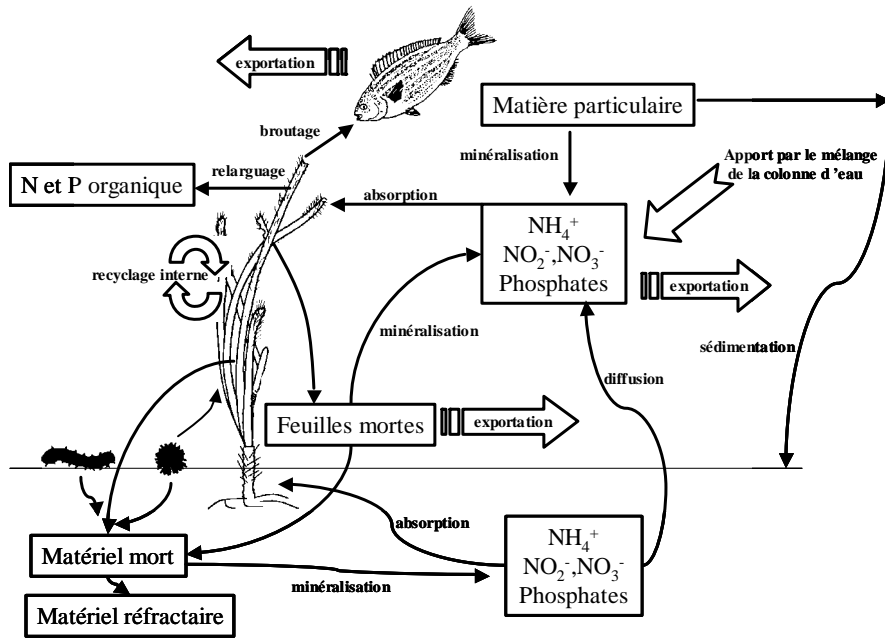


Figure 5: schéma de la dynamique de l'azote et du phosphore au sein de l'herbier à *P. oceanica*.

Les feuilles libèrent de l'azote et du phosphore (Hemminga *et al.*, 1991; Romero *et al.*, 1994). De plus, durant la dégradation du matériel foliaire mort, de l'azote et du phosphore sont relargués et une partie de ces nutriments est exportée vers d'autres zones, 35% de la concentration initiale en azote et en phosphore chez *P. oceanica* sont exportés pendant les processus de dégradation (Romero *et al.*, 1992). Une partie des nutriments qui diffusent à partir du sédiment peut être exportée hors de l'herbier. Enfin, le broutage des feuilles (et des épiphytes) par des organismes herbivores intervient, mais pour une faible part, dans l'exportation de nutriments (\pm 13% de la production foliaire est prélevée; Cebrian & Duarte, 2001).

1.4. LA BAIE DE LA REVELLATA

1.4.1. DESCRIPTION

La Baie de Calvi (ville de 4000 habitants en période hivernale) est située en Méditerranée (8°45 E, 42°35 N) sur la côte Nord-Ouest de la Corse. Elle a une surface de 22 km² avec une frontière en mer ouverte de 6,3 km entre La Punta Spano à l'est et La Punta Revellata à l'ouest. Cette baie se subdivise en deux parties: la Baie de La Revellata et le Golfe de Calvi respectivement à l'Ouest et à l'Est de la citadelle de Calvi (figure 6).

La pente des fonds est douce (pente moyenne de 2 %) et la profondeur augmente régulièrement jusqu'à 100 m en bordure de la baie. Au delà, la pente est beaucoup plus forte en relation avec la présence d'un canyon sous-marin à moins d'un kilomètre de la frontière ouverte de la baie.

Les marées sont de faible amplitude (une dizaine de cm maximum). En Baie de La Revellata comme en Baie de Calvi, la structure verticale de la colonne d'eau peut être divisée en deux régimes: un régime stratifié entre mai et octobre avec des eaux plus chaudes en surface et un régime bien mélangé durant le reste de l'année.

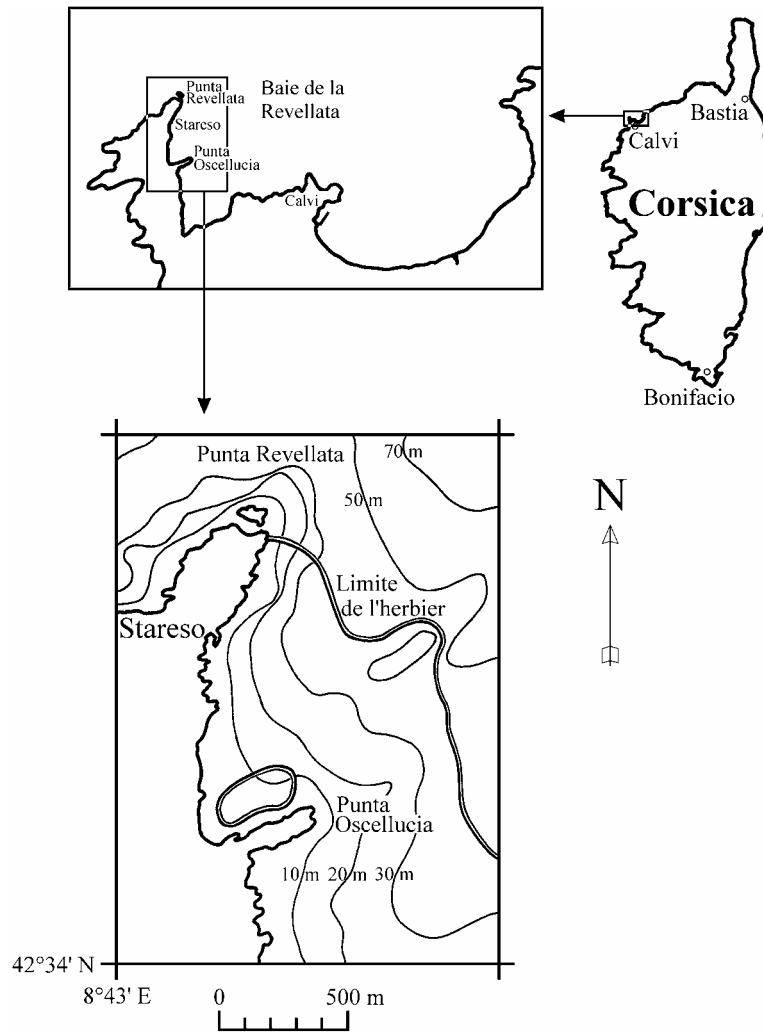


Figure 6: position de la Baie de La Revellata.

En régime stratifié, la profondeur de la couche plus chaude et le gradient de température dépendent des évolutions temporelles du flux de chaleur ainsi que des conditions météorologiques (la profondeur moyenne de la thermocline est de 25-30 m). Durant toute l'année, la colonne d'eau subit les effets des vents dominants, les deux secteurs dominants des vents en Baie de Calvi sont les vents du secteur Sud-Ouest (le Libeccio) et ceux du secteur Nord-Est qui soufflent essentiellement en hiver (figure 7). Lorsque soufflent les vents du secteur Sud-Ouest, la couche de mélange augmente. Par contre, en condition de vent du secteur Nord-Est, des eaux d'origine profonde plus froides entrent dans la baie et remontent vers la surface (Norro, 1995).

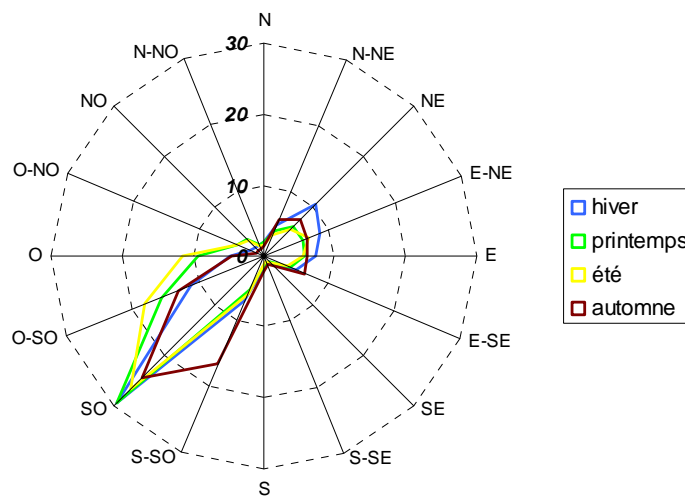


Figure 7: diagramme de fréquence de direction des vents enregistrés à la station météo de La Revellata durant l'année 2000 (S. Djenidi et G. Lacroix, données non publiées).

Le temps de résidence des eaux dans la Baie de Calvi est d'une dizaine de jours en été et d'approximativement cinq jours en hiver (Norro, 1995). Cette différence est due à la plus grande fréquence des vents de secteur Nord-Est. Les conditions de vents au large et à l'intérieur de la baie ont une influence sur les courants (Norro, 1995). Les mouvements d'eau (houle, courant) engendrés par ces vents sont d'une importance capitale car ils conditionnent et modifient les apports extérieurs et la resuspension du matériel déjà en place sur le fonds (Dauby, 1984; Brohee *et al.*, 1989; Frankignoulle & Bouquegneau, 1990; Dauby *et al.*, 1995; Hecq, 2002).

Deux cours d'eau se jettent dans la baie: le Fiume Secco à l'est et la Figarella au centre. Seuls les alluvions du Fiume Secco alimentent la plage de Calvi (Ozer et Comhaire, 1988). Les eaux de ruissellement jouent un rôle non négligeable (Janssens, 2000) au niveau des apports dans la baie.

Il faut également ajouter les apports anthropiques principalement par l'émissaire des égouts de la ville de Calvi, soit par exemple $\pm 1\ 100\ 000\ \text{m}^3.\text{an}^{-1}$ en 1998 (Janssens, 2000).

On distingue généralement trois types de producteurs primaires qui dominent la baie: l'herbier qui couvre 40% de la Baie de La Revellata (Janssens, 2000), les algues des rochers et le phytoplancton. Le phytoplancton a une production estimée à 900 t de carbone an^{-1} (pour l'ensemble de la Baie de Calvi) (Dauby, 1985). Au delà de la limite de l'herbier (entre 40 et 50 à 60 m de profondeur) se développe la biocénose à fonds détritiques côtiers (figure 8). Plus au large (au delà de 60 m), les fonds sont couverts de vases terrigènes côtières (Bay, 1978).

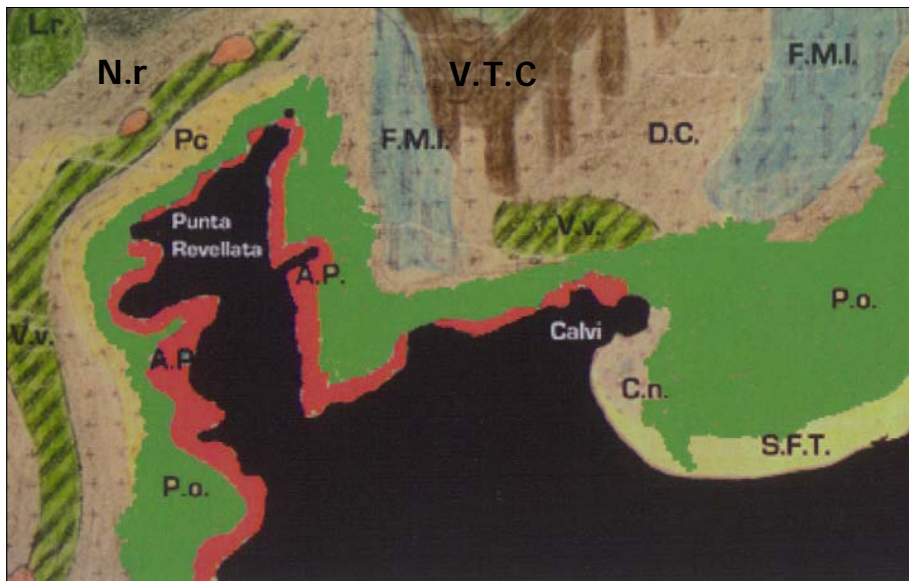


Figure 8: carte des biocénoses de la Baie de Calvi (Vaissière, Fredj et Falconetti ; non publié),
 D.L. : détritique au large ; L.r. : *Laminaria rodriguezii* (phéophycée) ; V.v. : *Vidalia volubilis*
 (rhodophycée) ; F.M.I. : fonds meubles instables ; D.C. : détritique côtier ; V.T.C. : vase
 terrigène côtière ; P.o. *Posidonia oceanica* ; C.n. : *Cymodocea nodosa* ; S.F.T. : sable fin
 terrigène ; A.P. : algues photophiles, P.c. : précorralligène ; N.r. : *Neolampas rostellata*.

1.4.2. L'HERBIER A P. OCEANICA DE LA BAIE DE LA REVALLATA; VARIATIONS SAISONNIERES ET A LONG TERME.

1.4.2.1. Entre 1975 et 1976

Entre 1975 et 1976, l'herbier de posidonies de l'ensemble de la Baie de Calvi a fait l'objet d'une première étude détaillée: sa biomasse et sa production ont été estimées (Bay, 1978; 1984). La production des feuilles de l'herbier de la baie fut alors estimée à 3832 t.an⁻¹ (poids frais) pour une superficie totale de 1071 ha entre 0 m et 38 m de profondeur (une partie des résultats est présentée dans le tableau 9).

1.4.2.2. Entre 1991 et 1992

Une quinzaine d'années après cette première étude de l'herbier, des mesures effectuées sur un même site à 10 m de profondeur (en face de STARESO) ont mis en évidence une augmentation significative (tableau 9) de la densité (nombre de pousses.m⁻²) de l'herbier (Soullard *et al.*, 1994).

A la même époque, d'autres modifications ont également été constatées sur d'autres biocénoses dans la baie (Hoffman *et al.*, 1988; Havelange, 1991; Janssens, 1993) et dans les zones adjacentes (Francour *et al.*, 1994).

Depuis 1981, une augmentation sensible de la présence des Bangiophyceae (indicatrices d'une eutrophisation) a été notée dans l'ensemble de la Baie de Calvi (Hoffman *et al.*, 1988) alors que *Cystoseira balearica*, espèce sensible à la pollution, voyait ses zones de recouvrement et sa biomasse diminuer.

Durant la période estivale, des blooms d'algues mucilagineuses ont été observés en différents points de la baie (Hoffman *et al.*, 2000).

Ces modifications ont été attribuées à des changements des teneurs en nutriments (Hoffman *et al.*, 1988) et à des conséquences du changement du climat (augmentation de la température de l'eau) (Francour *et al.*, 1994).

À la même époque, également, une augmentation de la température de l'eau mer était mise en évidence dans de nombreuses régions du monde (*e.g.* Jones *et al.*, 1986; Béthoux *et al.*, 1990a; Bindoff & Church, 1992; Sahagian *et al.*, 1994, Astraldi *et al.*, 1995...).

Il était donc important de mesurer si cette modification de la densité de l'herbier était le reflet d'un réel changement ayant une conséquence sur sa biomasse ou si il s'agissait uniquement d'une modification de la structure de l'herbier.

Des prélèvements réguliers ont été effectués durant un an, entre mai 1991 et avril 1992, à 10 m de profondeur, en face de STARESO, au même point de prélèvement que celui choisi par Daniel Bay (Belkhiria, 1992; Gobert *et al.*, 1995). Les différentes techniques de mesures et de dosages sont les mêmes que celles utilisées tout au long de ce travail, elles sont décrites de manière détaillée dans la partie « Matériel et Méthodes ».

Ces différents prélèvements et dosages ont permis d'évaluer non seulement les changements au niveau des caractéristiques biométriques de l'herbier depuis 1976,

mais également d'étudier la spéciation du carbone et de l'azote au niveau des feuilles et des épiphytes.

a. Variation mensuelle de la biométrie des pousses

L'ordre de grandeur des différents paramètres (tableau 6) correspond aux données de la littérature (Caye & Rossignol, 1983; Buia *et al.*, 1992).

Les variations mensuelles de la biométrie des pousses (tableau 6, figure 9) traduisent le cycle annuel d'apparition des feuilles, de leur chute et de leur croissance. Sur chaque pousse, les feuilles juvéniles apparaissent tout au long de l'année (une nouvelle feuille apparaît en moyenne tous les 51 jours ; Duarte, 1991b) mais un nombre plus important de feuilles sont initiées dès la fin de septembre jusqu'à novembre. Les vieilles feuilles adultes se nécrosent tout au long de l'année mais les tempêtes plus violentes qui ont lieu en hiver en favorisent la chute. De plus, la durée de vie d'une feuille (entre 7 et 12 mois) dépend de son moment d'apparition: les feuilles formées à la fin de l'automne et au début de l'hiver ont une durée de vie plus longue, celles formées au printemps et en été ont une durée de vie plus courte (Pergent & Pergent-Martini, 1991).

Les feuilles croissent toute l'année mais l'importance de cette croissance dépend de leur âge et de la saison: les feuilles jeunes poussent plus et les feuilles poussent plus au printemps.

Les épiphytes profitent de la surface des feuilles pour s'installer. En plus de la surface disponible, ils dépendent également de la lumière et de la température. Enfin, la surface lisse des feuilles ne peut pas être colonisée par n'importe quel organisme. Certains organismes précurseurs sont nécessaires à l'installation des suivants.

Tableau 6: variations mensuelles entre mai 1991 (M. 91) et avril 1992 (A. 1992) des paramètres biométriques des pousses ($n=10$): nombre de feuilles par pousse (n^{bre} feuilles pousses⁻¹), surface foliaire (cm^2 pousses⁻¹), biomasse des feuilles (g_{PS} pousses⁻¹), biomasse des épiphytes (g_{PS} pousses⁻¹), longueur moyenne des feuilles (L moy) et longueur maximale des feuilles (L max) (cm) (Gobert et al., 1995).

Période	N^{bre} feuilles	cm^2	$g_{\text{PS}} f$	$g_{\text{PS}} e$	L moy	L max
M. 91	4,9±1,1	130±37	0,80±0,71	0,12±0,02	37± 33	62
J. 91	5,1±0,7	170±53	0,73±0,22	0,26±0,03	44±20	67
J. 91	5,3±1,3	145±25	0,60±0,06	0,19±0,04	47±27	39
A. 91	7,0±1,7	155±22	0,74±0,19	0,20±0,10	35±25	41
N. 91	10,0±0,8	135±23	0,58±0,12	0,03±0,01	18±10	33
D. 91	9,2±1,0	100±17	0,45±0,09	0,02±0,01	17±9	32
J. 92	8,2±1,3	160±46	0,69±0,17	0,03±0,01	35±17	45
F. 92	7,2±0,9	152±24	0,59±0,06	0,10±0,01	27±19	45
M. 92	7,2±0,8	165±54	0,65±0,09	0,08±0,03	27±26	56
A. 92	7,0±1,0	185±45	0,79±0,20	0,19±0,03	32±31	62

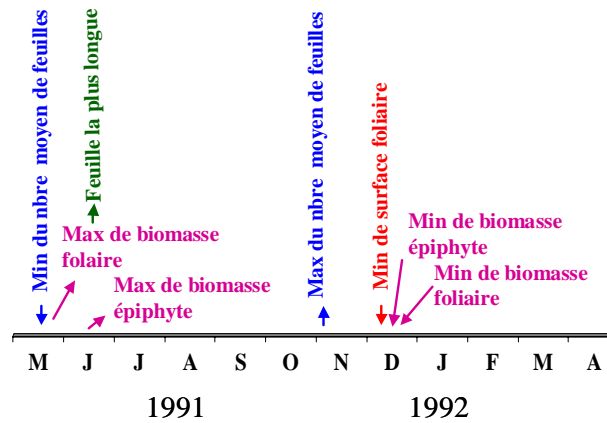


Figure 9: calendrier des événements biométriques de l'herbier de La Baie de La Revellata à 10 m entre mai 1991 et avril 1992 (min: minimum, max: maximum; nbre: nombre).

b. Variation saisonnière de la composition des feuilles et des épiphytes

A 10 m de profondeur, la strate foliaire de l'herbier de la Baie de La Revellata, constitue en moyenne, pour la période de mai 1991 à avril 1992, un stock de 153 g_{ps}. m⁻² de carbone (soit 18 gC.m⁻² et 135 gC.m⁻² pour les épiphytes et feuilles respectivement) et 4,9 g.m⁻² d'azote (soit 0,8 gN.m⁻² et 4,1 gN.m⁻² pour les épiphytes et feuilles respectivement). La teneur en carbonate est négligeable au niveau des feuilles (0,1 à 0,5 % ; Thelin *et al.*, 1982). Par contre, au niveau des épiphytes, 65 % du poids sec correspond à des carbonates de calcium et de

magnésium précipités, soit environ 5 gC.m⁻² de carbone inorganique dans ce type de structure.

Les variations saisonnières des constituants chimiques des feuilles (tableau 7) traduisent les variations des contenus des cellules qui varient en fonction de l'âge de celles-ci (*e.g.* augmentation de la taille de la vacuole) et aussi en fonction de la saison (*e.g.* stockage d'amidon; translocation d'éléments essentiels comme l'azote et le phosphore...).

Les variations saisonnières des constituants chimiques des épiphytes (tableau 7) sont le reflet de l'évolution temporelle de la distribution des différentes espèces d'épiphytes colonisant la surface des feuilles.

Tableau 7: variations saisonnières des teneurs (%_{ps}) en carbone et en azote des feuilles et des épiphytes de l'herbier de La Baie de La Revellata à 10 m entre mai 1991 et avril 1992.

Saison	Carbone		Azote	
	<i>feuille</i>	<i>épiphyte</i>	<i>feuille</i>	<i>épiphyte</i>
printemps	34±11	45±42	1,12±0,22	1,15±0,50
été	43±9	53±42	1,00±0,45	1,65±0,41
automne	47±10	15±3	1,12±0,34	1,49±0,40
hiver	51±8	17±8	2,10±0,62	1,49±0,53

Les teneurs en azote dans les feuilles de *P. oceanica* de la Baie de La Revellata sont, en général, inférieures aux valeurs enregistrées dans d'autres régions de la

Méditerranée par d'autres auteurs (tableau 8). Ces teneurs basses sont à mettre en relation avec le statut oligotrophe particulier de la baie comme nous le verrons dans la suite de ce travail.

Tableau 8: teneur en carbone et en azote (%_{PS}) des feuilles de *P. oceanica*.

	<i>Site</i>	<i>Prof.</i> <i>(m)</i>	<i>Valeur</i> <i>min-max</i>	<i>Période</i> <i>min-max</i>	<i>References</i>
Carbone % _{PS}	?	10	34		Augier & Santimone (1982)
	?	30	31		
	Ischia, Italie	?	25-35	avril 86-novembre 86	Velimirov (1987)
		20	31-34	juillet 88	Romero <i>et al.</i> (1992)
	Espagne	5-13	34-37	septembre-janvier 90-92	Alcoverro <i>et al.</i> (1995)
Calvi, Corse	10	34-51	printemps 92-hiver 92	Gobert <i>et al.</i> (1995)	
Azote % _{PS}	?	10-30	1,3		Augier <i>et al.</i> (1982)
	Ischia, Italie	?	0,6-2,4	août 86-février 86	Velimirov (1987)
		4	1,2-2,0	juillet 83-février 84	Pirc & Wollenweber (1988)
		20	1,3-1,5		Romero <i>et al.</i> (1992)
	Espagne	5-13	1,5-3,0	septembre-janvier 90-92	Alcoverro <i>et al.</i> (1995)
	Calvi, Corse	10	1,0-2,1	été 92-hiver 92	Gobert <i>et al.</i> (1995)

1.4.2.3. Comparaison des données obtenues en 75-76 et celles de 91-92.

La structure de l'herbier, à 10m de profondeur, montre de larges variations entre 1975 (Bay, 1984) et 1991: la densité en pousses a augmenté de 15 % mais la longueur des feuilles a diminué de plus de 30 %. Ces modifications entraînent une régression de plus de 20 % de l'indice foliaire (tableau 9).

Tableau 9: comparaison de paramètres biométriques caractérisant l'herbier à 10m dans la Baie de la Revellata entre 1975-76 et 1991-92 (Max=maximum, M=moyenne, s=écart-type, n=effectif).

		Bay (1984)	Gobert <i>et al.</i> (1995)	t-test
Densité en pousses (pousse . m ⁻²)	M	407	467	<i>p</i> = 0,07
	s	239	146	
	n	32	131	
Longueur des feuilles (cm)	M	39	25	<i>p</i> < 0,01
	s	29	15	
	Max	140	65	
	n	1200	662	
Indice foliaire (m ² . m ⁻²)	M	9,2	7,0	<i>p</i> < 0,01
	s	4,4	1,9	
	n	3166	100	

Connaissant l'importance écologique (biodiversité, cycle de l'azote, du phosphore, du carbone...) et économique (pêche, tourisme...) de l'herbier, il était important d'estimer, si ces données étaient le reflet de simples variations interannuelles ou si elles correspondaient à une véritable diminution de la biomasse de l'herbier, conséquence de sa dégradation. Il était également important de tenter de déterminer quels sont les facteurs environnementaux responsables de ces variations (naturelles ou non).

C'est ce que nous avons entrepris de faire dans ce travail.

1.5. CONTEXTE ET OBJECTIF DU TRAVAIL

Ce travail s'intègre dans un programme d'Action de Recherche Concertée en Océanologie de la Communauté Française (ARC n° 97/02-212) intitulé: *« Interactions, sous contrainte hydrodynamique, entre chaînes trophiques pélagique et benthique en zone côtière. Etude et modélisation des processus physiques et écologiques de contrôle d'un site méditerranéen »*.

La mer Méditerranée est semi-ouverte (0,7 % de la surface mondiale des océans; 0,03% du volume mondial des océans), elle est profonde: 1500 m de moyenne et une profondeur maximale de 4900 m. Ses seuls échanges significatifs avec l'océan se font par le détroit de Gibraltar (15 km de large). Ces échanges alliés aux conditions climatiques vont déterminer les caractéristiques générales de l'ensemble du bassin. La Méditerranée est un bassin de concentration, les pertes d'eau par évaporation ($4000 \text{ km}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (Béthoux 1979)) étant supérieures à la somme des apports (précipitation et apports fluviaux). Le déficit est estimé à $2500 \text{ km}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (Béthoux, 1979). Ce déficit est comblé par un flux entrant d'eau atlantique superficielle qui influence significativement la circulation cyclonique en surface.

Les eaux atlantiques nord, comparées aux autres océans sont pauvres en azote, en phosphore et en silice (Copin-Montégut, 1996). La pauvreté en nutriments de la Méditerranée est maintenue non seulement parce que les apports continentaux sont faibles mais aussi parce que la majorité des nutriments consommés suite aux processus biologiques ou non, sont exportés hors de la Méditerranée par les eaux plus profondes à travers le détroit de Gibraltar.

La Méditerranée est une mer profonde, chaude, salée et pauvre en nutriments. Ces conditions environnementales vont contraindre les caractéristiques des écosystèmes. Seule une étroite bande côtière (1 à 2 % de la Méditerranée) est propice à la production primaire benthique (lumière et nutriments en suffisance) où se développent les peuplements d'algues, les peuplements coralligènes et les herbiers de posidonies.

Les pollutions en tout genre menacent de plus en plus sévèrement l'équilibre écologique de la Méditerranée: augmentation de la concentration en azote et en phosphore ($\pm 0.5\%.an^{-1}$ dans les eaux profondes depuis 1960) suite essentiellement aux apports anthropiques (Béthoux *et al.*, 1998), augmentation de la concentration de certains métaux lourds (Cd, Cu, Zn) (Béthoux *et al.*, 1990b), augmentation de la température et de la salinité suite aux activités anthropiques qui modifient le climat mais aussi diminuent les apports en eau douce (Béthoux, 1999). L'espèce invasive *Caulerpa taxifolia* colonise facilement certaines régions altérées (Chisholm *et al.*, 1997) et empêche à court terme toute recolonisation par l'herbier (Ceccherelli & Cinelli, 1999).

Dans ce travail, nous avons étudié l'herbier de posidonies de la Baie de La Revellata. La Baie de La Revellata est un site privilégié, non seulement parce ce qu'il est longtemps resté protégé des pollutions (la Corse compte peu d'habitant, peu de grosses industries et est baignée par des courants venant du large). C'est également un site privilégié, parce que l'herbier qui colonise la baie est étudié et observé depuis 1976 (Bay, 1978).

Suite aux modifications de la structure de l'herbier constatées au niveau de la densité (Soullard *et al.*, 1994) et de la biométrie (Gobert *et al.*, 1995), nous avons entrepris de déterminer dans quelles mesures ces modifications étaient les

conséquences des changements des conditions environnementales du milieu ou la simple mesure d'une variation naturelle.

Ceci nous a amené à déterminer l'amplitude des variations spatiales dans l'herbier. Les effets de l'herbier sur la dynamique des nutriments entre le sédiment et la colonne d'eau ont été analysés.

Enfin, au cours de ce travail, des floraisons ayant été enregistrées, l'effet de ces floraisons sur la dynamique et les constituants élémentaires des pousses de posidonie a été analysés.

Les objectifs de ce travail sont:

1. Evaluer l'amplitude des variations temporelles de l'herbier à *P. oceanica*, ceci afin de définir l'état de santé de l'herbier et ses changements depuis 1975 et de déterminer l'effet des facteurs environnementaux sur l'amplitude de ces variations.
2. Evaluer les variations spatiales de l'herbier à *P. oceanica* et déterminer l'effet des facteurs environnementaux sur l'amplitude de ces variations.
3. Déterminer dans quelle mesure le sédiment peut être une source de nutriments.
4. Mettre en évidence les facteurs inducteurs de la floraison de l'herbier et déterminer les conséquences de cette floraison sur l'herbier.

Matériel et méthodes



2.1 SITE

Les prélèvements et les expériences *in situ* ont été effectués dans la Baie de La Revellata ($42^{\circ}35'N$, $8^{\circ}43'E$; Calvi-Corse) à 10 m de profondeur entre 1992 et 2000, à proximité de la STATION de REcherches Sous-marines et Océanographiques STARESO (figure 10).

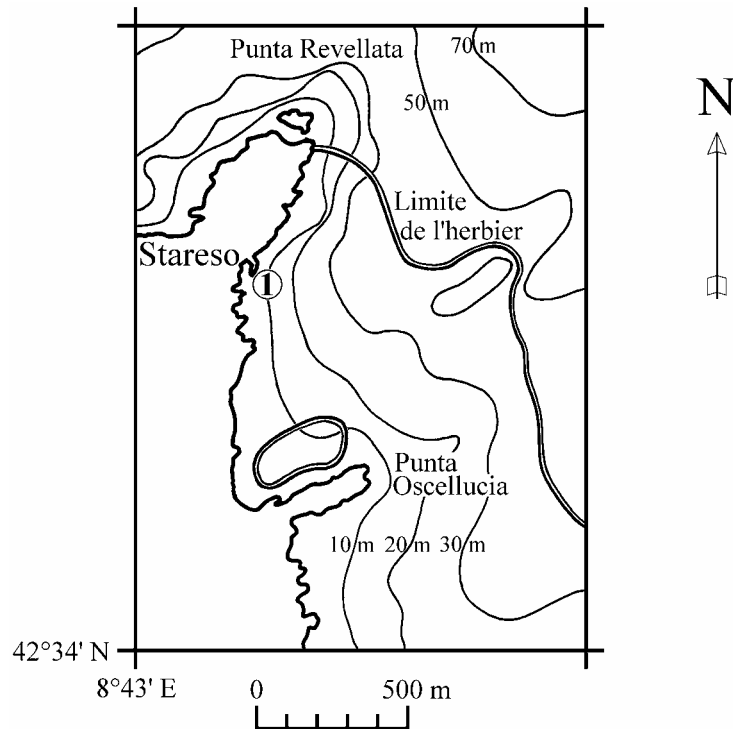


Figure 10: site de prélèvement à 10 m de profondeur en face de STARESO (1)

Ce site à 10 m de profondeur est le même que celui choisi par D. Bay en 1975.

2.2. DONNEES METEOROLOGIQUES

2.2.1. LA TEMPERATURE DE L'EAU

La température de l'eau a été mesurée dans le port de STARESO. D'octobre 1981 à octobre 1996, la température a été relevée sur un thermomètre à mercure immergé à 3m de profondeur. En octobre 1996, une sonde de température (Aandera, précision de 0,01°C) a été installée à 4 m de profondeur (permettant une mesure et un enregistrement continu des données). Une intercalibration des 2 thermomètres a été effectuée. Les résultats de températures présentés dans ce travail sont les températures journalières ponctuelles relevées en matinée à STARESO et communiquées à la station météo de l'aéroport de Calvi (Données Météo-France).

2.2.2. LE FLUX DE PHOTONS

Un rayonnement lumineux est constitué de photons. Son énergie est mesurée en joules (J), sa puissance (flux d'énergie) en watts ($W = J \cdot s^{-1}$). Ce sont les photons qui interviennent dans la photosynthèse et c'est leur nombre qui importe. On exprime ce nombre en moles. Rapporté à l'unité de temps, ce nombre est le flux de photons ($mol \cdot s^{-1}$). La densité superficielle de flux de photons mesurées par des cellules photoélectriques est exprimée en $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$.

A partir d'octobre 1997, lors de chaque campagne, le flux de photons a été mesuré avec un quantamètre Li-Cor (Li 1000) et deux cellules photoélectriques (une cellule en surface (LI-193SA) et une cellule placée à 10 m de profondeur (LI-192SA)) au niveau du site de prélèvement. Les mesures ont été effectuées en continu et intégrées sur une période de 10 minutes. Les résultats sont exprimés en quantité de photons par unité de surface et par unité de temps soit des moles de $h\nu \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$.

2.2.3. L'INSOLATION

L'insolation a été mesurée à l'aéroport de Calvi (Données Météo-France). Elle est exprimée en heure d'insolation par mois. L'appareil prend en compte l'insolation à partir de $120 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$.

2.2.4. LA PLUVIOSITE

La hauteur totale de l'eau provenant des pluies, exprimées en mm d'eau par mois, a été mesurée à l'aéroport de Calvi (Données Météo-France).

2.3. MESURES ET DOSAGES DANS LE COMPARTIMENT VEGETAL

2.3.1. MESURES

2.3.1.1. Estimation de la densité de l'herbier

La densité de l'herbier est le nombre de pousses présentes par m² de substrat. Les comptages de densité ont été réalisés selon la méthode décrite par Soullard *et al.* (1994) recensant le nombre de pousses incluses dans un cercle délimité par un socle de 30 cm de diamètre. Le nombre de pousses a ensuite été ramené par m² de substrat.

2.3.1.2. Biométrie

Pour la biométrie, dix pousses ont été prélevées à l'aveuglette en plongée et directement congelées (-35°C). Ces prélèvements ont pu être réalisés de manière régulière, entre les campagnes, grâce au personnel de STARESO.

Au laboratoire, chaque faisceau a été disséqué. Les feuilles ont été séparées en fonction de leur rang d'insertion.

Elles ont ensuite été classées suivant les 3 catégories définies par Giraud (1979):

- les feuilles juvéniles dont la longueur est inférieure à 5 cm,
- les feuilles intermédiaires dont la longueur est supérieure à 5 cm,
- les feuilles adultes dont la longueur est supérieure à 5 cm et qui présente une ligule (marque visible entre le limbe et la gaine).

Les épiphytes ont été raclés avec une lame de rasoir (Dauby and Poulicek, 1995).

Les mesures biométriques ont été effectuées sur chaque feuille selon les conventions définies par Giraud (1979): longueur totale et largeur de la feuille mesurée à la mi-longueur, et longueur de la gaine (précision : ± 1 mm).

Le poids sec des pousses a été obtenu soit par passage à l'étuve à 60°C pendant 48 heures (Belkhiria, 1992), soit par lyophilisation. La lyophilisation a été systématiquement utilisée dans les cas où des dosages de carbone, azote, phosphore, chlorophylles étaient réalisés dans les tissus.

A partir de ces mesures, les paramètres biométriques ont été calculés. La surface foliaire ($\text{cm}^2 \cdot \text{pousse}^{-1}$), l'indice foliaire (m^2 de feuille. m^{-2} de substrat) ont été calculés à partir des équations suivantes (Giraud, 1979):

$$\text{Surface foliaire} = (\Sigma \text{ des longueurs des feuilles intermédiaires} \times \text{moyenne des largeurs des feuilles intermédiaires}) + (\Sigma \text{ des longueurs des feuilles adultes} \times \text{moyenne des largeurs des feuilles adultes}).$$

$$\text{Indice foliaire} = \text{surface foliaire} \times \text{densité}$$

Le poids sec des feuilles a permis de déterminer la biomasse foliaire ($g_{PS} m^{-2}$ de substrat) en multipliant le poids sec moyen des 10 pousses prélevées par le nombre de pousses par m^{-2} (densité). De la même manière, le poids sec des épiphytes a permis de déterminer la biomasse des épiphytes ($g_{PS} m^{-2}$ de substrat) en multipliant le poids sec moyen d'épiphytes par pousse par le nombre moyen de pousses par mètre⁻² (densité) à la même profondeur.

Le rapport (biomasse des épiphytes/ biomasse des feuilles) E/F, qui rend compte de la quantité relative d'épiphytes par pousse a également été calculé:

$$E/F = \text{biomasse des épiphytes d'un faisceau} / \text{biomasse foliaire du même faisceau}$$

2.3.1.3. Mesure de la croissance foliaire

Pour mesurer la croissance foliaire, la méthode de Zieman (Zieman, 1974 ; Bedhomme *et al.*, 1983) a été utilisée. Elle consiste à faire une marque à la base des feuilles d'un faisceau et d'en mesurer son déplacement après un temps déterminé. Grâce à un objet tranchant, les feuilles d'un faisceau sont percées à la limite de la gaine (ce point sert de repère pour les mesures) (figure 11). Le trou (\emptyset : 1 mm) se déplace en fonction de la croissance de chaque feuille lors du développement des cellules méristématiques.



Figure 11: photo de gauche: Le «Ziemanneur», ustensile tranchant permettant d'effectuer un trou à travers les feuilles du faisceau. Photo de droite (photo D. Vangeluwe) : marque laissée sur la feuille ziemanée, cette marque se déplace lors de la croissance.

2.3.2. DOSAGES

Les feuilles lyophilisées ont été réduites en poudre dans un broyeur à bille (Fritsch type 03. 502) en vue des différents dosages.

Les épiphytes ont été broyés manuellement à l'aide d'un mortier.

2.3.2.1. Le carbone

Les teneurs en carbone ont été déterminées sur une partie aliquote de poudre (± 3 mg) grâce à un analyseur élémentaire CN (Carlo Erba NA-1500NC, Fisons : annexe 1). La poudre des épiphytes a été décarbonatées par l'acide chlorhydrique (1 N), lavée et séchée. Ce traitement à l'acide permet de réaliser spécifiquement le dosage du carbone organique.

2.3.2.2. L'azote

Les teneurs en azote dans les feuilles (et dans les épiphytes) ont été déterminées sur une partie aliquote de poudre de posidonies (± 8 mg) grâce à un analyseur élémentaire CN (Carlo Erba NA-1500NC, Fisons).

2.3.2.3. Le phosphore

Le dosage du phosphore a été réalisé sur une partie aliquote de poudre (35 à 45 mg) après minéralisation par l'acide nitrique (65 %). Six heures après l'ajout de l'acide, les échantillons sont placés dans un bain-marie progressivement amené à 90° C jusqu'à l'obtention d'une solution limpide synonyme d'une minéralisation complète. Les échantillons ont ensuite été dilués 10 x, filtrés et dosés par I.C.P.S. (Induction Coupled Plasma Spectrophotometer).

La limite de détection est de $20\mu\text{g P g}^{-1}_{\text{ps}}$.

2.4. MESURES ET DOSAGES DANS LE COMPARTIMENT SEDIMENTAIRE

Le sédiment a été prélevé en plongée à l'aide de carottes en PVC (4 cm de diamètre et 20 cm de longueur) et congelé (-30° C) directement après la mesure du pH et du potentiel d'oxydo-réduction (cfr 2.4.1.1 et 2.4.1.2).

2.4.1. MESURES

2.4.1.1. Le pH

Le pH a été mesuré dès la sortie de l'eau, en introduisant une électrode (ROSS®) dans le sédiment au niveau d'ouvertures réalisées à différentes hauteurs dans la carotte en PVC.

2.4.1.2. Le potentiel d'oxydo- réduction

Les mesures du potentiel d'oxydo-réduction, exprimé en mV, ont été réalisées à l'aide d'une électrode de platine enfoncée dans le sédiment au niveau d'ouvertures réalisées à différentes hauteurs dans la carotte en PVC.

2.4.2. DOSAGES

2.4.2.1. La granulométrie

L'analyse granulométrique a été réalisée, sur un échantillon représentatif du sédiment, par tamisage pendant 10 minutes sur des tamis de maille 2; 1; 0,5 ; 0,25; 0,125 et 0,063 mm. Chaque fraction obtenue est pesée. Les résultats sont exprimés en % du poids sec de l'échantillon de départ.

2.4.2.2. La teneur en matière organique

La teneur en matière organique a été évaluée par calcination (550° C, 2 h) d'un échantillon représentatif de poudre de chaque carotte. La teneur en matière organique est calculée de la manière suivante:

(Poids sec de sédiment au départ) - (Poids de sédiment après calcination)

Les résultats sont exprimés en % du poids sec de sédiment.

2.5. PRELEVEMENTS ET DOSAGES DANS L'EAU DE LA COLONNE, DE LA STRATE FOLIAIRE ET DU SEDIMENT (EAU INTERSTITIELLE).

2.5.1. PRELEVEMENTS

Tout le matériel servant au prélèvement d'eau en vue de dosage de nutriments a été préalablement soigneusement lavé avec de l'eau acidifiée (2 à 3 % d'acide chlorhydrique) et ensuite rincé à l'eau milli-Q et séché.

L'eau de la colonne a été prélevée *in situ* à profondeur de 5m à l'aide de seringues (60 ml) rincées en plongée trois fois avec l'eau de la colonne juste avant le prélèvement.

Pour prélever l'eau de la strate foliaire, un système de prélèvement à distance a été utilisé (figure 12) afin de minimiser la perturbation de la colonne d'eau.

Description de système, installation, fonctionnement et procédure d'utilisation:

le système est composé d'un ensemble de tuyaux, chacun mesurant 5 mètres de long. Chaque tuyau est placé à une hauteur déterminée par rapport à la surface du

sédiment et maintenu à cette hauteur le long d'un bout entre un flotteur et un lest. L'ensemble est installé *in situ* 24 heures avant les premiers prélèvements. Pour effectuer les prélèvements, le plongeur se place face aux tuyaux à l'extrémité A (figure 12). A l'aide d'une première seringue branchée sur le premier tuyau, 40 ml d'eau sont prélevés et rejetés dans la colonne d'eau (ce volume correspond à la quantité d'eau stagnante dans le tuyau). 30 ml d'eau supplémentaire sont prélevés et serviront aux dosages de nutriments. Cette opération est recommencée pour chaque tuyau, à chaque hauteur.

Les échantillons ont été conditionnés dans des fioles à scintillation, préalablement rincées trois fois avec l'eau du prélèvement. Les échantillons ont été directement congelés (-18° C).

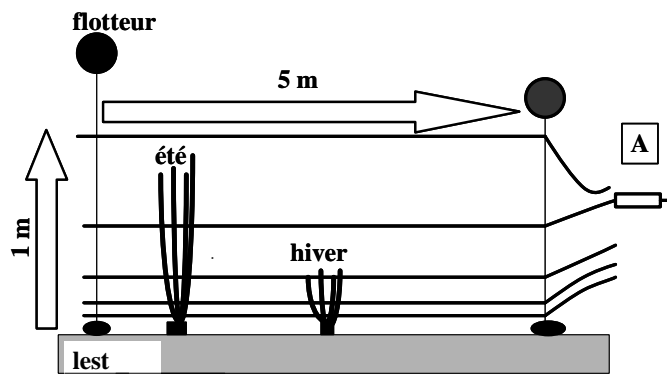


Figure 12: système de prélèvement à distance utilisé pour échantillonner l'eau (colonne et strate foliaire).

Les prélèvements d'eau interstitielle ont été réalisés dans le sédiment grâce à des seringues pourvues chacune d'une aiguille en inox de 10 cm de long. Les seringues ont été installées sur le sédiment, le piston maintenu en position d'aspiration le temps du prélèvement (2 à 3 heures). L'eau prélevée a été filtrée (GF/A Whatman) et ensuite conditionnée de la même manière que l'eau de la colonne.

2.5.2. DOSAGES

Les mesures de concentration en ammonium et en (nitrite+nitrate) ont été réalisées, à STARESO, à l'aide d'une chaîne automatique d'analyse. Les mesures effectuées entre février 1996 et février 1998 ont été réalisées sur la chaîne analytique TECHNICON® de l'unité d'Ecohydrodynamique avec l'aide du DR A. Goffart. A partir de mai 1998, les dosages ont été réalisés sur une chaîne analytique SKALAR®. Les méthodes analytiques utilisées et le type d'appareillage sont similaires. Les limites de détection de ces appareils sont 0,05 et 0,01 µM pour l'ammonium et les (nitrite+nitrate) respectivement.

Les dosages ont été réalisés selon la méthode classique décrite par Strickland and Parson (1972) pour un système automatique (Grasshoff *et al.*, 1999) adaptée pour le milieu oligotrophe.

Les concentrations en phosphates (phosphates inorganiques dissous) ont été dosés par la méthode de Koroleff (1983). Jusqu'en février 1998, les dosages ont été effectués manuellement à l'aide d'un spectrophotomètre. A partir de mai 1998, les dosages ont été réalisés sur la chaîne analytique SKALAR®. La précision de mesure est de 0,01 µM pour les 2 méthodes.

Tous les résultats de concentration en nutriments sont exprimés en μM .

2.6. FLUX DE NUTRIMENTS ENTRE LE SEDIMENT ET LA COLONNE D'EAU

Les flux de nutriments entre le sédiment et la colonne d'eau ont été calculés (2.6.3.) à partir des résultats de variation des concentrations en nutriments obtenues soit en fonction du temps dans une cloche placée sur le sédiment (2.6.1.), soit en fonction de la distance par rapport au sédiment dans un cylindre semi-ouvert (2.6.2.).

2.6.1. DESCRIPTIF DE LA CLOCHE

Description du système, installation, fonctionnement et procédure d'utilisation: le système est composé de trois éléments: un socle et son couvercle, un ensemble de tuyaux flexibles en forme de H et une poche flexible (figure 13). Le couvercle vissé sur le socle cylindrique (\varnothing :12 cm; h: 6 cm) en PVC opaque forme la cloche.

Une branche inférieure du H est reliée à une pompe ($0,5 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$). La branche horizontale du H porte une vanne. Chaque branche supérieure du H porte une vanne et une seringue et sont toutes les deux reliées à une poche souple.

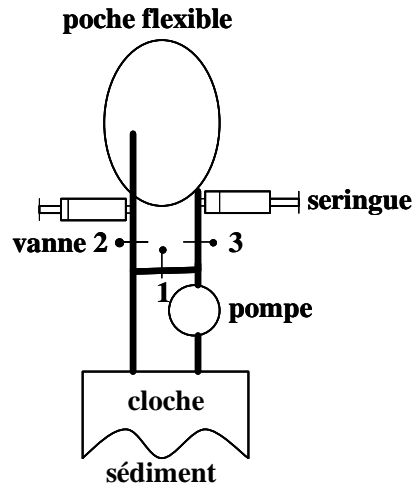


Figure 13: schéma de la cloche benthique utilisée pour mesurer la variation de concentration en nutriments au cours du temps.

Vingt-quatre heures avant le début de l'expérience, le socle est enfoncé de ± 2 cm dans le sédiment.

Avant le début de l'expérience, le plongeur remplit 7 seringues avec 40 ml d'eau libre.

Trois minutes avant le début de la mesure T_0 , le couvercle, l'ensemble des tuyaux et la poche flexible sont fixés au socle, la pompe est mise en route. La vanne 1 est fermée et les vannes 2 et 3 sont ouvertes.

Les échantillons d'eau sont prélevés à T_0 , T_4 , T_{16} , T_{20} et T_{32} minutes selon la même procédure. Une seringue pleine et une seringue vide sont branchées sur les tuyaux.

A T_0 , la pompe est stoppée, les vannes 2 et 3 sont fermées, la vanne 1 est ouverte, 40 ml d'eau sont prélevés dans le système avec la seringue vide et 40 ml d'eau de la colonne sont injectés dans le système. Les vannes 2 et 3 sont réouvertes et la

vanne 1 est refermée, la pompe est rallumée. A T₄ minutes, l'échantillon suivant est prélevé de la même manière.

La dernière seringue permet de doser les teneurs en nutriments dans la colonne d'eau et permet de faire les corrections lors des calculs de flux.

Les échantillons d'eau sont congelés directement après le prélèvement. Ces expériences ont été effectuées en février, juin et octobre 1997.

2.6.2. DESCRIPTIF DU CYLINDRE

Description du système, installation, fonctionnement et procédure d'utilisation: le cylindre benthique (figure 14) est une chambre en plexiglass (h: 50 cm; \varnothing : 12 cm) avec une petite ouverture (1,5 cm) en haut du cylindre. Le cylindre est muni à 5 cm, 10 cm, 20 cm et 40 cm d'un tuyau qui permet de prélever 40 ml d'eau à l'intérieur du système avec des seringues branchées à chaque hauteur.

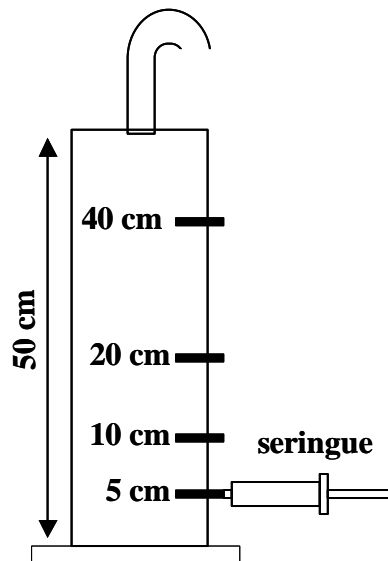


Figure 14: schéma du cylindre benthique utilisé pour mesurer les variations de concentration en nutriments à différentes hauteurs par rapport au sédiment.

2.6.3. CALCULS DES FLUX

Les molécules et les espèces en solution se trouvent en état d'agitation permanente. Cette agitation thermique est désordonnée mais si un gradient de concentration existe pour une substance donnée, il se produit un transport net de cette substance dans le sens du gradient négatif. Le coefficient de diffusion moléculaire D correspond à cet état d'agitation défini par la loi de Fick:

$$F = -D \frac{dC}{dx}$$

où F est la quantité de matière traversant par unité de temps l'unité de surface. dC/dx est le gradient de concentration volumique perpendiculaire à cette surface.

Pour les petites molécules et les petits ions, aux températures et salinités habituelles, les coefficients de diffusion moléculaire se situent entre 1 et $2 \times 10^{-5} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ (Copin-Montégut, 1996)

Dans les étendues d'eau naturelles, le régime laminaire est exceptionnel. Généralement, le régime est turbulent. Les transferts de matière et d'énergie à l'intérieur du fluide se font grâce aux tourbillons qui entraînent en bloc des portions de fluide d'une couche à l'autre. On doit alors faire intervenir des coefficients de diffusion turbulente dont les valeurs sont très variables, mais toujours très élevées: 10^6 et 10^{12} fois plus fortes que les coefficients de diffusion moléculaire (Copin-Montégut, 1996).

Dans la chambre benthique utilisée dans ce travail, le volume d'eau est constant durant la durée de l'expérience et les flux ont été calculés à partir de la pente de la droite d'évolution de la concentration en fonction du temps multiplié par le rapport entre le volume du système et la surface couverte par celle-ci. La concentration de nutriments à l'intérieur de la cloche a été corrigée en fonction de la dilution qui a lieu lors de l'injection des 40 ml d'eau de la colonne après chaque prélèvement.

Les flux ont été calculés comme suit:

$$\text{Flux } (\mu\text{mol cm}^{-2} \text{ sédiment. jour}^{-1}) = (C_2 - C_1) / (T_2 - T_1) \times V \times 24 \times (1/A)$$

où

C_2 : concentration de nutriments (μM) au temps T_2 ,

C_1 : concentration de nutriments (μM) au temps T_1 ,

T_2 : temps final,

T_1 : temps initial,

V : volume du système,

A : surface couverte par la cloche.

Dans le cylindre, les flux ont été calculés comme suit:

$$\text{Flux } (\mu\text{mol cm}^{-2} \text{ sédiment. jour}^{-1}) = (C_2 - C_1) / ((Z_2 - Z_1) \times V) \times (D_s \times 3600 \times 24)$$

où

C_2 : concentration de nutriments (μM) au temps T_2 ,

C_1 : concentration de nutriments (μM) au temps T_1 ,

Z_2 : hauteur 2 (cm),

Z_1 : hauteur 1 (cm),

V : volume du cylindre (cm³).

Un coefficient de diffusion D_s de 16.10^{-6} cm².s⁻¹ a été utilisé pour l'ammonium et les (nitrites + nitrates) et de 7.10^{-6} cm².s⁻¹ pour les orthophosphates pour le calcul des flux (Li and Grégory, 1974).

2.7. ANALYSES STATISTIQUES

Les résultats ont été exprimés en terme de moyenne \pm écart-type (effectif) pour les résultats ayant une distribution normale (TEST DE KOLMOGOROV-SMIRNOF).

Les valeurs minimales et maximales ont également été précisées pour certains paramètres.

Pour tous les tests, nous avons choisi de rejeter l'hypothèse nulle lorsque la valeur du p était inférieure ou égale à 0.05 (*p value* = probabilité d'erreur de première espèce, c'est à dire probabilité de rejeter l'hypothèse nulle lorsqu'elle est vraie). Pour la comparaison des moyennes, des tests ANOVA et des tests de STUDENT ont été effectués. Préalablement à ces tests, la normalité des distributions a été vérifiée à l'aide du test de KOLMOGOROV-SMIRNOV.

Pour estimer le degré de relation linéaire existant entre deux variables, nous avons calculé les coefficients de corrélation linéaire: plus la valeur observée de r est proche de la valeur absolue 1, plus la relation est significative ($r < 0$ = relation décroissante; $r > 0$ = relation croissante).

2. 8. LE KRIGING

Pour visualiser la distribution spatiale des différents paramètres biométriques et des facteurs environnementaux mesurés en différentes stations réparties sur des surfaces d'herbiers (juin 1993, 1996 et 1997), nous avons réalisé, à partir des données, des cartes en utilisant la méthode de «kriging» (logiciel *SURFER*, Golden Software). Le «kriging» est une méthode de cartographie basée sur une technique d'interpolation stochastique de données mesurées, qui permet de tracer les courbes théoriques d'isodensité d'un paramètre. Cette technique a déjà été utilisée pour cartographier l'herbier à *P. oceanica* (Pergent, 1990).

En 1993 (figure 15), une surface de 40000m² a été investiguée. Cette surface, de 100m de large, en face de STARESO, sur 400m de long, couvrait l'herbier jusqu'à sa limite inférieure. Huit stations ont été distribuées de manière aléatoire sur chacune des 11 radiales partant de la côte vers le large.

La position des stations a été repérée de manière précise grâce à un laser. Les stations ont été marquées *in situ* en surface à l'aide d'un flotteur relié au fond à un lest jeté à partir d'une embarcation en liaison avec le laser par radio.

En 1996 et 1997, deux surfaces plus restreintes ont été investiguées (100 et 10 m² respectivement) dans la zone superficielle de l'herbier, en face de STARESO. Le quadrillage de ces surfaces a été réalisé en marquant les différentes stations *in situ*. Les stations de 1996 et de 1997 ont été choisies indépendamment de celles des années précédentes.

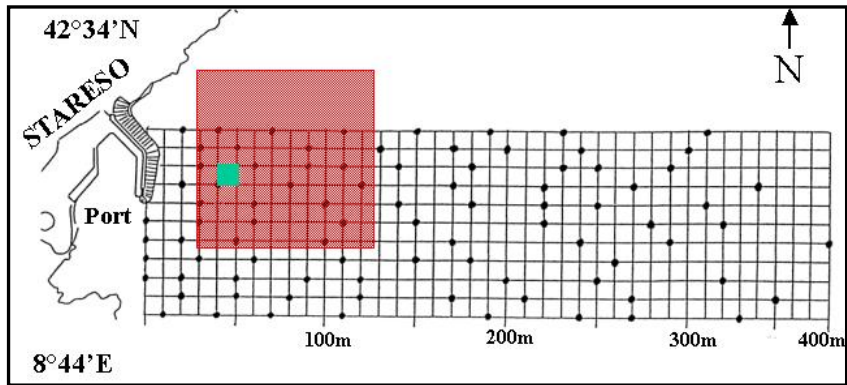


Figure 15: surfaces investiguées en juin 1993 (40000m²), 1996 (10000m², en rouge) et 1997 (100m², en vert) pour l'analyse de la distribution spatiale.

Variations temporelles



3.1. INTRODUCTION

Comme chez d'autres phanérogames marines, la biomasse de *P. oceanica* varie de manière saisonnière. Ces variations saisonnières sont essentiellement contrôlées par le cycle solaire (Buia *et al.*, 1992; Zupo *et al.*, 1997). Les variations saisonnières sont également influencées par les ressources disponibles (nutriments, carbone...) (Alcoverro *et al.*, 1997).

Les pousses de *P. oceanica* vivent une trentaine d'années (Marbà *et al.*, 1996) ce qui fait de cette espèce un outil potentiel pour étudier les changements de la qualité de l'eau à long terme (Marbà & Duarte, 1997). Les caractéristiques générales des herbiers à *P. oceanica* comme leur distribution (*patchiness*, profondeur maximale, densité...), comme la morphologie de leurs pousses (biomasse, nombre de feuilles...) et leur dynamique (production, consommation...) sont des outils qui permettent d'obtenir une image des perturbations du milieu (Pergent *et al.*, 1995; Guidetti & Fabiano, 2000) et traduisent les conditions écologiques du site étudié (Piazzi *et al.*, 2000).

En 1992, des changements drastiques ont été mis en évidence dans l'herbier de la Baie de La Revellata (Gobert *et al.*, 1995) par rapport aux données recueillies par Bay (1978) sur le même site alors qu'aucune modification de biomasse, ni de distribution n'avait été constatée jusqu'en 1986 (Bouquegneau & Frankignoulle, 1987). Les modifications constatées à 10 m permirent de conclure à une diminution de la longueur des feuilles de 35 % conduisant à une diminution de la biomasse de l'herbier de 20% malgré une augmentation de sa densité de 15 % (cfr partie I).

Afin de déterminer son état de santé et son évolution depuis cette époque, une étude à plus long terme des paramètres biométriques de l'herbier a été entreprise. Entre 1992 et 1999, des prélèvements de pousses de posidonies et des comptages de densité ont été régulièrement réalisés, qui ont permis de déterminer la biomasse de l'herbier. A partir des résultats, l'amplitude des variations temporelles a été évaluée. Parallèlement, des mesures de l'ensoleillement, de la pluviosité, de la température et de la lumière ont été réalisées *in situ*. Enfin, des prélèvements d'eau dans la strate foliaire et d'eau interstitielle ont été effectués (les techniques de prélèvements et de mesures sont détaillées dans la partie II: Matériel et méthodes).

Afin de déterminer les causes de variations temporelles de l'herbier, les données concernant ses différents paramètres biométriques (longueur, largeur, nombre de feuilles...) ont été mises en parallèle avec les mesures de différents facteurs environnementaux.

3.2. RESULTATS

3.2.1. LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

3.2.1.1. La température de l'eau

La température mensuelle varie entre un minimum de $13,0 \pm 0,2^\circ\text{C}$ en février 1994 et un maximum de $26 \pm 0,6^\circ\text{C}$ en août 1994, le mois d'août est toujours le plus chaud et généralement le mois de février est le plus froid, sauf en mars 1995, mars 1996 et janvier 1997 (figure 16).

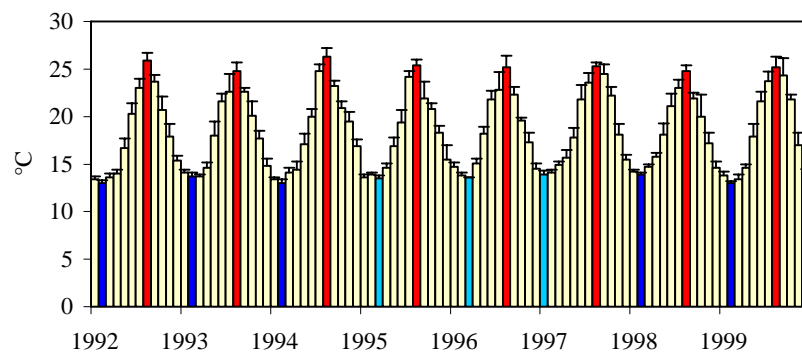


Figure 16: évolution de la température ($^\circ\text{C}$) mensuelle de l'eau du port de STARESO entre janvier 1992 et décembre 1999 (en bleu: les mois les plus froids et en rouge: les mois les plus chauds) (moyenne + écart-type).

3.2.1.2. L'ensoleillement

L'allure des données représentant l'ensoleillement est plus saccadée. Juillet est le mois le plus ensoleillé (sauf en 1992) avec plus de 350 heures de soleil par mois (soit une moyenne de 357 ± 22 h.mois⁻¹ pour la période comprise entre 1992 et 1999). Par contre, les minima apparaissent en janvier, février, novembre ou décembre en fonction de l'année considérée (figure 17).

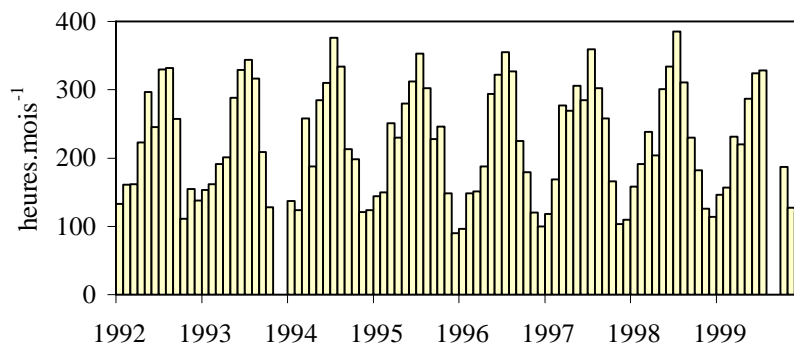


Figure 17: évolution de l'ensoleillement (h.mois⁻¹) mesuré à l'aéroport de Calvi entre janvier 1992 et décembre 1999 (les données de décembre 1993 et d'août 1999 ne sont pas disponibles).

3.2.1.3. La pluviosité

Les mois les plus pluvieux sont les mois de septembre, octobre et novembre (figure 18).

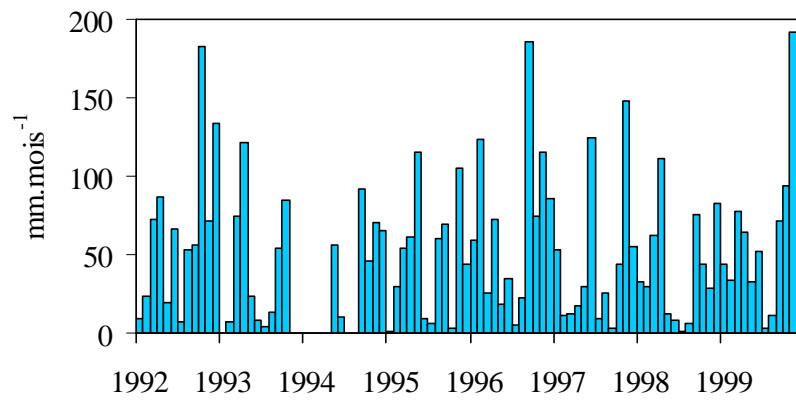


Figure 18: évolution de la pluviosité (mm.mois^{-1}) mesuré à l'aéroport de Calvi entre janvier 1992 et décembre 1999 (les données de janvier 1993, de novembre 1993 à avril 1994 et de décembre 1999 ne sont pas disponibles).

3.2.1.4. Les nutriments.

Les concentrations en nutriments (tableau 10), **dans l'eau de la strate foliaire**, varient entre $\leq 0,10$ et $0,88 \mu\text{M}$ pour le NH_4^+ ($n=199$), $\leq 0,02$ et $1,21 \mu\text{M}$ pour les (nitrite+nitrate) ($n=205$) et $\leq 0,05$ et $0,08 \mu\text{M}$ pour les phosphates ($n=161$). Entre juin et août 1998, les concentrations en NH_4^+ sont plus élevées. Les teneurs en (nitrite+nitrate) sont maximales en février et en mars 1999. Les valeurs les élevées en phosphates ont été mesurées en février et en juin 1999.

Dans l'eau interstitielle (tableau 10), ($n=212$, 212 et 167 pour le NH_4^+ , (nitrite+nitrate) et HPO_4^{2-} respectivement). Les concentrations en NH_4^+ et en phosphates dans le sédiment sont toujours plus élevées que dans l'eau de la strate foliaire. Les teneurs en (nitrites+nitrates) sont en général supérieures aux concentrations de l'eau de la strate foliaire. La forme majoritaire de l'azote inorganique est le NH_4^+ .

Tableau 10: teneurs (μM) en ammonium, nitrite+nitrate, phosphates dans l'eau de la strate foliaire et dans l'eau interstitielle de l'herbier de la Baie de La Revellata à 10 m de profondeur entre décembre 1994 et juin 1999 (nd: valeur inférieure à la limite de détection, les valeurs indiquées en gras correspondent aux moyennes maximales).

	Eau de la strate foliaire			Eau interstitielle		
	NH_4^+	$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$	HPO_4^{2-}	NH_4^+	$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$	HPO_4^{2-}
Déc 94					0,61±0,50 (6)	
Mars 95					0,77±0,58 (3)	
Juin 95	0,70±0,10 (3)	0,40±0,80 (8)		1,98±0,70 (6)	0,24±0,09 (6)	
Juin 96	nd (8)	nd (8)		3,31±2,69 (30)	0,96±1,06 (30)	
Oct 96				4,93±3,51 (20)	0,67±0,66 (20)	
Fév 97	nd (21)	0,07±0,04 (21)	nd (21)	3,49±5,04 (22)	0,75±2,13 (22)	0,57±0,58 (19)
Juin 97	nd (16)	0,18±0,04 (16)	nd (13)	3,66±3,49 (51)	0,22±0,40 (51)	1,40±0,73 (43)
Oct 97	0,15±0,11 (14)	0,09±0,04 (14)	nd (8)	2,75±2,05 (10)	0,73±0,68 (10)	1,33±1,17 (20)
Fév 98	0,18±0,07 (12)	0,12±0,10 (12)	0,06±0,09 (14)	2,38±1,09 (10)	0,89±0,45 (10)	1,22±1,03 (10)
Mai 98	0,32±0,05 (4)	0,06±0,02 (4)				
Juin 98	0,88±0,05 (10)	0,06±0,01 (10)		6,27±1,94 (10)	0,66±0,95 (10)	
Août 98	0,83±0,81 (18)	0,65±0,10 (18)	nd (9)	4,55±2,74 (18)	0,16±0,15 (18)	1,33±0,6 (18)
Oct 98	0,20±0,16 (12)	0,06±0,05 (12)	nd (12)	3,87±3,17 (16)	1,19±0,83 (16)	0,32±0,55 (16)
Fév 99	0,25±0,14 (8)	1,21±0,13 (8)	0,08±0,06 (8)	2,84±1,63 (13)	1,86±2,65 (13)	1,01±0,63 (13)
Mars 99	0,20±0,10 (19)	1,13±0,49 (21)	0,06±0,02 (21)	1,28±2,03 (10)	0,33±0,40 (10)	1,46±0,46 (10)
Avril 99	0,18±0,13 (16)	0,23±0,38 (15)	nd (16)	2,02±2,41 (21)	0,22±0,24 (21)	1,21±0,65 (21)
Mai 99	0,26±0,19 (22)	0,14±0,04 (22)	0,05±0,04 (23)	1,36±0,46 (6)	0,32±0,21 (6)	1,30±0,68 (6)
Juin 99	0,50±0,46 (16)	0,19±0,09 (16)	0,08±0,08 (16)	1,30±2,75 (10)	0,19±0,24 (10)	1,56±0,48 (10)

3.2.2. LES PARAMETRES BIOMETRIQUES DE P. OCEANICA

3.2.2.1. Le poids sec des feuilles et des épiphytes

Le poids sec des feuilles et des épiphytes présente un cycle annuel avec des valeurs minimales en hiver et des valeurs maximales en été (figures 19 et 20). La valeur la plus élevée a été relevée en juin 1995 ($1,9 \pm 1,3$ g_{ps}.pousse⁻¹) pour les feuilles et en juin 1994 pour les épiphytes ($0,5 \pm 0,3$ g_{ps}.pousse⁻¹). Au cours de l'année 1998, des valeurs particulièrement basses de biomasse d'épiphytes ont été enregistrées (figure 20).

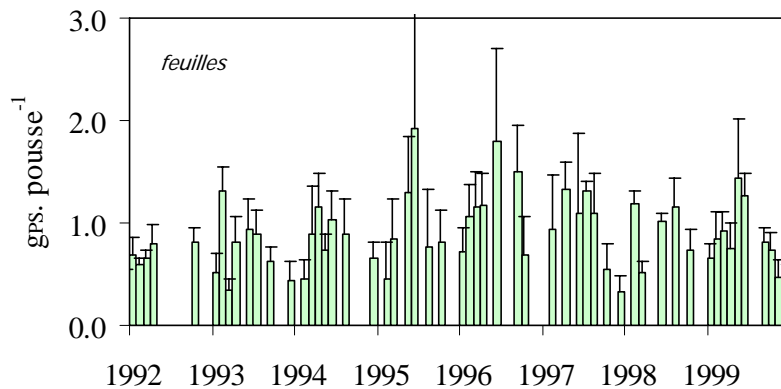


Figure 19 : évolution du poids sec des feuilles par pousse dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne+écart-type.

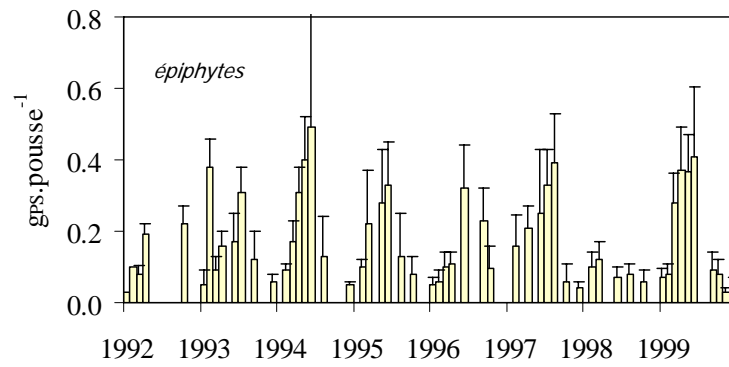


Figure 20 : évolution du poids sec des épiphytes par pousse dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne+ écart-type.

3.2.2.2. Le nombre de feuilles par pousse

Le nombre de feuilles par pousse (figure 21) est minimum en été et maximum en hiver. Le nombre de feuilles par pousse varie entre $4,2 \pm 0,5$ feuilles.pousse⁻¹ (juin 1994) et $9,0 \pm 2,1$ feuilles.pousse⁻¹ (décembre 1997).

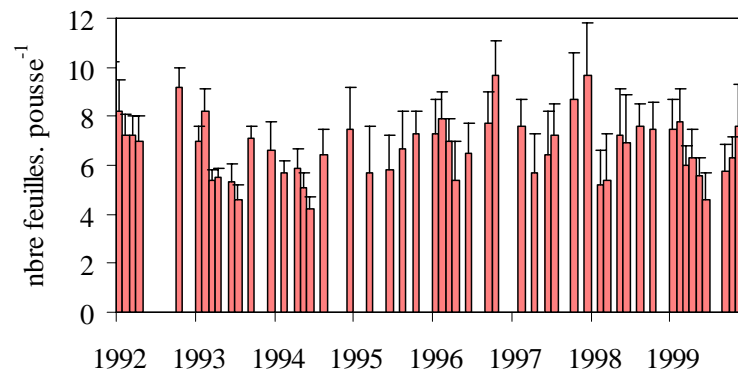


Figure 21: évolution du nombre de feuilles par pousse dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne +écart-type.

3.2.2.3. La largeur des feuilles

Les feuilles étaient particulièrement étroites en 1993 ($0,73 \pm 0,40$ cm en janvier), ensuite leur largeur varie entre $0,85 \pm 0,08$ et $1,05 \pm 0,10$ cm. Les feuilles sont plus étroites en hiver (figure 22).

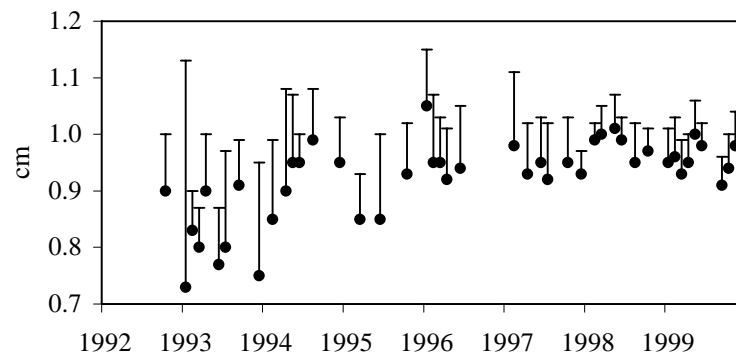


Figure 22: évolution de la largeur des feuilles dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne + écart-type.

3.2.2.4. La longueur maximale des feuilles

La longueur maximale des feuilles est atteinte en été, la valeur la plus élevée a été enregistrée en 1994 (130 cm ; figure 23).

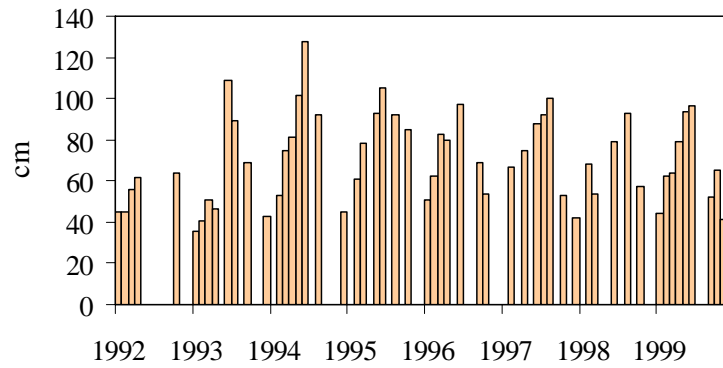


Figure 23: évolution de la longueur maximale des feuilles dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur.

3.2.2.5. La densité

La densité varie entre une valeur minimale de 250 ± 84 pousses.m⁻² en mai 1994 et une valeur maximale de 542 ± 133 pousses.m⁻² en octobre 1998 (figure 24).

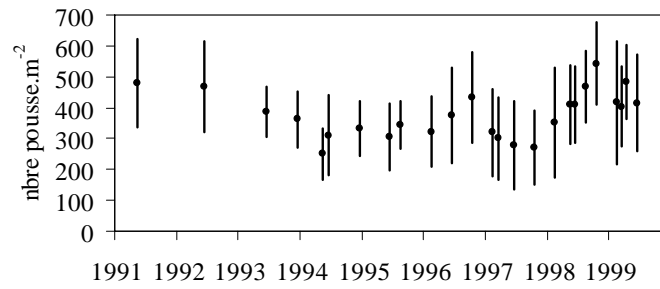


Figure 24: évolution de la densité dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre juin 1991 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne \pm écart-type.

3.2.2.6. La croissance des feuilles

La croissance foliaire (tableau 11) est minimale en mars 1999 (e.g. 6.0 mm.jour⁻¹.pousse⁻¹) et maximale en août 1998 (e.g. 16,8 mm.jour⁻¹.pousse⁻¹).

Tableau 11 : valeurs (moyenne \pm écart-type (effectif)) de la croissance foliaire (mm. pousse⁻¹.jour⁻¹) de *P. oceanica* de la Baie de La Revellata mesurée entre janvier 1994 et décembre 1999 à 10 m de profondeur.

Période	Croissance
Janv 94	7,0 \pm 3,0 (10)
Mars 94	8,0 \pm 3,0 (10)
Mai 94	11,0 \pm 4,0 (20)
Oct 97	7,8 \pm 2,9 (14)
Fév 98	7,9 \pm 4,4 (15)
Août 98	16,4 \pm 21.2 (10)
Oct 98	11,8 \pm 2.9 (10)
Mars 99	6,0 \pm 2,3 (10)
Avril 99	9,0 \pm 3,5 (10)
Juin 99	10,7 \pm 2.4 (16)
Déc 99	10,4 \pm 2,4 (45)

3.2.2.7. La surface foliaire

La surface foliaire est maximale en été et minimale en hiver. La valeur maximale a été enregistrée en juin 1996 et la valeur minimale en décembre 1997 (figure 25).

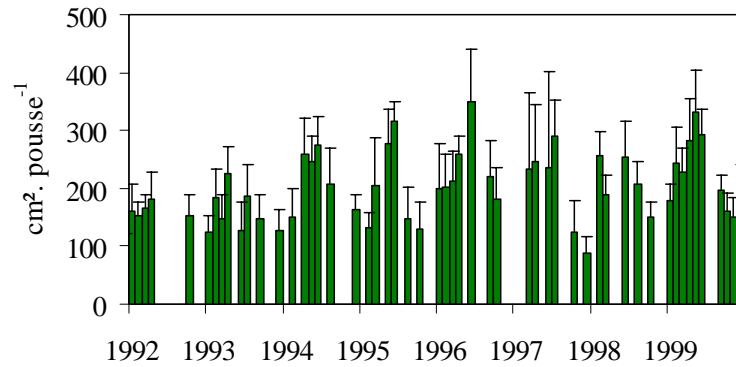


Figure 25: évolution de la surface foliaire des pousses de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne + écart-type.

3.2.2.8. L'indice foliaire

L'indice foliaire (figure 26) a été calculé uniquement quand les prélèvements de pousses permettant de calculer les surfaces foliaires étaient réalisées simultanément avec des comptages de densité. L'indice foliaire de l'herbier varie entre 3.3 et 13.6 m^2 de feuille. m^{-2} de sédiment.

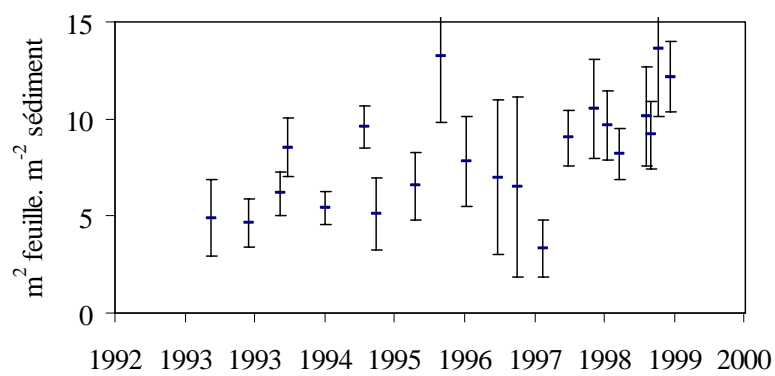


Figure 26: évolution de l'indice foliaire des pousses de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1992 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne + écart-type.

3.3. DISCUSSION

La mise en commun de toutes les données recueillies entre 1992 et 1999, nous a permis d'établir le cycle annuel des facteurs environnementaux et des paramètres biométriques de l'herbier moyennés sur 8 ans (figures 27 à 34) (Ces moyennes ont été obtenues en utilisant les valeurs mensuelles obtenues chaque année).

3.3.1. LE CYCLE ANNUEL

3.3.1.1. *La température, l'ensoleillement, la pluviosité et le flux de photons*

La température de l'eau augmente régulièrement depuis le mois de février au mois d'août. Contrairement à la température et à l'ensoleillement, la pluviosité présente une allure bimodale avec deux maxima: un en novembre et un autre en avril. Le climat de la Baie de La Revellata est un climat ouest méditerranéen typique avec un régime de pluie très discontinu au printemps et en automne, la sécheresse estivale est forte et même absolue certaines années (figure 27).

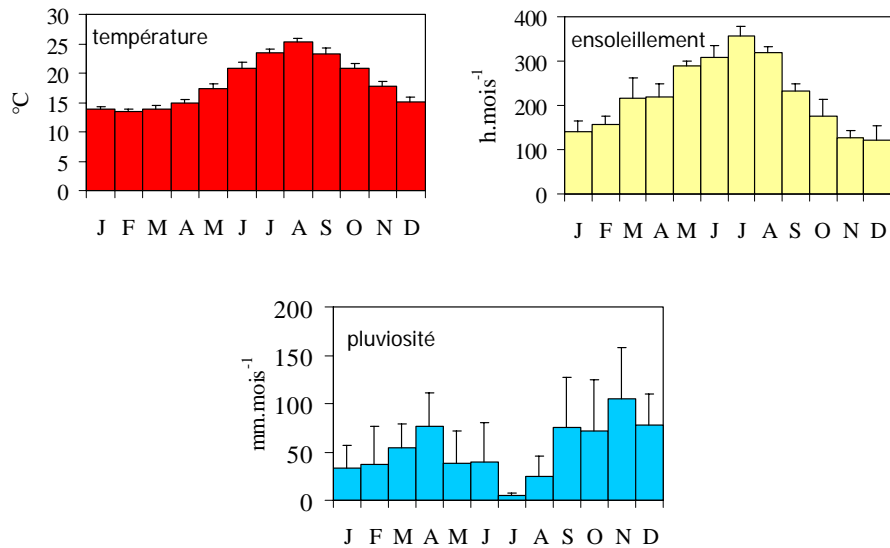


Figure 27: cycle annuel de la température de l'eau à STARESO et de l'ensoleillement et de la pluviosité à l'aéroport de Calvi (moyenne des données de janvier 1992 à décembre 1999); moyenne+ écart-type.

Les données de l'ensoleillement (figure 27) ont été mise en parallèle avec le flux de photons (figure 28) mesuré en surface et à 10 m de profondeur.

Les données de flux de photons (figure 28) de la sonde aérienne (données disponibles uniquement à partir de 1997) sont directement corrélées aux valeurs de l'ensoleillement (données prises à l'aéroport de Calvi). La figure 28 présente les résultats de flux de photons obtenus par les cellules aérienne et sous-marine. A 10m de profondeur, les valeurs sont maximales en juillet ($283 \mu\text{M} \cdot \text{h}\nu \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) et sont minimales en mars ($100 \mu\text{M} \cdot \text{h}\nu \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Le coefficient d'extinction k est maximum en mars (figure 28 à droite).

Les eaux de la Baie de La Revellata contiennent peu de particules, elles sont claires et le coefficient d'extinction est faible en comparaison avec d'autres sites côtiers (*e.g.* 0,1 : Iles Baléares ; Alcoverro *et al.*, 2001 , 0,7 : herbier à *Zostera marina* – Japon ; Iizumi, 1996, 2,9 : zones estuariennes – Texas ; Dunton, 1994). Il est du même ordre de grandeur que le coefficient calculé sur des sites conquis par l'herbier et représentatif de sites considérés comme relativement bien conservés face aux effets de l'activité anthropique (Fraile Island, Espagne ; Ruiz & Romero, 2001).

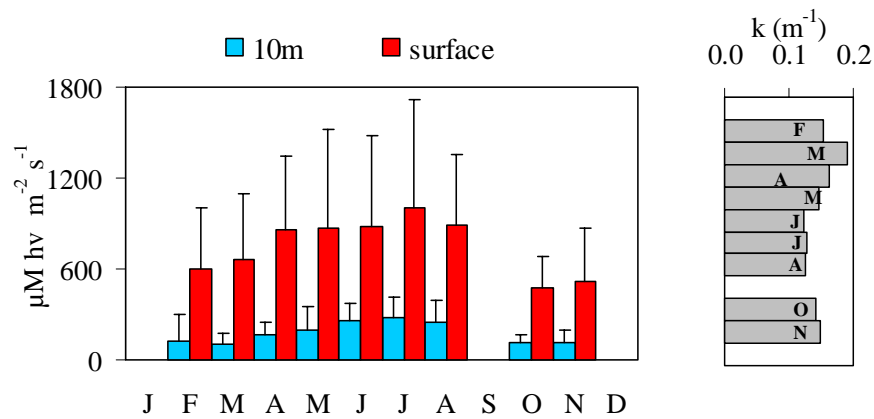


Figure 28: évolution mensuelle du flux de photons à STARESO (à gauche), des données recueillies entre janvier 1997 et décembre 1999 (en bleu: à 10 m de profondeur, en rouge: en surface) (moyenne mensuelle+écart-type). A droite : évolution du coefficient d'extinction K durant cette même période.

Dans la Baie de La Revellata, ce coefficient est plus élevé en hiver et au printemps. Ces périodes correspondent à des fréquences de tempêtes plus élevées et à des coups de vent du secteur Nord-Est fréquents (Norro, 1995; *e.g.* figure 7).

Durant les tempêtes, l'augmentation de turbidité est essentiellement due à la remise en suspension des particules (Dauby *et al.*, 1995).

Durant les périodes de bloom, les vents provoquent des remontées d'eau originaires du canyon (Bay, 1984; Goffart, 1992) qui sont plus riches en nutriments et qui permettent le développement du phytoplancton. L'augmentation de turbidité est essentiellement due à la présence du phytoplancton et autres cellules qui sédimentent (Dauby *et al.*, 1995).

La quantité de lumière qui atteint l'herbier à 10 m de profondeur est de 15% de la lumière qui arrive en surface en hiver et de 30% en été. Elle est supérieure à l'intensité de compensation I_c (de 12 à 67 $\mu\text{M}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ pour *Posidonia oceanica* selon l'âge des tissus, la saison et la température; Drew, 1979; Pirc, 1986; Enriquez *et al.*, 1995; Alcoverro *et al.*, 1998). La quantité de lumière qui atteint l'herbier est donc supérieure à la quantité minimale requise au bon développement de ce type de plante (*e.g.* 11 % de la lumière en surface ; Duarte, 1991a, 16 % ; Ruiz & Romero, 2001). Ces valeurs de quantité minimale requise sont indicatives car elles varient, pour une même espèce, d'un site à l'autre, en fonction de l'activité photosynthétique et de la qualité de la lumière (Hemminga & Duarte, 2000).

3.3.1.2. Les feuilles à *P. oceanica* et les épiphytes

Les épiphytes peuvent atteindre 1/3 du poids de la pousse en été (figure 29).

Les variations saisonnières du poids sec de feuilles (et d'épiphytes) (figure 29) correspondent à celles enregistrées antérieurement (1975-1976; Bay, 1978 et en 1991-1992; Gobert *et al.*, 1995) et correspondent également aux données recueillies dans d'autres herbiers (*e.g.* Mellors *et al.*, 1993) qui montrent des valeurs maximales à la fin du printemps et en été, et minimales en hiver. Ces variations cycliques enregistrées chaque année sont directement corrélées à la lumière ($p \leq 0,01$; $r = 0,53$; $n = 50$). Par contre, la relation entre le poids sec des feuilles et la température de l'eau n'est pas significative et un décalage de deux mois entre le maximum de température et le maximum du poids sec apparaît (août et juin pour les maxima de température et de poids sec respectivement).

Les variations saisonnières de *P. oceanica* sont induites par le cycle solaire et secondairement contrôlées par les facteurs environnementaux (nutriments, ...) qui induisent les fluctuations interannuelles (Alcoverro *et al.*, 1995). Alcoverro *et al.* (1995) mettent en évidence une relation directe entre l'intensité lumineuse et la taille des pousses.

Nos données montrent que l'ensoleillement et la température de l'eau sont corrélés ($p \leq 0,01$; $r = 0,64$; $n = 94$), il y a un décalage d'un mois entre les deux maxima (août et juillet pour la température et l'ensoleillement respectivement) (figure 30).

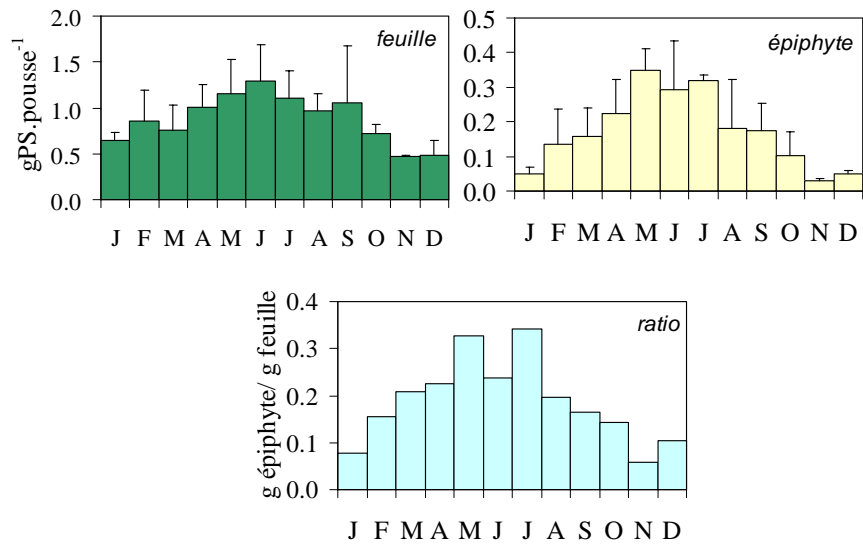


Figure 29: cycle annuel du poids sec de feuille et d'épiphyte, ratio (g épiphyte/g feuille) par pousse dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata à 10 m de profondeur (moyenne des données de janvier 1992 à décembre 1999); moyenne + écart-type.

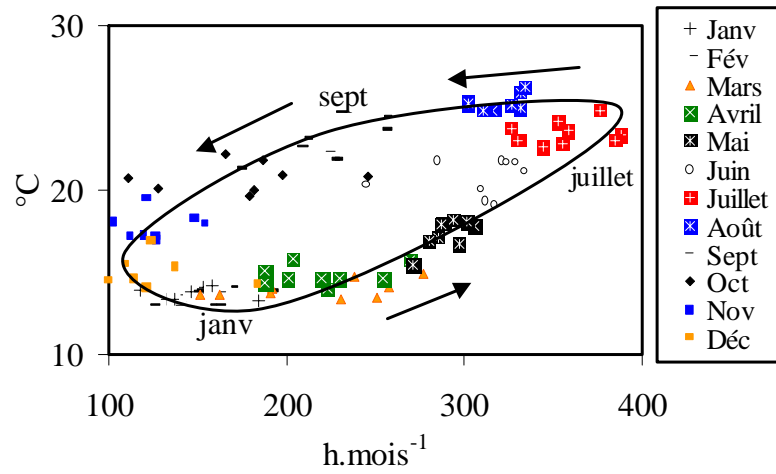


Figure 30: relation entre la température de l'eau du port de STARESO et l'ensoleillement à l'aéroport de Sainte Catherine (Calvi).

Dans la Baie de La Revellata, le cycle saisonnier de biomasse foliaire correspond à celui de la lumière. Certaines variations interannuelles de biomasse sont induites par les variations interannuelle de la quantité de lumière arrivant au niveau de l'herbier (cfr. figure 37).

3.3.1.3. Les nutriments

Les concentrations mesurées dans le sédiment (figure 31) de la Baie de La Revellata sont très basses, essentiellement pour l'azote. Par comparaison, Hemminga (1998) rapporte des valeurs médianes de 86 μM et 3,4 μM dans l'eau interstitielle, respectivement pour l'ammonium et les (nitrites+nitrates) pour l'ensemble des données recueillies dans des herbiers disséminés dans le monde. Par contre, Cancemi *et al.* (1998) mesurent des concentrations similaires à celles de la Baie de La Revellata dans un herbier corse. Par rapport au reste de la Méditerranée, les concentrations dans l'eau interstitielle de l'herbier de la Baie de La Revellata sont faibles.

Les teneurs mesurées dans la colonne d'eau sont également très basses (*e.g.* Data Report Actions concertées; campagnes 1995, 1996 et 1997 ; Goffart et Gobert). Les eaux de la baie restent pauvres en nutriments (Goffart *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*) malgré l'augmentation des activités anthropiques. Les teneurs en nutriments dans la colonne d'eau sont parfois inférieures à la limite de détection. Les concentrations dans l'eau de la strate foliaire (figure 31) sont plus élevées que dans la colonne d'eau. La strate foliaire constitue une zone particulière entre le sédiment et la colonne d'eau, cet aspect est envisagé dans la partie VI.

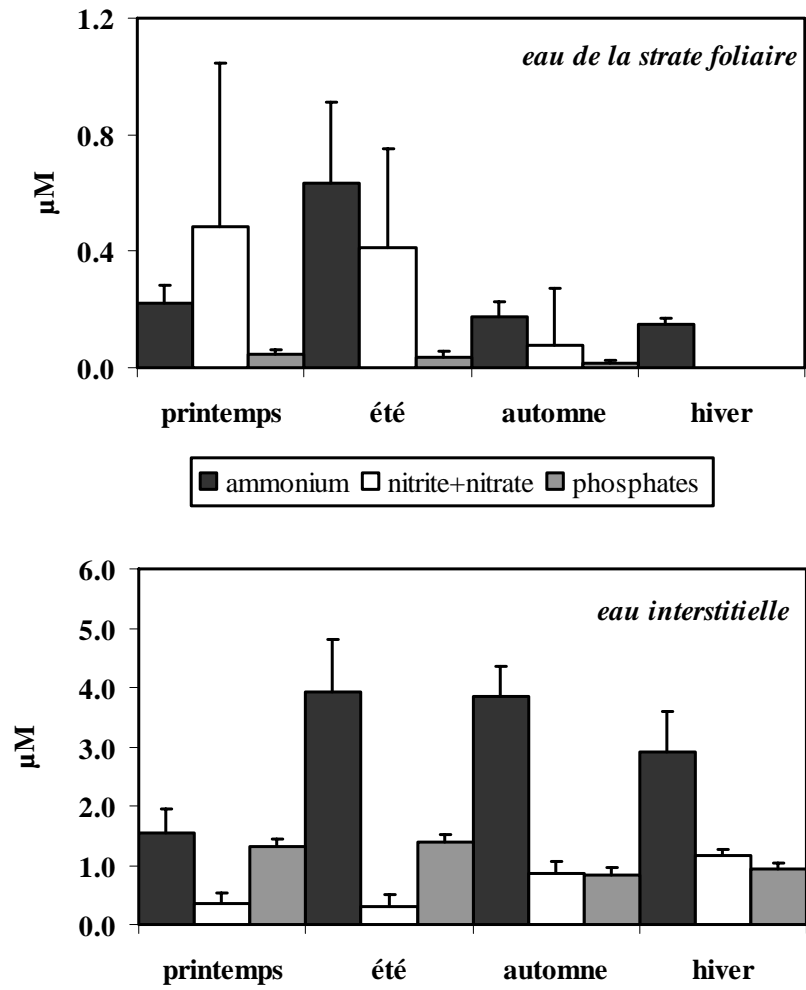


Figure 31: évolution saisonnière des concentrations en ammonium, (nitrite+nitrate) et phosphates dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre juin 1997 et décembre 1999 dans l'eau de la strate foliaire et dans l'eau interstitielle prélevée à 10 m de profondeur (moyenne + écart-type).

3.3.1.4. La croissance foliaire

L'ensemble des feuilles d'une pousse peut croître entre 5 à 20 mm par jour, soit 10 mm par jour moyenné sur un an, ce qui correspond aux données de Bay (11 mm par jour et par pousse de croissance moyenne pour une année). Ces croissances foliaires minimales et maximales équivalent respectivement à une production foliaire de 800 et 3210 mg_{PS} par pousse et par an. La production foliaire moyenne est de 1605 mg_{PS} par pousse et par an. Soit un turnover annuel des feuilles de 1.8, si on considère un poids sec moyen de 900 mg pousse⁻¹ an⁻¹.

Par lépidochronologie, Pergent-Martini *et al.* (1994) estiment la production moyenne annuelle de l'herbier de la Baie de La Revellata, à 10 m de profondeur, à 1530 mg_{PS} pousse⁻¹ an⁻¹.

L'évolution de la croissance foliaire (figure 32) correspond à l'évolution de la température de l'eau. Par contre, les maxima de biomasse de feuilles par pousse et de croissance foliaire ne correspondent pas. Ce décalage est à mettre en relation avec d'une part la dynamique d'apparition des nouvelles feuilles durant l'année et, d'autre part, la variation de croissance en fonction de leur âge (activité méristématique) (figure 33). Ce décalage peut également être expliqué par l'activité des brouteurs et par l'hydrodynamisme (figure 34). Ces deux aspects sont discutés dans les pages suivantes.

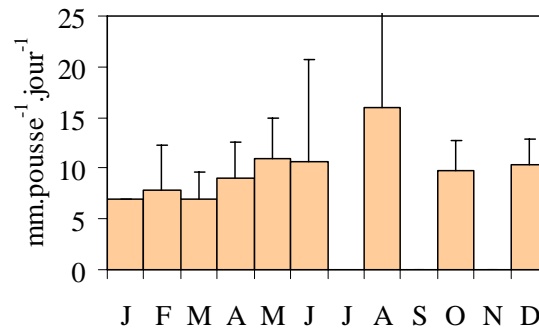


Figure 32: évolution de la croissance foliaire. pousse¹ dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata entre janvier 1997 et décembre 1999 à 10 m de profondeur; moyenne + écart-type.

a. La dynamique des feuilles

En juin (période de biomasses maximales), beaucoup de feuilles intermédiaires et adultes atteignent plus de 80 cm. Ces longues feuilles couvertes d'épiphytes se nécrosent et tombent. A partir du mois d'août, le nombre de feuilles juvéniles augmente de façon importante et le nombre de feuilles intermédiaires est minimum (le nombre de feuilles adultes varie peu). Au mois d'août, on a donc sur une pousse beaucoup de jeunes feuilles à croissance élevée alors que les feuilles intermédiaires sont devenues adultes (figure 33).

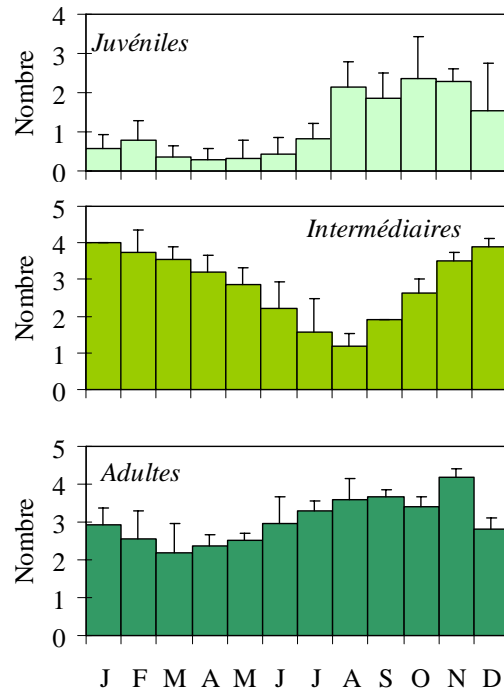


Figure 33: évolution du nombre de feuilles juvéniles, intermédiaires et adultes par pousse dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata à 10 m de profondeur; moyenne + écart-type.

b. Le broutage et l'hydrodynamisme

Le décalage entre le maximum de biomasse et la croissance foliaire peut être le résultat de l'effet du broutage des feuilles par les poissons *Sarpa salpa* L. La saupe est le principal brouteur des feuilles de posidonie dans la baie où elle consomme annuellement 15 % de la production primaire des feuilles (Havelange *et al.*, 1997).

Le coefficient A est le pourcentage de feuille par pousse qui présente des traces d'altération. Il donne une estimation du broutage car souvent les saupes mordent dans la feuille pour l'arracher. En période hivernale et au début de printemps, les traces peuvent être confondues avec les altérations provoquées par les tempêtes.

La figure 34 montre des valeurs maximales du coefficient A entre juin et août. Il est possible qu'une partie des feuilles produites durant cette période soient consommées par les saupes et ne contribuent pas à l'accroissement de biomasse. Les observations sur le terrain confirment une occurrence plus élevée de ces poissons dans la zone des 10m à la fin du printemps et en été (Jadot *et al.*, soumis).

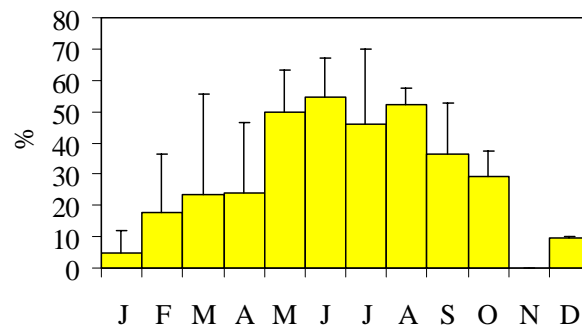


Figure 34: évolution du coefficient A par pousse dans l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata à 10 m de profondeur; moyenne +écart-type.

3.3.2. LES VARIATIONS INTERANNUELLES ENTRE 1992 ET 1999

Les variations interannuelles des moyennes mensuelles de la température de l'eau, de l'ensoleillement et de la pluviosité sont mises en évidence par l'ensemble des histogrammes de la figure 35. L'amplitude des variations interannuelles de température sont faibles. Les variations interannuelles de l'insolation sont plus importantes durant les quatre premiers mois de l'année. Les précipitations montrent de fortes variations interannuelles. Entre 1991 et 1999, ces 3 facteurs augmentent, diminuent de manière significative ou ne varient pas. Par exemple, l'insolation diminue en janvier et augmente en février, les précipitations augmentent en novembre entre 1991 et 1999.

Ni les variations interannuelles de ces trois facteurs, ni l'augmentation ou la diminution d'un facteur durant un mois défini de l'année ne permettent d'expliquer à eux seuls les variations interannuelles des paramètres biométriques de l'herbier.

Par contre, l'analyse d'évènements particuliers a permis l'élaboration de certaines hypothèses.

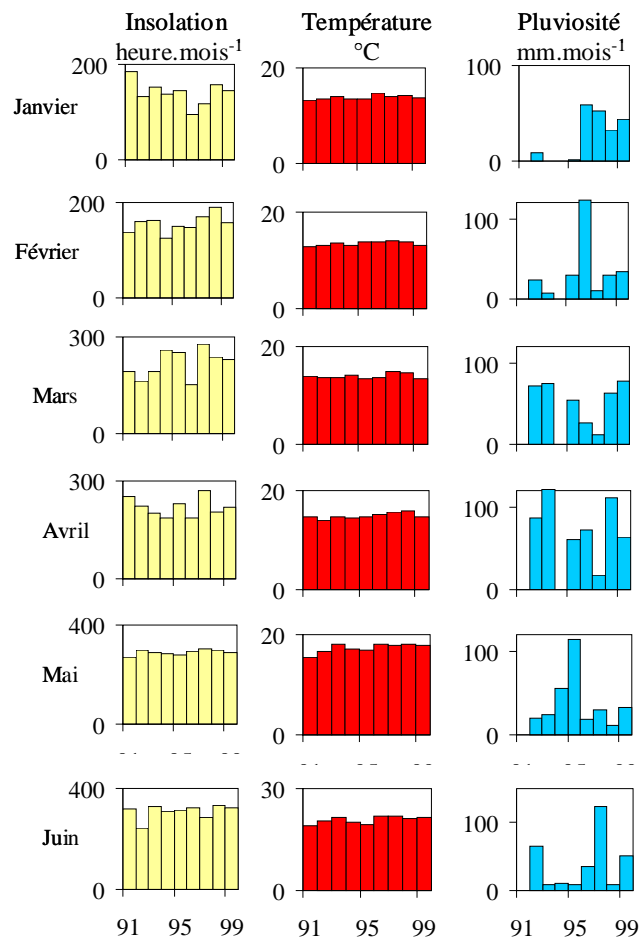


Figure 35: variations interannuelles de l'insolation, de la température et de la pluviosité entre 1991 et 1999 pour les mois de janvier à juin.

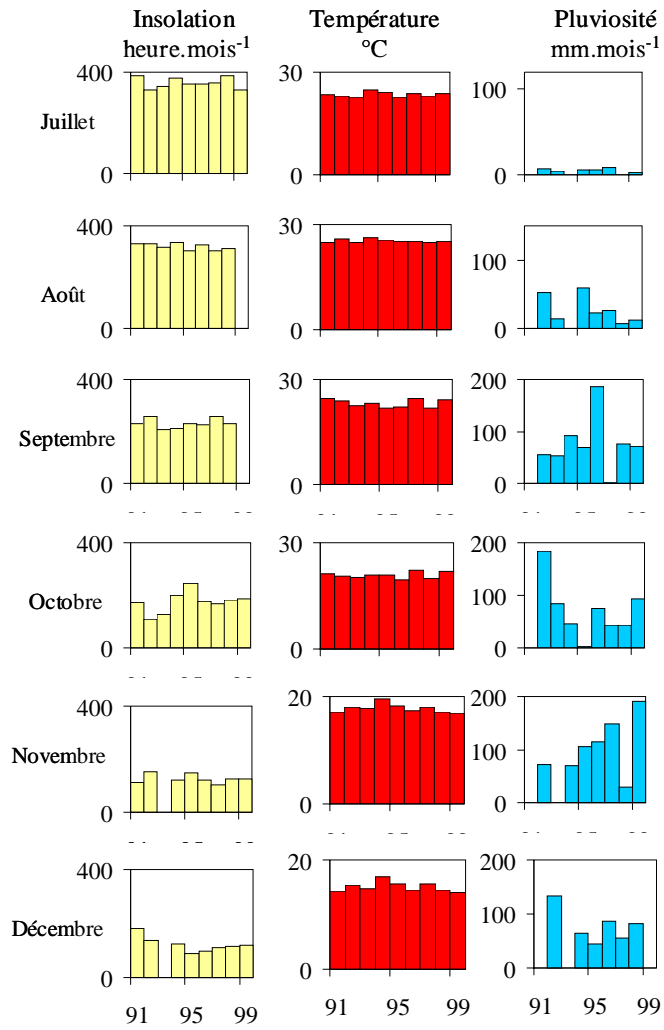


Figure 35 (suite): variations interannuelles de l'insolation, de la température et de la pluviosité entre 1991 et 1999 pour les mois de juillet à décembre.

3.3.2.1. Effets combinés de la température de l'eau et de la lumière sur la biomasse foliaire

En 1999, durant les 4 premiers mois de l'année, la température de l'eau à 10 m était basse suite à de nombreux coups de vent amenant des eaux plus froides. Dans cette région, les vents sont susceptibles d'engendrer des remontées d'eau (Norro, 1995; Skliris *et al*, 2000; 2001). Ces eaux étaient chargées en nutriments (en février et en mars 1999: les teneurs en (nitrite+nitrate) dans la colonne d'eau étaient très élevées par rapport aux autres prélèvements (tableau 13) (Lepoint, 2001). La présence de ces nutriments a permis le développement de plancton qui a provoqué une forte diminution de la quantité de lumière arrivant sur l'herbier (à cette époque, la visibilité était réduite à quelques mètres, l'eau était même de couleur verte) (figure 36: température et figure 37: lumière).

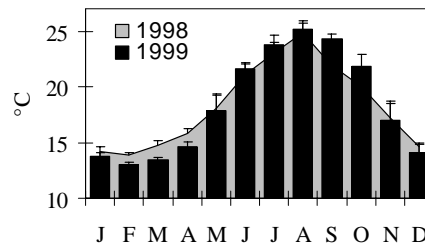


Figure 36: comparaison de la température de l'eau du port de STARESO entre 1998 et 1999.

Durant cette même période, la biomasse foliaire stagne (figure 37) et la croissance est plus faible également (en mars 1999, la croissance la plus faible est enregistrée: $6 \text{ mm.jour}^{-1}.\text{pousse}^{-1}$; tableau 11) .

Entre février et mars 1999, pour un flux de photons identique qui arrive en surface, le flux de photons qui arrive à 10 m de profondeur est toujours plus faible qu'en 1996 et 1997. La biomasse foliaire en février et en avril 1999 est significativement plus petite, comparée à 1996 et 1997.

Malgré des teneurs en nutriments au moins égales à celles des autres années, la croissance foliaire est plus faible. La lumière et la température ont probablement joué le rôle de facteur limitant durant les premiers mois de l'année 1999.

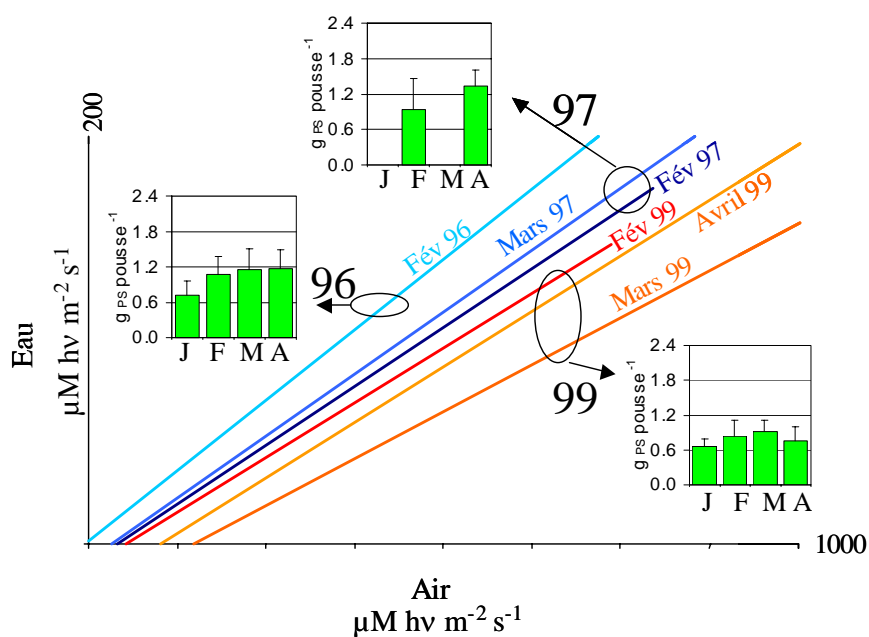


Figure 37: évolution de l'intensité lumineuse dans l'eau en fonction de l'intensité lumineuse en surface durant les mois de février 1996, février et mars 1997, février, mars et avril 1999 et biomasse foliaire correspondante (3 petits diagrammes) durant les 4 premiers mois de l'année pour les 3 années 1996, 1997 et 1999.

La lumière réduite, suite par exemple à une augmentation de la turbidité, perturbe les phanérogames marines (Gordon *et al*, 1994). Cette perturbation s'exprime non seulement par des modifications morphologiques (biomasse, densité...) mais aussi par des modifications physiologiques (contenu en chlorophylle...) (Longstaff & Dennison, 1999). Cet effet de manque de lumière est ressenti par les feuilles malgré la couche d'épiphytes présente en permanence sur les feuilles (Ruiz & Romero, 2001).

3.3.2.2. La relation épiphytes-feuilles

Considérons la relation qui existe entre la biomasse de feuilles \cdot pousse⁻¹ et celle des épiphytes. A une profondeur donnée, la biomasse d'épiphytes est conditionnée par les variations saisonnières de la taille des pousses (figure 20; Lepoint *et al.*, 2000a).

Nos résultats montrent que cette corrélation n'est pas toujours respectée:

-en **été 1994**: la biomasse d'épiphytes est plus élevée sans qu'il y ait d'augmentation de la biomasse de feuilles \cdot pousse⁻¹; le rapport E/F est de 0,5 (juin);

-en **1998**: la biomasse d'épiphytes est particulièrement basse durant toute l'année sans qu'il y ait une forte variation de la biomasse des feuilles par rapport aux autres années, le rapport E/F est proche de 0,1 durant toute l'année.

Les variations observées durant **l'été 1994** peuvent être expliquées de la manière suivante:

1994 est l'année durant laquelle les feuilles sont les plus longues (figure 23) malgré une biomasse de feuille.pousse⁻¹ stable par rapport aux années précédentes (figure 19). La surface foliaire disponible pour les épiphytes a légèrement augmenté (figure 25).

Par contre la qualité de l'environnement de la surface colonisée a changé.

P. oceanica est organisée en faisceaux, les nouvelles feuilles apparaissent en son centre et la base du faisceau est compacte. A biomasse de pousse égale, lorsque les feuilles sont plus longues, les épiphytes peuvent coloniser une surface dans une

structure moins compacte. Ils peuvent ainsi augmenter alors leur nombre et leur taille. En 1994, la biomasse d'épiphytes augmente malgré une biomasse de feuilles par pousse stable: les feuilles sont plus longues mais le nombre moyen de feuilles par pousse est plus petit (figure 21). De plus, durant cette période, la densité de l'herbier est plus faible, ce qui augmente l'espace disponible. La plus grande disponibilité en lumière favorisée par cette structure de pousses moins compactes a pu favoriser le développement d'algues épiphytes.

En **1998**, les précipitations sont basses (valeurs minimales enregistrées durant les mois de mai, juin, juillet, août 1998 par rapport aux données mensuelles recueillies entre 1991 et 1999). Durant l'année 1998, le développement phytoplanctonique est faible ($\leq 0.3 \mu\text{g}$ chlorophylle *a*: Goffart *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog ser *in press*).

Le phytoplancton et les épiphytes sont les producteurs primaires de la baie qui dépendent le plus des nutriments de la colonne d'eau (Lepoint, 2001). Les épiphytes auraient manqué d'une source en nutriments toute l'année: peu de nutriment à la période qui correspond au bloom (qui a été faible cette année là) et peu d'apport par les pluies.

3.3.2.3. La relation nutriments-croissance

Une corrélation directe entre les concentrations en NH_4^+ dans l'eau interstitielle et la croissance foliaire a été mise en évidence à partir des données disponibles depuis 1997 pour les nutriments (figure 37).

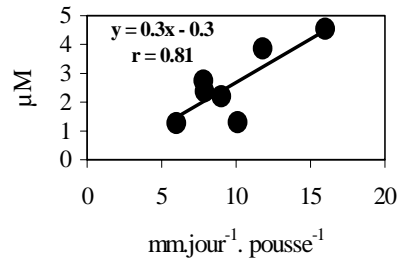


Figure 37: variation de la croissance des feuilles de *P. oceanica* en fonction de la concentration en NH_4^+ de l'eau interstitielle (données d'octobre 1997 à juin 1999).

Les données de la littérature montrent que l'augmentation de NH_4^+ peut favoriser la croissance des feuilles des phanérogames marines (Livingston *et al.*, 1998; Lee & Dunton 1999).

Nos résultats montrent que la valeur la plus élevée de croissance foliaire a été mesurée à la période durant laquelle les concentrations maximales en NH_4^+ dans l'eau interstitielle ont été enregistrées.

Cette relation n'a pas été mise en évidence entre la croissance foliaire et le NH_4^+ dans l'eau de la strate foliaire. Au niveau du sédiment, les concentrations en NH_4^+ sont plus élevées que dans l'eau de la strate foliaire (tableau 10).

L'affinité des racines pour cet ion est plus grande que pour les nitrates. Lepoint (2001) a calculé, dans la Baie de La Revellata, une incorporation de $593 \mu\text{g}$ de $\text{NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ contre $93 \mu\text{g}$ de $\text{NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ au niveau des racines. Les besoins annuels en azote de *P. oceanica* sont assumés par les feuilles (25 à 45 %), par les racines (15 à 35 %) et par le recyclage interne (40 %). L'incorporation des différentes formes d'azote dépend de leur concentration. Le fait qu'au niveau du bilan annuel les feuilles assurent plus l'incorporation que les racines n'empêche pas une influence directe des concentrations en NH_4^+ au niveau des racines sur la croissance des pousses.

3.3.2.4. La densité

En ce qui concerne la densité de l'herbier et ses variations, aucune correspondance avec la température, la lumière ou les nutriments n'a pu être mise en évidence. La densité ne présente en outre pas de variation saisonnière régulière. Les variations doivent probablement être mises en relation avec la différence entre les taux d'élaboration des nouvelles pousses et de mortalité des vieilles (Caye, 1980). L'élaboration de nouvelles pousses est lente chez *P. oceanica* (en moyenne une pousse tous les 213 jours sur une portion de rhizome comprise entre 2 nœuds, Marbà & Duarte (1998)).

3.3.3. L'EVOLUTION AU COURS DES ANNEES

90.

La turbidité (données disponibles à partir de 1997) présente de grandes variations interannuelles dues aux conditions de vents et de courants qui déterminent en partie l'intensité et la durée du bloom planctonique (Dauby, 1980; Brohée *et al.*, 1989; Skliris *et al.*, 2000).

Il apparaît néanmoins que la turbidité moyenne de la colonne d'eau entre 1975 (Bay, 1978) et 1997 n'a pas changé de manière significative et le pourcentage de lumière arrivant au niveau de l'herbier est le même, soit 15 % et 30 %, respectivement en hiver et en été. Ces constatations semblent être en contradiction avec les résultats présentés par Goffart *et al.*, (2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*). Une diminution du bloom phytoplanctonique entre 1979 et 1998 a été mise en évidence. Cette diminution fait suite aux modifications des conditions climatiques favorisant une diminution de la teneur en nutriments dans les eaux de la baie (par une diminution des apports par la pluie, une diminution des apports par les eaux d'origine profonde suite à une plus grande stabilité des eaux de surface (augmentation de l'ensoleillement et diminution des coups de vent de forte intensité)).

Nos données permettent tout au plus de dire que la turbidité entre 1975-76 et 1997-99 est du même ordre de grandeur.

Pour mettre en évidence les variations à moyen terme, les variations saisonnières ont été lissées en effectuant des moyennes mobiles pour les paramètres biométriques et les facteurs environnementaux dont les données étaient disponibles depuis 1992 (figure 38).

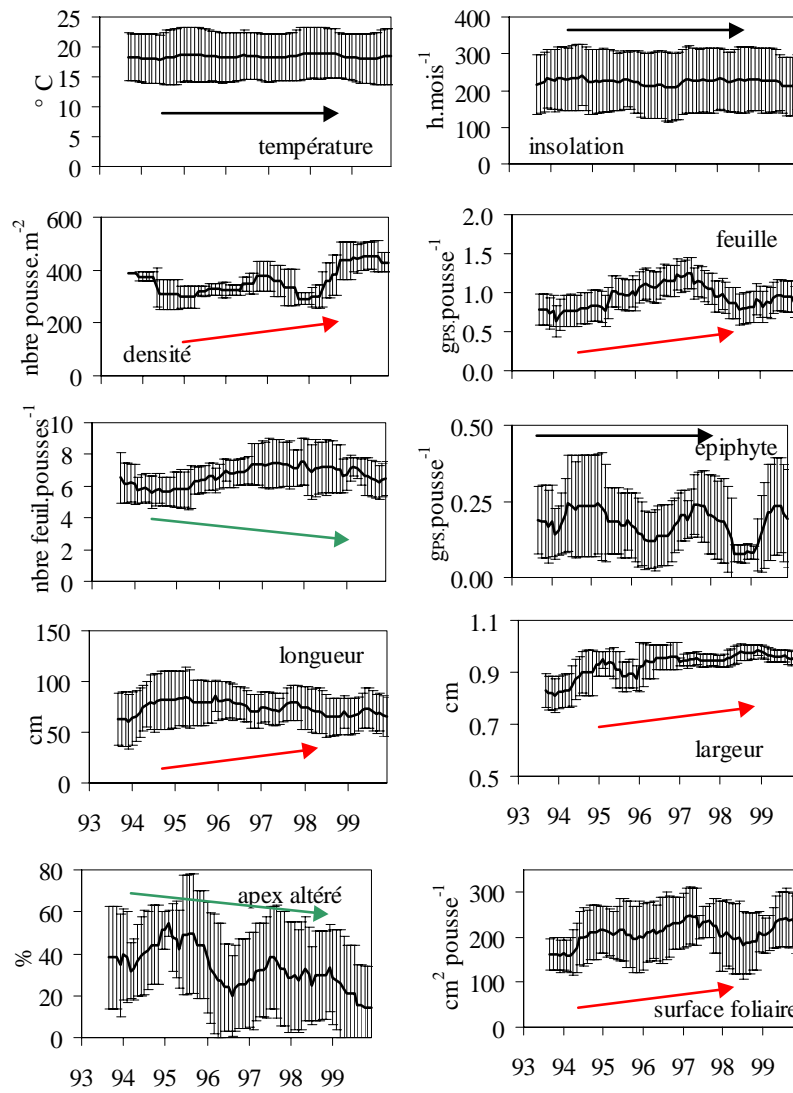


Figure 38: évolution à moyen terme de la température ($^{\circ}\text{C}$) de l'eau du port de STARESO, de l'ensoleillement (h.mois^{-1}) mesuré à l'aéroport de Calvi et des paramètres biométriques: densité ($\text{nbre pousse.m}^{-2}$), biomasse de feuille ($\text{g}_{\text{PS}}.\text{pousse}^{-1}$), d'épiphytes ($\text{g}_{\text{PS}}.\text{pousse}^{-1}$), nombre de feuilles par pousse, largeur des feuilles (cm), longueur des feuilles (cm) et coefficient A (%) entre 1992 et 1999 (moyenne mobile sur 12 mois). Les flèches rouges et vertes indiquent une augmentation ou une diminution significative.

Les facteurs abiotiques (température et ensoleillement) n'évoluent pas de manière significative durant les années 90. Par contre, les paramètres biométriques évoluent: la densité, la largeur des feuilles, le nombre de feuilles par pousse et le poids sec par pousse augmentent significativement, tandis que, la longueur maximale diminue significativement au cours de cette même période; le poids sec d'épiphytes varie mais reste constant entre le début et la fin de la période étudiée.

Le poids sec des feuilles et celui des épiphytes a évolué différemment durant la période étudiée. Or, à l'échelle saisonnière, comme nous l'avons déjà souligné, les variations de poids des feuilles et des épiphytes sont directement corrélées (*e.g.* Lepoint *et al.*, 2000a; figures 19 et 20), ceci tend à montrer qu'en plus de la surface de feuilles disponible (proportionnelle au poids de feuilles), un autre facteur est intervenu dans la distribution des épiphytes.

L'hypothèse suivante a été émise: nos observations montrent que le poids sec des feuilles augmente suite à une augmentation de la longueur des feuilles et aussi du nombre de pousses.m⁻², alors que le nombre de feuilles par pousse diminue légèrement. La surface de feuilles disponible augmente car les feuilles sont plus longues mais les feuilles sont plus serrées suite à l'augmentation de la densité. Dans cette zone, les conditions sont moins favorables pour l'installation d'épiphytes végétaux présentant des biomasses élevées. Cet effet de la qualité de la surface à coloniser avait déjà été mis en évidence dans les variations interannuelles des biomasses de feuilles et d'épiphytes .

Les variations durant les années 90 de la longueur maximale des feuilles sont inversement corrélées avec les variations de densité ($p \leq 0,01$; $r = -0,69$; $n = 50$). Cette relation pourrait être le résultat d'une compétition pour la lumière. En effet, dans un herbier, toutes autres conditions étant égales, toute augmentation de la densité conduit irrémédiablement à une diminution de la quantité de lumière arrivant dans

la strate foliaire. Ceci amène une réduction de la longueur (par diminution de la croissance, suite à la diminution de l'activité photosynthétique). Par contre, une diminution de la densité permet un meilleur éclaircissement des feuilles et une augmentation de leur longueur. L'herbier pourrait ainsi compenser les variations de densité par des variations de la longueur de feuilles et inversement.

La diminution de la longueur des feuilles ne semble pas être liée à un surpâturage. En effet, le nombre d'apex et de feuilles portant des traces de broutage (*Sarpa salpa*; *Idotea spp* et *Paracentrotus lividus*) diminue de manière significative depuis le début des années 90.

3.3.4. L'EVOLUTION A LONG TERME.

Cette étude a permis de déterminer avec plus de précision l'évolution de l'herbier entre 1975 et 1999 (tableau 15).

En 1991-92, les données recueillies à 10m de profondeur au niveau de la Baie de La Revellata ont montré une réduction de la biomasse de l'herbier suite à une diminution du poids des pousses allié à une diminution de la longueur des feuilles malgré une augmentation de la densité. L'étude à moyen terme, réalisée entre 1993 et 1999 ne confirme pas cette tendance à la régression. Seule une diminution significative entre 76-77 et 98-99 de la longueur moyenne des feuilles a été mise en évidence.

Tableau 15: comparaison entre les paramètres biométriques à 10 m des pousses de *P. oceanica* de la Baie de La Revellata en 1975-76 et les données obtenues durant les années 90 (ns: différence non significative, * différence significative, par rapport à 1975-76).

		Bay, 1984	Gobert <i>et al</i> 1995		
		76-77	91-92	98-99	93-99
n^{bre} pousse m⁻²	M	407	467 ns	429 ns	371 *
	s	239	146	130	81
	n	32	131	52	760
g_{ps} feuilles pousse⁻¹	M	0,89	0,65 *	0,94 ns	0,91 ns
	s	0,31	0,13	0,29	0,36
	n	68	10	8	50
Longueur des feuilles (cm)	Max	140	65	97	130
	M	39	25 *	35 *	35 *
	s	29	15	19	20
	n	1200	662	676	2653
Indice foliaire m².m⁻²	M	9,2	7,0 *	8,7 ns	7,9 *
	s	4,4	1,9	3,2	2,9
	n	316	100	113	1125
Biomasse foliaire g_{ps} feuilles m⁻²	M	448	304 *	403 ns	378 ns
	s	170	61	124	135
	n	7	10	8	50

La figure 39 montre que les valeurs minimales et maximales des 2 périodes sont enregistrées à la même époque même si les valeurs de la fin de l'été (septembre) sont plus élevées durant les années 90.

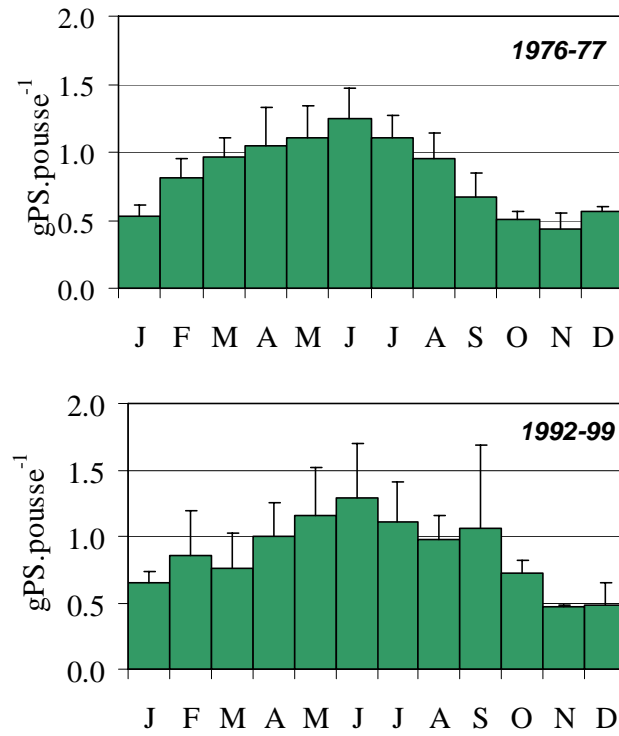


Figure 39: comparaison de l'évolution annuelle du poids sec d'une pousse entre 1975-76 et 1992-99, (moyennes + écart-type).

3.4. SYNTHÈSE

La comparaison des données obtenues en 1975-76 et 91-92 fut le point de départ de cette étude. Cette comparaison entre les deux périodes avait mis en évidence des différences significatives de la densité et de la biométrie de l'herbier dans la Baie de La Revellata à 10 m de profondeur.

Afin de déterminer si ces variations étaient dues à une différence entre la période 1975-76 et la période 1991-92 ou si il s'agissait d'une modification (dans le sens d'une régression) à plus long terme, une analyse des variations interannuelles des paramètres de l'herbier (biomasse, densité...) a été mise en œuvre parallèlement à une étude des variations de différents facteurs environnementaux (température, lumière...).

A partir des résultats obtenus entre 1992 et 1999, les valeurs et l'amplitude des variations saisonnières et interannuelles des paramètres biométriques généralement utilisés dans la littérature pour caractériser un herbier à *P. oceanica* (densité, longueur des feuilles, biomasse foliaire, épiphyte, indice foliaire...) ont été mesurées dans la Baie de La Revellata à 10 mètres de profondeur. Une fiche récapitulative (fiche 1) a été établie. Ce type de fiche pourrait être utilisée pour comparer les herbiers ou définir leur évolution temporelle dans le cadre de leur surveillance et gestion. De même, les valeurs des facteurs environnementaux ont été indiquées.

L'herbier de la Baie de La Revellata est un herbier dense (450 pousses.m⁻²), caractérisé par une production foliaire (1605 mg_{PS}.pousse⁻¹.an⁻¹) et une biomasse moyenne annuelle (900 mg_{PS}.pousse⁻¹) élevées, qui se développe dans des eaux claires mais pauvres en nutriments.

Le cycle annuel de biomasse et de surface foliaire est lié à la variation de la longueur et à la variation du nombre des feuilles sur une pousse. L'évolution saisonnière de la croissance foliaire est directement corrélée à la température de l'eau. Le maximum de biomasse foliaire est décalé de plus d'un mois par rapport au maximum de croissance foliaire. Ce décalage est expliqué d'une part par la dynamique de croissance, d'apparition et de chute des différents type de feuilles mais aussi par la variation saisonnière de l'activité des brouteurs. La biomasse d'épiphytes sur les feuilles dépend de la biomasse des feuilles mais le rapport biomasse épiphyte / biomasse feuille (E/F) est plus élevé à la fin du printemps, début de l'été et plus faible en hiver.

La biomasse, la surface foliaire, la longueur des feuilles sont maximales en été et minimales en hiver mais la biométrie de l'herbier montre de grandes variations interannuelles. Une étude pluriannuelle à long terme s'impose donc pour toute analyse de tout impact sur la vitalité d'un herbier.

La biomasse foliaire basse au début de l'année 1999 est liée à une quantité faible de photons arrivant au niveau de l'herbier à 10m. Cette diminution de la quantité de photons résulte de conditions météorologiques particulières: coups de vent provoquant des remontées d'eau plus froide, chargée en nutriments. Les nutriments ont permis le développement de plancton qui a augmenté la turbidité de l'eau et diminué la croissance foliaire.

Les variations interannuelles du rapport biomasse épiphyte / biomasse feuille peuvent, dans certains cas, être mises en relation avec une modification de la qualité de l'environnement de la surface des feuilles colonisées: des feuilles plus longues, un nombre de feuilles réduit et une densité plus faible favorisent le développement des épiphytes.

Les variations interannuelles de croissance foliaire sont directement corrélées aux teneurs en NH_4^+ dans l'eau interstitielle du sédiment.

Entre le début et la fin de la présente étude, les paramètres biométriques de l'herbier de la Baie de La Revellata changent de manière significative alors que la température et l'insolation ne varient pas de manière significative. La densité, la biomasse foliaire par pousse, la longueur et la largeur des feuilles augmentent significativement. Par contre, le nombre de feuilles par pousse diminue et la biomasse épiphytes par pousse reste constante.

L'herbier réagit comme une entité et l'évolution de certains paramètres biométriques compense les modifications d'autres paramètres. La disponibilité en ressources (lumière, nutriments) peut être une explication à ces variations: un herbier dense qui se développe a tendance à augmenter la longueur de ses feuilles jusqu'à ce qu'un facteur devienne limitant, la densité diminue et les ressources redeviennent disponibles. On assiste au niveau de l'herbier, au cours du temps, à une compétition entre les pousses pour les ressources disponibles.

L'herbier de la Baie de La Revellata, est un herbier dense, caractérisé par une production et une biomasse élevées qui se développent dans des eaux claires et oligotrophes, dont les caractéristiques biométriques montrent des variations interannuelles marquées mais qui par rapport à 1975 a gardé ses caractéristiques biométriques. Parmi les facteurs environnementaux mesurés, seule une augmentation significative de la température (partie V) depuis 1980 a été mise en évidence.

Ni les modifications constatées par différents auteurs (Francour *et al.*, 1994, Hoffman *et al.*, 2000, Janssens, 2000) au niveau de l'occurrence et/ou la présence de certaines espèces animales ou végétales thermophiles, nitrophiles, de même que la régression ou la disparition de certaines espèces sensibles à la pollution, ni les

changements suggérés en ce qui concerne la stabilité de la colonne d'eau (Goffart *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*) dans la Baie de La Revellata n'ont affecté la vitalité des pousses de l'herbier à 10 m de profondeur.

Une étude détaillée, entreprise cette année, de la surface colonisée par l'herbier dans la Baie confirmera ou infirmera les hypothèses de régression de la surface de l'herbier (Janssens, 2000) par rapport aux estimations de Bay (1978) d'une part le long de sa limite profonde et d'autre part dans certaines zones utilisées comme site d'ancrage ou sous l'influence de rejets.

Variations spatiales

*Les résultats présentés dans cette partie font l'objet d'une publication en révision dans Oceanologica Acta qui a pour titre: «Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delle et relations avec les paramètres physico-chimiques du sédiment.» par Sylvie GOBERT¹, Michaël KYRAMARIOS¹, Gilles LEPOINT¹, Christine PERGENT-MARTINI² et Jean-Marie BOUQUEGNEAU¹.
(¹Océanologie, Université de Liège, Sart Tilman, B6, B-4000 Liège, Belgique. ²Ecosystèmes littoraux, Faculté des Sciences et Techniques, BP 52 F-20250 Corte, France.)*



4.7. INTRODUCTION

La distribution spatiale irrégulière en taches («patchiness») des herbiers à phanérogames marines est expliquée par différents phénomènes. Au cours du développement d'un herbier, les plants se multiplient soit par reproduction sexuée, soit par propagation végétative (bouturage ou multiplication). Ces trois modes de multiplication seraient à l'origine de la distribution naturelle en tache (*i.e.* *Cymodocea nodosa*; Duarte & Sand-Jensen, 1990). En effet (figure 40), à partir d'un faisceau originel, la croissance des rhizomes est centrifuge. La ramification des rhizomes par rapport à l'axe principal conduit à une localisation accrue des jeunes faisceaux en périphérie (*e.g.* chez *P. oceanica*, les ramifications des rhizomes se font à 30° par rapport à l'axe principal). Les vieux faisceaux sont au centre, au niveau de la partie du rhizome plus âgée et mourante. La densité des faisceaux augmente du centre vers la périphérie (Hemminga & Duarte, 2000).

Ce type de paysage («leopard skin» selon den Hartog, 1971) pourrait également être le reflet de l'amplitude et de la fréquence des perturbations subies par l'herbier (figure 41) (*e.g.* les courants (Fonseca & Kenworthy, 1987); la pression de broutage (Kirkman, 1981), l'activité humaine (Fonseca & Bell, 1998)...). Sans perturbation, l'herbier colonise tout le substrat de manière uniforme. Par contre, les perturbations (naturelles ou non) provoquent des zones au sein desquelles les conditions de croissance, de survie sont moins bonnes. Au-delà d'un certain seuil, les perturbations continuent à abîmer les faisceaux qui meurent, des taches de sable apparaissent.

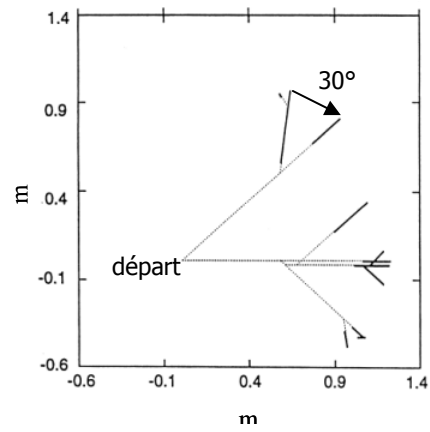


Figure 40: propagation des clones de *P. oceanica* : simulation (55 ans) à partir d'une pousse en fonction de la croissance des rhizomes (vitesse de croissance, angle des ramifications...). Les traits pleins indiquent les rhizomes vivants, les traits discontinus représentent les rhizomes morts (d'après Marbà & Duarte, 1998).

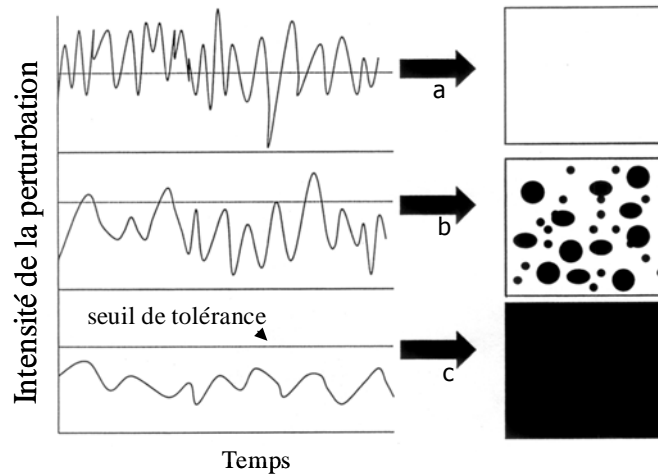


Figure 41: distribution d'un herbier en fonction des perturbations subies et de l'intensité de celles-ci; à droite recouvrement du substrat par l'herbier: a: herbier absent, b: distribution en tache, c: herbier colonisant tout le substrat; à gauche: fréquence et intensité des perturbations (d'après Duarte, 1991b).

La distribution spatiale des prairies à *P. oceanica* montre également de très grandes variations, y compris à l'échelle de mètre carré (Panayotidis *et al.*, 1981). De nombreux facteurs modulent cette hétérogénéité spatiale; leur interdépendance et leur multiplicité rendent complexe l'étude de la dynamique de l'herbier (De Falco *et al.*, 2000). Or la compréhension des phénomènes qui contribuent à l'évolution de ces prairies est cruciale dans les problèmes de gestion des côtes méditerranéennes.

Certains auteurs ont montré que la disponibilité en nutriments est essentielle et conditionne la distribution spatiale de *P. oceanica* par ses effets sur la teneur des tissus, sur la production et donc sur la biomasse des feuilles (Pergent-Martini *et al.*, 1995; Alcoverro *et al.*, 1995; Alcoverro *et al.*, 1997). La distribution en tache peut

être le reflet du type de substrat. Au niveau d'un substrat mixte (sable- rocher), la densité de l'herbier est plus élevée sur les zones sableuses et diminue vers les zones rocheuses (Augier et Cristiani, 1984).

Mais, généralement, la mise en relation entre la structure des herbiers (densité, nombre et longueur des feuilles, biomasse des faisceaux, biomasse des épiphytes...) et les paramètres environnementaux est obtenue par comparaison d'herbiers géographiquement séparés (Alcoverro *et al.*, 1995) ou le long de transects par rapport à une source de perturbation (rivière; installation aquacole) (Cancemi *et al.*, 1998; Delgado, 1999; Ballesta *et al.*, 2000; De Falco *et al.*, 2000).

Selon Molenaar *et al.* (2000), l'hétérogénéité spatiale à petite échelle de l'herbier (microstructure), en dehors de tout obstacle naturel (rocher), est la conséquence de l'organisation des rhizomes dont l'architecture et la croissance sont contrôlées par une horloge biologique interne.

La distribution spatiale à différentes échelles spatiales (mésoséchelle, microstructure) des différents paramètres biométriques (densité, longueur, largeur et nombre de feuille d'une pousse, biomasses foliaire et épiphyte, surface et indice foliaires...) de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata a été étudiée. Les différents paramètres ont été mis en relation avec les facteurs environnementaux locaux (granulométrie, nutriments, pH et potentiel oxydo-réducteur, teneur en matière organique du sédiment) afin d'obtenir non seulement l'amplitude des variations spatiales des paramètres qui caractérisent l'herbier mais aussi afin de déterminer les relations et l'impact des différents paramètres et facteurs environnementaux les uns par rapport aux autres.

Le détail de la méthodologie des prélèvements et des techniques de dosages sont décrits dans la partie II: Matériel et méthodes.

4.8. RESULTATS

4.8.1. LES VARIATIONS EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DES PARAMETRES BIOMETRIQUES

L'herbier colonise le substrat sur une pente douce et régulière de 1,0 à 2,6 % (les isobathes sont parallèles à la ligne de côte, figure 42).

Les valeurs maximales des paramètres biométriques sont enregistrées entre 8 et 15 m et diminuent jusqu'à 38 m. Sauf le nombre de feuilles par pousse qui reste constant en fonction de la profondeur et dont la valeur maximale a été mesurée à 18 m (figure 43 et tableau 16).

Tableau 16: coefficient de corrélation entre les différents paramètres biométriques de l'herbier et la profondeur.

	r
densité	-0.86
$g_{PS}^{\text{feuille}} \cdot \text{faisceau}^{-1}$	-0.64
$g_{PS}^{\text{épiphyte}} \cdot \text{faisceau}^{-1}$	-0.43
longueur maximale	-0.73
<i>nombre feuille.faisceau⁻¹</i>	<i>0.43</i>
coefficient A	-0.65
indice foliaire	-0.84

Les variations des paramètres biométriques en fonction de la profondeur ne sont pas régulières (figure 42). Sur une même isobathe, les paramètres sont distribués en taches avec des zones de valeur plus élevées ou plus basses au centre qui vont décroissantes ou croissantes vers la périphérie.

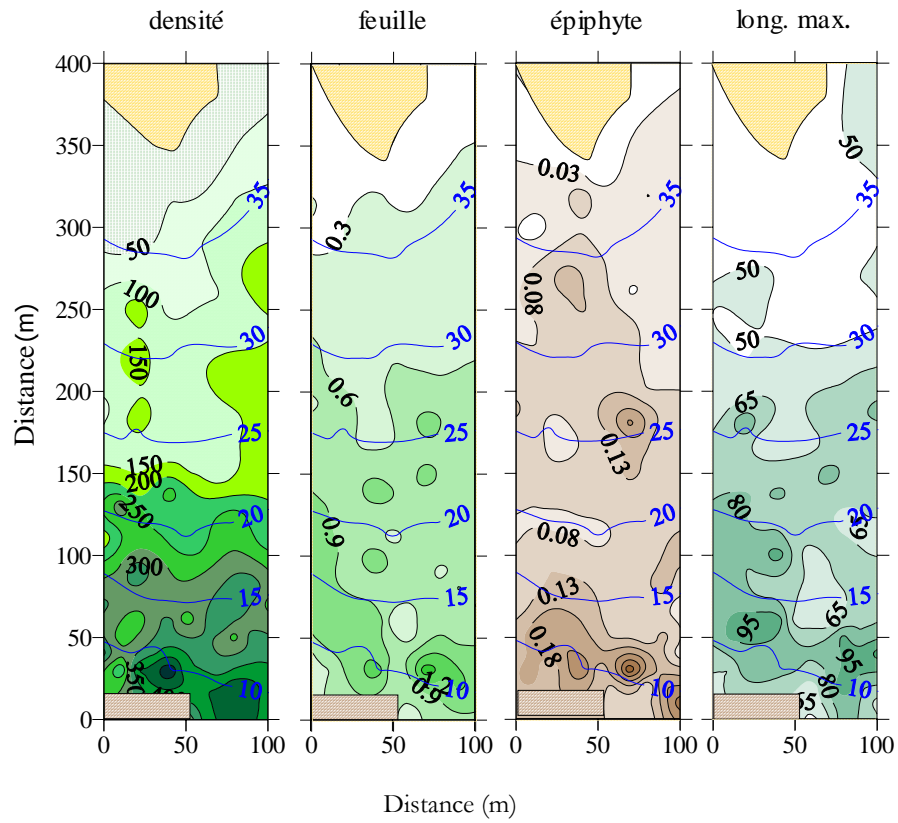


Figure 42: représentation (carte Surfer® - kriging) de la distribution de la densité (nombre pousse.m⁻²), biomasse foliaire (g_{PS}.pousse⁻¹), biomasse épiphyte (g_{PS}.pousse⁻¹) et de la longueur maximale (cm) sur la surface de 4 ha. Echantillons prélevés en 1993 dans la Baie de La Revellata. La bathymétrie est représentée en bleu. Les zones jaunes et brunes au large et à la côte représentent le sable et la jetée.

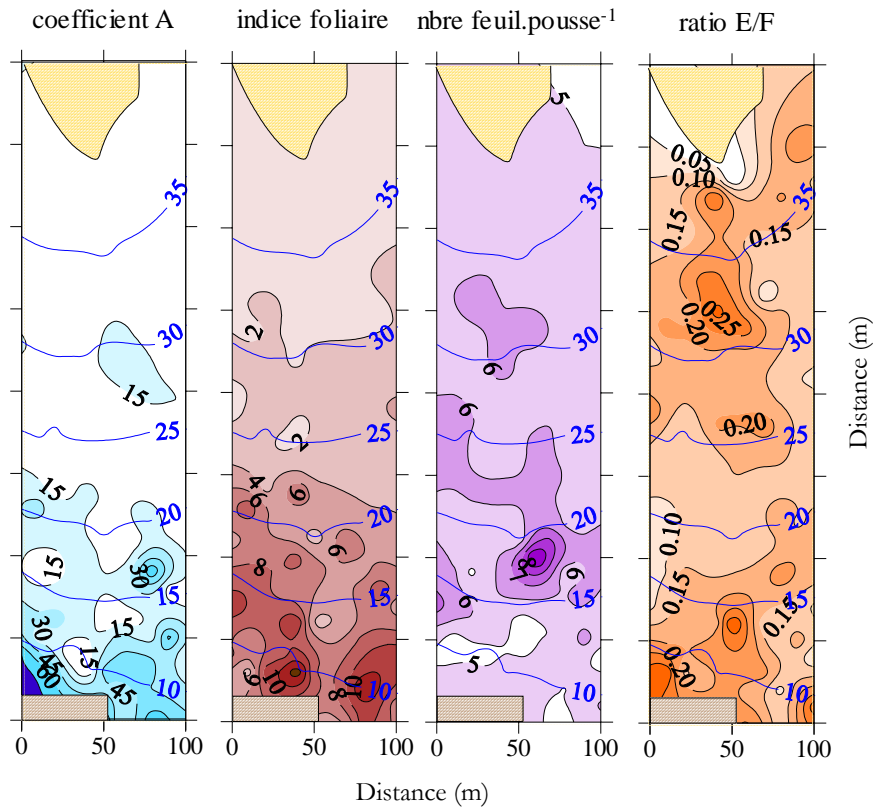


Figure 42 (suite): représentation (carte Surfer® - kriging) de la distribution du coefficient A (%), de l'indice foliaire ($m^2 \cdot m^{-2}$), du nombre de feuille. pousse⁻¹ et du rapport biomasse épiphyte/biomasse feuille sur la surface de 4 ha. Echantillons prélevés en 1993 dans la Baie de La Revellata. La bathymétrie est représentée en bleu. Les zones jaunes et brunes au large et à la côte représentent le sable et la jetée.

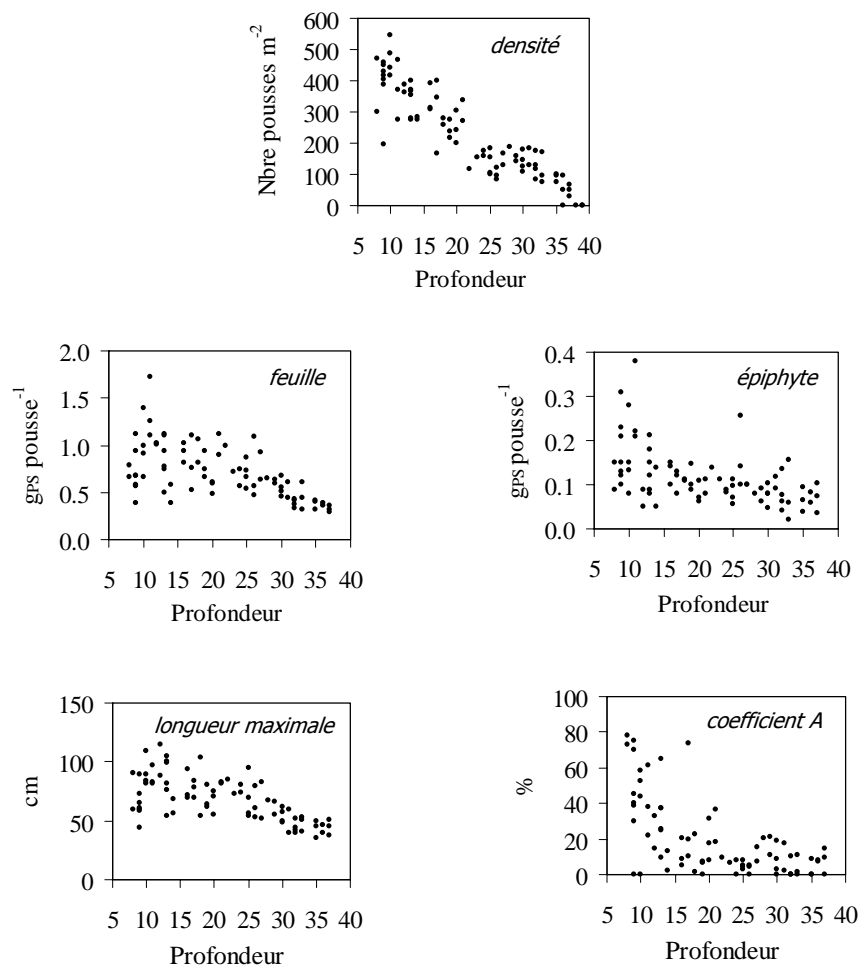


Figure 43: évolution des paramètres biométriques en fonction de la profondeur, de pousses de *P. oceanica* prélevées en juin 1993 en face de STARESO (chaque point est la valeur moyenne de 5 comptages ou des mesures biométriques effectuées sur 10 pousses, sauf pour la

longueur maximale qui est la longueur de feuille la plus élevée de l'ensemble des faisceaux échantillonnés à une station).

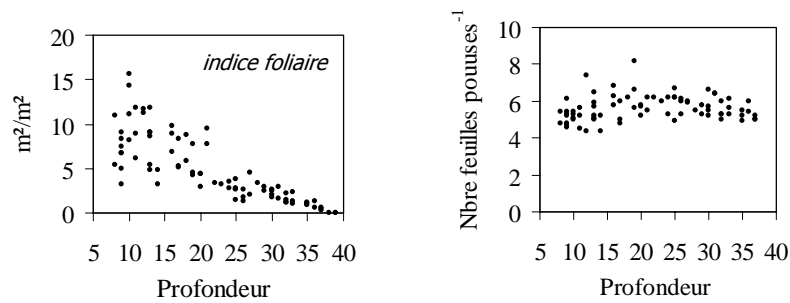


Figure 43 (suite): évolution des paramètres biométriques en fonction de la profondeur, de pousses de *P. oceanica* prélevées en juin 1993 en face de STARESO (chaque point est la valeur moyenne de 5 comptages ou des mesures biométriques effectuées sur 10 pousses, sauf pour la longueur maximale qui est la longueur de feuille la plus élevée de l'ensemble des faisceaux échantillonnés à une station).

4.8.2. LES VARIATIONS SPATIALES HORIZONTALES DES PARAMETRES BIOMETRIQUES

Pour analyser la variation spatiale horizontale, les données ont été regroupées en 6 tranches bathymétriques égales: 8-12, 13-17, 18-22, 23-27, 28-32, 33-37m. Cette répartition a été opérée afin de minimiser les variations spatiales des paramètres biométriques en fonction de la profondeur (tableau 17).

Les paramètres biométriques varient de manière significative ($p \leq 0,05$) au sein de chacune des différentes tranches. Sauf pour le nombre de feuilles . pousse⁻¹, les

plus grandes variations horizontales (écarts entre le minimum et le maximum) des paramètres sont enregistrées dans les zones superficielles de l'herbier (entre 8 et 12 m) (tableau 17).

En 1996 et 1997, la zone superficielle (10 m de profondeur) a été investiguée de manière plus précise. Les paramètres biométriques ont été analysés mais également une série de facteurs physico-chimiques ont été mesurés (tableau 18). Les valeurs moyennes des paramètres biométriques de l'herbier, recueillies dans la zone des 10 m, correspondent aux données de 1993 entre 8 et 12 m (partie III).

Tableau 17: valeurs moyennes minimales et maximales des paramètres biométriques: densité (nombre de pousses.m⁻²), poids des feuilles (g_{ps} feuille.pousse⁻¹), poids des épiphytes (g_{ps} épiphytes.pousse⁻¹), longueur maximale (cm), nombre de feuilles.pousse⁻¹, coefficient A (%) et indice foliaire (m².m⁻²), de l'herbier à *P. oceanica* en face de STARESO en fonction des tranches bathymétriques 8-12 m; 13-17 m; 18-22 m; 23-27 m; 28-32 m; 33-37 m sur une surface de 4 ha (n=5 pour la densité et n=10 pour les pousses (écart minimum-maximum)).

1993 (4ha)	8-12 m	13-17m	18-22 m	23-27 m	28-32m	33-37m
densité	196-486 (290)	165-400 (235)	116-338 (222)	85-184 (99)	82-187 (105)	0-170 (170)
g _{ps} feuilles.faisceau ⁻¹	0,4-1,7 (1.3)	0,4-1,1 (0.7)	0,5-1,1 (0.6)	0,4-1,1 (0.7)	0.3-0.7 (0.4)	0,0-0,6 (0.6)
g _{ps} épiphytes.faisceau ⁻¹	0,05-0,38 (0.33)	0,08-0,21 (0.13)	0,06-0,14 (0.08)	0,05-0,25 (0.20)	0,04-0,13 (0.09)	0,00-0,15 (0.15)
longueur maximale	44-115 (71)	54-105 (51)	55-103 (48)	51-95 (44)	39-68 (29)	0-53 (53)
n ^{bre} feuilles.faisceau ⁻¹	4,4-7,4 (3.0)	4,4-6,8 (2.4)	5,2-8,2 (3.0)	4,9-6,7 (1.8)	5,0-6,6 (1.6)	0,0-6,1 (6.1)
coefficient A	0-78 (78)	2-74 (72)	0-36 (36)	0-15 (15)	0-21 (21)	0-14 (14)
indice foliaire	3-16 (13)	3-12 (9)	3-9 (6)	1-4 (3)	1-3 (2)	0-1 (1)

Tableau 18: paramètres biométriques de l'herbier et des facteurs environnementaux dans la zone des 10 m (1996 et 1997) : densité (nombre de pousses.m⁻²), poids des feuilles (g_{ps}^{feuille}.pousse⁻¹), poids des épiphytes (g_{ps}^{épiphyte}.pousse⁻¹), longueur maximale (cm), nombre de feuilles.pousse⁻¹, coefficient A (%) et indice foliaire (m².m⁻²) de l'herbier à *P. oceanica* en face de STARESO et paramètres physico-chimiques (teneur en eau (%), teneur en matière organique (%), pH, potentiel redox (mV), concentration en phosphates, nitrites+nitrates et en ammonium (μM) du sédiment correspondant. Paramètres physico-chimiques des taches de sable présentes dans l'herbier (teneur en eau (%), teneur en matière organique (%), pH, potentiel redox (mV), concentration en phosphates, nitrites+nitrates et en ammonium (μM); (moyenne±écart-type (effectif)).

	<i>Herbier</i>		<i>Sable</i>
	1996	1997	1997
densité	332±133 (50)	277±173 (15)	0
g _{ps} feuilles.pousse ⁻¹	1,62±0,62 (50)	1,09±0,79 (67)	-
g _{ps} épiphytes.pousse ⁻¹	0,17±0,09 (50)	0,24±0,18 (67)	-
longueur maximale	92	88	-
n ^{bre} feuilles.pousse ⁻¹	6,5±1,1 (50)	6,4±1,8 (67)	-
coefficient A	53±31 (47)	48±24 (67)	-
indice foliaire	10,3±4,0 (50)	6,5±1,8 (67)	-
H ₂ O	-	39±4 (22)	30±5 (10)
mat. organique	-	9±4 (22)	4±2 (10)
pH	-	7,46±0,07 (15)	7,91±0,10 (10)
potentiel redox	-	78±41 (15)	106±85 (10)
PO ₄	-	1,4±0,7 (43)	2,5±0,7 (20)
NO ₂ ⁻ +NO ₃ ⁻	1,0±1,06 (30)	0,2±0,4 (51)	1,5±1,4 (20)
NH ₄ ⁺	3,3±2,7 (30)	3,7±3,5 (51)	26,1±12,0 (20)

Au niveau du sédiment de l'herbier (figure 44, tableau 18), la fraction granulométrique dominante est celle qui contient les grains compris entre 0,25 et 0,50 mm. Le sédiment qui compose la matte contient également, en quantité non négligeable (plus de 10 %), des grains dont le diamètre est supérieur à 2 mm. Dans certaines carottes, des graviers de 1,5 cm ont été trouvés.

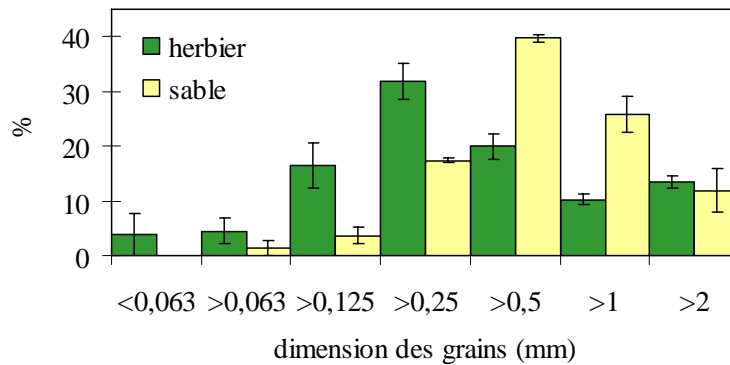


Figure 44 : distribution des différentes fractions granulométriques (% du pds sec de l'échantillon de départ) du sédiment prélevé dans la zone des 10 m dans l'herbier et à la banane de la Baie de La Revellata (n=27).

La teneur en eau (39 ± 4 %) et le pH ($7,46 \pm 0,07$) sont peu variables. La matière organique représente en moyenne 9 % du poids sec du sédiment et est constituée de rhizomes, de racines de posidonies et de matériel fin non identifié.

Le sédiment prélevé dans une tache de sable adjacente (banane) a des caractéristiques significativement différentes (figure 44). Il a des teneurs en eau et en matière organique plus basses. Le pH, le potentiel redox et les teneurs en

nutriments (essentiellement le NH_4^+) sont plus élevés. Les petites taches (30cm de diamètre maximum) au sein de l'herbier ont été considérées comme des zones de l'herbier. Leurs caractéristiques sont similaires à celles des zones adjacentes colonisées par des pousses. Ces petites zones nues sont souvent parcourues par des rhizomes.

Les teneurs en nutriments de l'eau interstitielle de tous les sédiments sont très hétérogènes, l'ammonium est la forme prépondérante d'azote.

4.9. DISCUSSION

4.9.1. LES VARIATIONS SPATIALES EN FONCTION DE LA PROFONDEUR

La diminution de l'importance des paramètres biométriques de *P. oceanica* en fonction de la profondeur sont à mettre en relation avec la diminution de la lumière et de la température (Pirc, 1985; 1986; Alcoverro *et al.*, 1995; Zupo *et al.*, 1997; Dalla Via *et al.*, 1998; Romero *et al.*, 1998). Les variations enregistrées dans la Baie de La Revellata correspondent aux variations notées dans d'autres herbiers, elles ont été décrites et discutées par de nombreux auteurs, dans différentes régions de la Méditerranée (Augier & Cristiani, 1984; Caye & Rossignol, 1983; Mazzella & Ott, 1984; Romero, 1989a; 1989b; Pergent *et al.*, 1994), y compris dans la Baie de La Revellata (Bay, 1984; Gobert *et al.*, 1995).

Le nombre de feuilles par pousse ne varie pas de manière significative (figure 41) en fonction de la profondeur.

4.9.2. LES VARIATIONS SPATIALES HORIZONTALES

Par comparaison aux données de la littérature, à 10 m de profondeur, les propriétés physico-chimiques des sédiments de la Baie de La Revellata correspondent à celles d'un herbier dense, piégeant beaucoup de matière organique mais dont le sédiment est modérément réduit (Alcoverro *et al.*, 1995; Terrados *et al.*, 1999). Les teneurs en eau et en matière organique du sédiment de l'herbier sont similaires à celles décrites dans d'autres prairies de Méditerranée (Lopez *et al.*, 1995; De Falco *et al.*, 2000). Les autres données physico-chimiques (pH et potentiel d'oxydo-réduction) sont également en accord avec des mesures effectuées par d'autres auteurs (Fresi *et al.*, 1981; Caschetto *et al.*, 1980). Les teneurs en nutriments de l'eau interstitielle sont faibles mais néanmoins du même ordre de grandeur que d'autres données recueillies dans d'autres sédiments d'herbiers corses (Cancemi *et al.*, 1998).

Les paramètres biométriques de l'herbier présentent une variation horizontale significative traduisant une hétérogénéité spatiale, ceci surtout dans les zones moins profondes (tableau 17, figure 43). L'amplitude des variations spatiales, dans les zones superficielles, est au moins aussi large que celle des variations saisonnières. Or, à l'échelle considérée (du mètre à la centaine de mètre), la température et la lumière peuvent être considérés comme constantes pour une même profondeur. Les variations spatiales sont donc dues à d'autres facteurs. Malheureusement, aucune corrélation significative entre l'un des paramètres physico-chimiques (pH, potentiel d'oxydo-réduction) du sédiment, et la densité en pousses, la longueur des feuilles ou la biomasse de l'herbier n'a pu être mise en

évidence. De même, aucune relation n'a pu être établie entre les variations de concentrations en N et en P dans l'eau interstitielle et les données biométriques de l'herbier (exemple: figure 45).

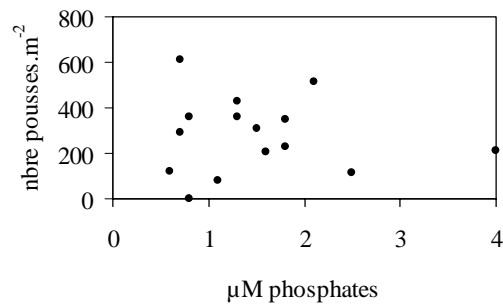


Figure 45 : concentration en phosphates dans l'eau interstitielle du sédiment et densité de l'herbier à *P. oceanica*, dans la zone des 10m de la Baie de La Revellata (n=15).

Dans d'autres herbiers, certains auteurs ont pu mettre en relation les concentrations en nutriments plus élevées du sédiment et les paramètres de la strate foliaire (Fouquereau *et al.*, 1992; Pergent-Martini *et al.*, 1995).

Cette apparente indépendance totale des pousses par rapport aux paramètres du sédiment pourrait être expliquée par les différences de dynamique temporelle des paramètres analysés. La biomasse de l'herbier, à un moment donné, est évidemment le résultat, à long terme, de la dynamique de la croissance des rhizomes, la multiplication des pousses, l'apparition et la croissance des feuilles.

Par contre les mesures de pH, du potentiel d'oxydo-réduction et les teneurs en nutriments résultent de l'activité de l'herbier mais sont influencées par d'autres

paramètres comme l'activité bactérienne. Dans le sédiment des herbiers, le turnover du NH_4^+ est d'une dizaine d'heures et celui du phosphore est d'une dizaine de jours (Moriarty & Boon, 1989). Par contre, au niveau des feuilles de posidonies, le temps de renouvellement de l'azote est de l'ordre de 15 mois (Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*)

Les rhizomes, par leur capacité de stockage de composés de réserve, permettent de supporter, durant une période plus ou moins longue, une croissance foliaire indépendante des facteurs environnementaux locaux (Marbà *et al.*, 1996; Zupo *et al.*, 1997). Les posidonies peuvent par l'intermédiaire de leurs rhizomes redistribuer les ressources "de manière équitable" (Alcoverro *et al.*, 2000, Lepoint *et al.*, 2002 ; *accepted*) et ceci sur plusieurs mètres (Libes, 1983) en un temps relativement court: de l'ordre du jour (Marbà *et al.*, 2002). Enfin, *Posidonia oceanica* (L.) Delile est une des espèces de phanérogames marines caractérisées par des rythmes de croissance lents et une durée de vie de ses organes longue par rapport aux autres espèces (Marbà & Duarte, 1998). Ceci confère à cette espèce des temps de réaction plus lents face aux changements extérieurs.

Enfin, en Baie de La Revellata, la reproduction se fait essentiellement par clonage (Gobert *et al.*, 2001), réduisant pratiquement à néant la possibilité de formation de patches suite à la germination. La reproduction sexuée plus rare que le clonage n'est probablement pas la cause principale de la distribution en taches que nous avons mise en évidence sur notre site.

Dans les zones moins profondes de l'herbier, l'hétérogénéité spatiale est plus grande. L'hétérogénéité pourrait être la conséquence des tempêtes dont les effets se font ressentir dans les zones supérieures de l'herbier (*i.e.* à 15 m de profondeur des courants de plusieurs m.s^{-1} ont été enregistrés Pelapat (com. pers.) en

novembre 2001). Ces courants entraînent des particules et pourraient déchausser l'herbier en certaines zones. A 17 m de profondeur, des ripple-marks de 30 cm de haut ont été observés après le passage de cette tempête.

Le regroupement des données biométriques de 1993 en tranches bathymétriques: 8 – 12 m; 13 –17 m; 18 –22 m; 23 –27 m , 28 –32 et 33 –37 m (tableau 17) a permis de mettre en évidence des corrélations entre les différents paramètres.

Une relation directe apparaît entre la longueur maximale d'une part et la biomasse foliaire d'autre part. Cette relation est significative quelle que soit la tranche bathymétrique. La longueur maximale peut être utilisée dans un herbier comme paramètre biométrique indicateur de la biomasse foliaire. Cette mesure peut être réalisée *in situ* sans que les pousses ne soient arrachées et disséquées. Ceci est particulièrement intéressant pour des études d'impact ou toute autre étude demandant un suivi continu de la biomasse des pousses.

Le sédiment au niveau de l'herbier a des propriétés physico-chimiques différentes de celles du sédiment nu. Les résultats obtenus dans la Baie de La Revellata correspondent aux données de la littérature ; Fresi *et al.* (1981) ont mesuré, dans l'herbier, un sédiment plus hétérogène et dont les valeurs du potentiel d'oxydo-réduction sont plus élevées par rapport à des sédiments nus. Cette différence résulte probablement de l'activité biologique des posidonies (racines) mais également de celle des organismes associés (bactéries, bioturbation...). De plus, la présence de l'herbier, par ses feuilles, modifie les courants et la balance sédimentaire (Gambi *et al.*, 1990; Gacia *et al.*, 1999). Comparée à une zone nue, l'herbier contribue à l'augmentation de la rétention de sédiment et à une diminution de sa remise en suspension (Gacia & Duarte, 2001).

Les teneurs en nutriments beaucoup plus élevées au niveau du sédiment nu sont certainement la conséquence d'une activité bactérienne différente (Delille *et al.*, 1996). Les bactéries sont dix fois plus nombreuses dans le sédiment de l'herbier que dans les taches de sable. Sur les taches de sable, en l'absence de posidonies, les processus de production de nutriments surpassent les processus de consommation. Par contre, dans l'herbier, l'incorporation racinaire est significative et conduit à des concentrations inférieures et des vitesses de renouvellement différentes (Lepoint *et al.*, accepted). Les dynamiques de nutriments dans un sédiment de tache de sable et de l'herbier différent aussi fondamentalement.

4.9. SYNTHÈSE

L'hétérogénéité spatiale de l'herbier de La Revellata est très marquée. L'amplitude des variations spatiales, dans les zones superficielles, est au moins aussi large que celle des variations saisonnières.

Tous les paramètres biométriques, sauf le nombre de feuilles par pousse, diminuent avec la profondeur. Cette diminution des paramètres a déjà été étudiée par d'autres auteurs et mise en relation avec la diminution de la lumière et de la température.

Plusieurs facteurs responsables de l'hétérogénéité spatiale horizontale ont été cités dans la littérature:

- dynamique de croissance et de propagation des rhizomes, la reproduction, le bouturage;
- altération de zones soumises à des perturbations;
- effets des paramètres physico-chimiques.

Dans la Baie de La Revellata, l'hétérogénéité spatiale horizontale de l'herbier est plus grande dans la zone superficielle. Dans cette zone, aucune relation directe entre les paramètres biométriques et les facteurs physico-chimiques étudiées n'a pu être mise en évidence. Mais les recherches récentes (Marbà & Duarte, 1998) ont montré que *P. oceanica* est l'espèce de phanérogames marines qui présente une dynamique de croissance (rhizome) parmi les plus lentes. Cette espèce, de grande taille, a une durée de vie longue et peut conserver, en laboratoire, son rythme saisonnier de croissance des feuilles intact pendant plusieurs années même sous

conditions constantes de lumière et de température (Ott, 1979). *P. oceanica* peut survivre plusieurs années même si l'équilibre sédimentaire est rompu (déchaussement ou recouvrement) (Gacia & Duarte, 2001). *P. oceanica* est capable, en période de manque de nutriments de redistribuer d'un organe à l'autre (Alcoverro, 1997; Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser *in press*) ou d'une pousse à l'autre, les ressources nécessaires à son maintien (Marbà *et al.*, 2002). Toutes ces caractéristiques confèrent à *P. oceanica* un temps de réaction lent face aux changements extérieurs, la possibilité de lisser et de résister face aux changements de courtes durées. Ces caractéristiques confèrent également à *P. oceanica*, une certaine indépendance vis-à-vis des variations spatiales à méso-échelle des caractéristiques physico-chimiques.

La dynamique spatiale de l'herbier à *P. oceanica* sur le substrat sableux en face de STARESO est certainement le résultat de la dynamique de croissance des rhizomes à laquelle s'ajoute en zone superficielle les effets des altérations provoquées par les tempêtes. Quoiqu'ayant été rarement observés le bouturage pourrait également favoriser la présence de taches.

La présence de l'herbier modifie les caractéristiques du sédiment sur lequel il pousse. Par contre, le sédiment des petites taches au sein de l'herbier a les mêmes caractéristiques que celui de l'herbier adjacent.

La longueur maximale des feuilles est un paramètre qui permet d'estimer la biomasse de feuille quelle que soit la profondeur.

Floraison

Les résultats présentés dans cette partie font l'objet de deux publications – une soumise à PSZNI Marine Ecology qui a pour titre: «Flowering of *Posidonia oceanica* and associated C, N and P requirements», par Sylvie GOBERT¹, Olivier DEFAWE¹, Michel JANSSENS², Pierre LEJEUNE², Gilles LEPOINT¹ and Jean-Marie BOUQUEGNEAU³.
(¹Oceanology, University of Liege, Sart Tilman, B6, B-4000 Liège, Belgium.²Laboratory of Algology, Mycology and Experimental Systematics, University of Liege, Sart Tilman, B22, B-4000 Liège, Belgium. ³ STARESO S.A., BP33, F20260, Calvi (Corse), France.)

- une dans *Hydrobiologia* (455: 121-125) qui a pour titre: «Anthesis effects on *Posidonia oceanica* (L.) Delle phenology in the Bay of Calvi (Corsica, Mediterranean Sea). par Sylvie GOBERT¹, Olivier DEFAWE¹, Gilles LEPOINT¹, Vincent DEMOULIN² and Jean-Marie BOUQUEGNEAU³ (2001).
(¹Oceanology, University of Liege, Sart Tilman, B6, B-4000 Liège, Belgium.²Laboratory of Algology, Mycology and Experimental Systematics, University of Liege, Sart Tilman, B22, B-4000 Liège, Belgium.)



5.1. INTRODUCTION

Les phanérogames marines réalisent la reproduction sexuée dans l'eau mais elles se multiplient aussi par reproduction végétative (Arber, 1920) (formation de jeunes pousses sur un rhizome formant ainsi des clones). La multiplication des clones et la reproduction sexuée permettent à l'espèce d'élargir la surface colonisée et de maintenir la population par remplacement des pousses âgées (Marbà & Walker, 1999). La reproduction sexuée maintient une diversité génétique (Buia & Mazzella, 1991). Sauf pour quelques espèces (*e.g. Halophila spp* et *Enhalus acoroides*), le nombre de pousses qui produisent des fleurs en un an ne dépasse pas 10% de la population. De plus la présence de fleurs n'amène pas forcément à l'élaboration d'une graine (figure 46): la fécondation n'a pas toujours lieu, les fruits peuvent avorter avant d'être à maturité, les graines font l'objet de prédation (oiseaux et poissons), les graines avant ou après germination peuvent être emportées par les courants dans des sites qui ne permettent pas l'enracinement (Inglis, 2000).

La reproduction végétative de *P. oceanica* est relativement bien connue et des techniques de transplantation ont été mises au point (Molenaar & Meinesz, 1995). La recolonisation des zones d'herbier altérées est très longue car la croissance des rhizomes est lente (entre 0,4 et 1,1 cm an⁻¹ et entre 0,4 et 7,4 cm an⁻¹ pour les rhizomes orthotropes et plagiotropes respectivement). Le recouvrement de zones nues ou endommagées est très lent (Boudouresque *et al.*, 1984). Une pousse nouvelle apparaît sur les rhizomes tous les 213 jours, en moyenne, chez *P. oceanica* (Marbà & Duarte, 1998).

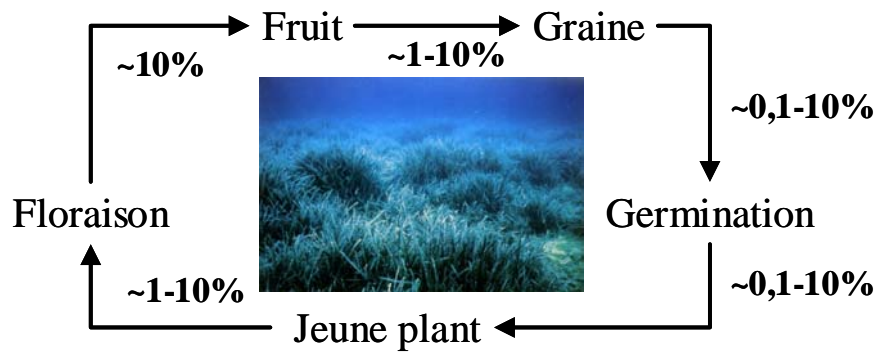


Figure 46: estimation de la probabilité de formation d'une nouvelle pousse à partir de la floraison d'une pousse de phanérogame marine (d'après Hemminga & Duarte, 2000).

L'écologie, la morphologie, l'anatomie, la distribution géographique, le développement et la description de la fleur, du fruit et des graines sont connus pour la plupart des espèces de phanérogames marines (Den Hartog, 1970). Par contre, les facteurs qui induisent la formation de pousses fertiles et leur capacité à fleurir sont mal définis. Certaines expériences ont permis de lier la température et la photopériode avec l'apparition de fleurs (de Cock 1981) mais les données concernant le moment de l'induction sont rares (McConchie & Knox, 1989). Van Lent et Verschuure (1995) pensent que la floraison pourrait être liée à une demande accrue en azote (*e.g. Zostera marina*). Par contre, Short (1983) a comptabilisé plus de pousses fleuries sur un sédiment pauvre en nutriments que sur des sédiments plus riches. Même si l'azote a une importance au niveau de la floraison, aucune corrélation entre les teneurs en azote de l'eau interstitielle et le taux de floraison d'un herbier n'a été mise en évidence.

La rareté des données sur la floraison de *P. oceanica* traduit probablement le manque d'observations, la floraison n'ayant pas lieu avec le même intensité chaque année (Buia & Mazzella, 1991).

La reproduction de *P. oceanica* a été décrite à partir d'observations en laboratoire et *in situ* (Buia & Mazzella, 1991). Les pousses fleuries ont une distribution en «patch» et n'apparaissent que sur les pousses portées par des rhizomes orthotropes (Caye, 1980). Comme pour le cycle d'apparition et de croissance des feuilles, l'apparition des fleurs et leur développement présente un délai, de presque 2 mois, depuis les faibles profondeurs vers les zones plus profondes. La floraison a lieu après le maximum de température. Il semble qu'il n'y ait pas de période de dormance chez les graines. Les fleurs sont groupées en inflorescence composées de 3 ou 4 épillets, chacun avec 2 ou 3 fleurs hermaphrodites et une fleur mâle dont le gynécée est réduit (Den Hartog, 1970).

Le pollen est filamenteux. Après fécondation, le fleurs donneront naissance à un fruit appelé olive de mer. Il faut 6 à 9 mois au fruit pour mûrir, ensuite il se détache de la plante mère et flotte quelques jours au grés des courants jusqu'à ce que le péricarpe pourrisse et se déchire. La graine tombe alors sur le fond et germe si les conditions physico-chimiques sont satisfaisantes (Boudouresque & Meinesz, 1982.) Les inflorescences n'apparaissent que rarement dans l'aire de répartition occidentale, seulement certaines années particulièrement chaudes. La multiplication est assurée par voie végétative (rejet et bouturage naturel). Par contre, les floraisons sont signalées beaucoup plus fréquemment dans le bassin oriental et le long des côtes africaines (Van der Ben, 1971). La pauvre diversité génétique des populations de *P. oceanica* confirme l'importance de la propagation clonale de ces populations (Capiomont *et al.*, 1996; Procaccini *et al.*, 1996; Procaccini & Mazzella, 1998).

Dans la Baie de La Revellata, entre 1975 et 1993, la floraison de l'herbier a rarement été observée (Bay, 1984), mais entre 1994 et 1998, elle a été observée régulièrement.

En octobre 1998, des pousses fleuries ont été prélevées. Leur biométrie a été quantifiée et leur contenu en carbone, en azote et en phosphore a été dosé. Les résultats de l'étude biométrique ont été analysés afin d'estimer quels étaient les effets de la floraison sur le renouvellement des feuilles et pour évaluer son impact sur la phénologie de l'herbier. L'analyse des teneurs en carbone, en azote et en phosphore a permis de déterminer les besoins en ces éléments requis pour la floraison. Enfin, nous avons essayé d'établir s'il y avait une relation entre les variations de température des eaux de surface de la baie, les variations interannuelles des quantités d'azote disponibles pour l'herbier et la fréquence et l'intensité de floraison de l'herbier.

5.2. RESULTATS

5.2.1. LA FLORAISON

Entre 1977 et 1998, le pourcentage de pousses fleuries varie énormément (tableau 19). Jusqu'en 1993, l'herbier n'a pas fait l'objet d'une surveillance systématique à ce sujet, mais la floraison a rarement été signalée et aucun fruit ou graine n'ont été observés. Par contre, depuis 1994, chaque année, des fleurs sont repérées dans l'herbier, à différentes profondeurs, entre septembre et décembre.

En 1994, une floraison exceptionnelle a été constatée. Cette floraison correspond d'ailleurs à une floraison générale des herbiers à *P. oceanica* observée dans toute la Méditerranée (Sandmeier *et al.*, 1999).

L'indice de floraison varie entre 4 et 36%, à 10 m de profondeur, avec de large variations interannuelles. Les pousses fleuries ont une distribution en tache. Le nombre de pousses fleuries diminue avec la profondeur ; à 20 m l'indice est de 14 ± 17 (n=20) et 3 ± 2 (n=20) en 1994 et en 1998 respectivement.

Tableau 19: indice de floraison (%) de l'herbier à *P. oceanica* à 10 m de profondeur dans l'herbier de la Baie de La Revellata et teneur en azote ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$) dans l'eau interstitielle (moyenne \pm écart-type (effectif)).

<i>Dates</i>	<i>Indice de floraison %</i>	<i>Eau interstitielle μM</i>
1977 – 1993	< 1	-
1994	36 \pm 25 (50)	-
1995	4 \pm 4 (20)	2,22 \pm 0,79 (6)
1996	4 \pm 4 (20)	4,27 \pm 3,75 (30)
1997	4 \pm 4 (20)	3,88 \pm 3,89 (51)
1998	10 \pm 9 (20)	6,93 \pm 2,89 (10)
1999	< 1	1,49 \pm 2,99 (10)

5.2.2. LA BIOMETRIE

En moyenne, les pousses non fleuries ont une feuille en plus ($8,8 \pm 1,1$ feuilles) que les pousses fleuries ($7,8 \pm 0,4$ feuilles, $p \leq 0,05$) (figure 47). Cette variation est la conséquence de la diminution significative du nombre de feuilles juvéniles ($p \leq 0,05$) alors que le nombre de feuilles intermédiaires et adultes restent similaires.

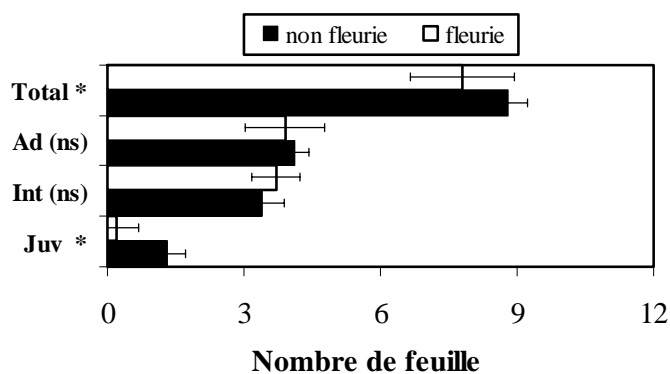


Figure 47: comparaison de nombre des feuilles juvéniles (Juv), intermédiaires (Int), adultes (Ad) et total par faisceau entre les pousses fleuries et non fleuries à 10 m de profondeur en octobre 1998 (moyenne \pm écart-type); ns: différence non significative; *: différence significative).

La largeur des feuilles intermédiaires et adultes est significativement plus petite chez les pousses fleuries que chez les pousses non fleuries (tableau 20). Malgré ces modifications au niveau du nombre de feuilles et au niveau de leur largeur, la surface et la biomasse foliaires restent inchangées.

Les fleurs, organes chlorophylliens, représentent 16 % du poids d'une pousse (*i.e.* $0,13 \pm 0,04$ g_{PS}). Le poids total des feuilles d'une pousse fleurie est plus faible que celui des pousses non fleuries (8 % PS) (tableau 20) et, finalement, le poids total d'une pousse fleurie n'est pas significativement différent du poids d'une pousse non fleurie.

Tableau 20: longueur, largeur des feuilles adultes et intermédiaires, surface foliaire et biomasse des pousses non fleuries et fleuries à 10 m de profondeur en octobre 1998 (moyenne \pm écart-type (effectif); ns: différence non significative; *: différence significative).

		<i>Pousses non fleuries</i>	<i>Pousses fleuries</i>
longueur des feuilles adultes (cm)	(ns)	24,30 \pm 8,00 (41)	26,60 \pm 13,00 (39)
longueur des feuilles intermédiaire (cm)	(ns)	14,50 \pm 6,00 (34)	13,60 \pm 5,50 (37)
largeur des feuilles adultes (cm)	(*)	1,04 \pm 0,10 (41)	0,98 \pm 0,10 (39)
largeur des feuilles intermédiaires (cm)	(*)	0,99 \pm 0,10 (34)	0,92 \pm 0,07 (37)
surface foliaire (cm ² pousse ⁻¹)	(ns)	159 \pm 36 (10)	148 \pm 35 (10)
biomasse foliaire (g _{PS} pousse ⁻¹)	(ns)	0,75 \pm 0,26 (10)	0,69 \pm 0,17 (10)
biomasse de l'inflorescence (g _{PS} pousse ⁻¹)		0	0,13 \pm 0,04 (10)
biomasse totale (g _{PS} pousse ⁻¹)	(ns)	0,75 \pm 0,26 (10)	0,82 \pm 0,19 (10)

5.2.3. TENEUR EN CARBONE, EN AZOTE ET EN PHOSPHORE

Les teneurs en carbone et en phosphore des pousses non fleuries (tableau 21) correspondent aux valeurs enregistrées par d'autres auteurs dans la Baie de La Revellata et dans d'autres régions de La Méditerranée lors de prélèvements effectués à des périodes correspondantes (Velimirov 1987; Alcoverro *et al.*, 1995; Mateo & Romero, 1997). Les teneurs en azote, par contre, sont faibles ($\pm 1\%$ _{ps}) et sont généralement plus faibles que les résultats obtenus dans le reste de La Méditerranée: 2,8 % (Augier & Santimone, 1982), 2,2 % (Pirc & Wollenweber, 1988) et 2,0 % (Velimirov, 1987).

Tableau 21: teneurs en carbone, en azote et en phosphore des feuilles des pousses non fleuries de *P. oceanica* prélevées à 10 m de profondeur en octobre 1998 (moyenne \pm écart-type ; minimum – maximum, nd non déterminé).

<i>Pousses non fleuries</i>			
	<i>C</i>	<i>N</i>	<i>P</i>
Juvenile	33,2 \pm 3,3 (6) 29,9-38,7	1,1 \pm 0,3 (6) 0,9-1,4	nd -
Intermédiaire	35,2 \pm 2,2 (18) 31,7-37,9	1,0 \pm 0,2 (18) 0,8-1,3	0,13 \pm 0,02 (18) 0,09-0,17
Adulte	32,1 \pm 2,1 (18) 29,3-35,9	0,5 \pm 0,1 (18) 0,3-0,6	0,06 \pm 0,01 (18) 0,05-0,07

Les teneurs (%) en carbone sont plus élevées et les teneurs en azote sont plus basses dans tous les types de feuille des pousses fleuries (tableau 22) comparées aux pousses non fleuries. L'inflorescence des pousses fleuries contient peu de carbone et les teneurs en azote et en phosphore sont similaires à celles des feuilles intermédiaires des pousses fleuries.

Tableau 22: teneurs en carbone, en azote et en phosphore des feuilles des pousses fleuries de *P. oceanica* prélevées à 10 m de profondeur en octobre 1998 (moyenne \pm écart-type ; minimum – maximum, nd non déterminé); *: différence significative par rapport au tableau 3.

Pousses fleuries			
	C	N	P
Juvenile	40,9 (1)	0,6 (1)	nd-
Intermédiaire	37,1 \pm 1,6 (10)	0,8 \pm 0,1 (10)	0,14 \pm 0,01 (9)
	33,8-39,5*	0,7-1,0*	0,12-0,16
Adulte	35,2 \pm 2,2 (10)	0,3 \pm 0,1 (10)	0,06 \pm 0,01 (10)
	31,8-38,4*	0,3-0,4*	0,05-0,08
Inflorescence	33,6 \pm 2,1 (9)	0,7 \pm 0,3 (9)	0,13 \pm 0,02 (9)
	30,4-36,2	0,3- 1,5	0,11- 0,16

Les quantités de carbone, d'azote et de phosphore ont été calculées à partir des teneurs en C, N et P et des biomasses de chaque pousse (tableaux 23 et 24).

Les quantités par pousse (mg de C, N, P pousse⁻¹) dans les pousses fleuries sont plus élevées que dans les pousses non fleuries (30 % et 42 % respectivement ($p < 0.01$)). Par contre, les quantités d'azote par pousse sont similaires dans les deux types de pousse (tableaux 23 et 24).

Tableau 23: quantité (mg pousse⁻¹) de carbone, d'azote et de phosphore dans les feuilles des pousses non fleuries de *P. oceanica* prélevées à 10 m de profondeur en octobre 1998 (moyenne \pm écart-type; minimum – maximum, nd non déterminé).

Pousses non fleuries			
	C	N	P
Juvenile	1,1 \pm 0,1 (2)	0,03 \pm 0,01 (2)	nd
Intermédiaire	49,3 \pm 3,8 (18)	1,4 \pm 0,4 (18)	0,18 \pm 0,03 (18)
Adulte	173,3 \pm 11,3 (18)	2,7 \pm 1,1 (18)	0,32 \pm 0,05 (18)
Total	226,6 \pm 15,1 (18)	4,1 \pm 1,5 (18)	0,50 \pm 0,08 (18)

Tableau 23: quantité (mg pousse⁻¹) de carbone, d'azote et de phosphore dans les feuilles des pousses fleuries de *P. oceanica* prélevées à 10 m de profondeur en octobre 1998 (moyenne \pm écart-type ; minimum -maximum); *: différence significative par rapport au tableau 22.

Pousses fleuries			
	C	N	P
Juvenile	0,4 (1)	0,01 (1)	nd
Intermédiaire	55,7 \pm 2,4 (10)*	1,2 \pm 0,2 (10)	0,21 \pm 0,02 (9)
Adulte	186,6 \pm 11,7 (10)*	1,6 \pm 0,5 (10)	0,32 \pm 0,05 (10)
Ensemble des feuilles	242,3 \pm 14,1 (10)*	2,8 \pm 0,7 (10)*	0,53 \pm 0,07 (9)
Inflorescence	47,0 \pm 2,9 (9)	1,0 \pm 0,4 (9)	0,18 \pm 0,03 (9)
Total	289,3 \pm 17,0 (9)*	3,8 \pm 1,1 (9)	0,71 \pm 0,10 (9)*

5.3. DISCUSSION

5.3.1. RELATION TEMPÉRATURE-FLORAISON

La température de l'eau de mer, enregistrée depuis 1981, montre une augmentation de 0,5°C de la moyenne annuelle entre 1981 et 1998, *i.e.* 0,03°C par an) (figure 48). De grandes variations interannuelles des valeurs saisonnières, minimales et maximales ont été enregistrées. Les observations faites dans le réserve naturelle de la Scandola (Corse) (Francour *et al.*, 1994) près de Calvi, suggèrent un réchauffement significatif de l'eau par la présence accrue d'espèces thermophiles. Les observations réalisées aux abords de la station concordent avec celles de La Scandola: *e.g.* une augmentation des populations de la macroalgue *Anadyomene stellata* Wulfen (C. Agardh) a été notée (V. Demoulin, com. pers.).

Aucune correspondance entre les variations de température et les variations d'intensité de floraison n'a pu être mise en évidence. Aucun événement particulier (température plus élevée ou plus basse durant un temps court (jour) ou plus long (période, saison) ne correspond aux floraisons de 1994 et 1998. Néanmoins, ce réchauffement général des eaux superficielles le long de la Corse pourrait être un des facteurs ayant favorisé la floraison, des températures élevées pouvant induire la floraison chez les phanérogames marines (Inglis & Lincoln Smith, 1998).

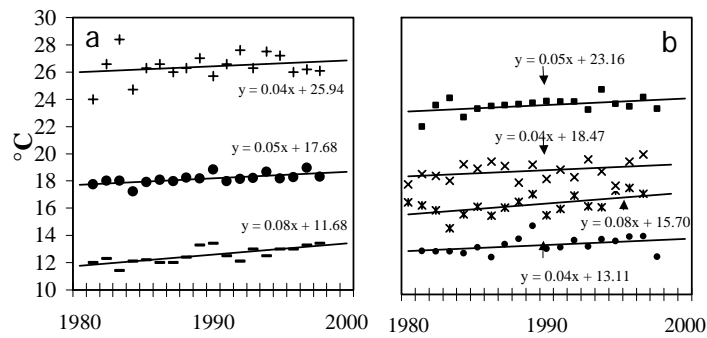


Figure 48: évolution de la température de l'eau du port de STARESO entre janvier 1981 et décembre 1999 (a: température moyenne annuelle, minimum et maximum; b: moyenne saisonnière: cercle: hiver; astérisque: printemps; croix: automne; carré: été).

5.3.2. RELATION AZOTE-FLORAISON

Depuis 1995, les variations temporelles de l'azote présent dans l'eau interstitielle au niveau de l'herbier ont été enregistrées (tableau 10). Une relation significative est apparue entre les variations de la quantité d'azote inorganique total dans l'eau interstitielle et l'intensité de floraison ($r=0.98$). Malgré cette plus grande quantité d'azote disponible au moment de la floraison, les pousses de *P. oceanica* présentent des teneurs faibles en azote dans les tissus.

5.3.3. C, N ET P REQUIS POUR LA FLORAISON

Considérant la croissance moyenne des différentes feuilles d'une pousse (*i.e.* $2,5 \pm 1,4$ mg pousse⁻¹ jour⁻¹ pour les feuilles juvéniles; $2,3 \pm 0,8$ mg pousse⁻¹ jour⁻¹ pour les feuilles intermédiaires; $0,6 \pm 0,7$ mg pousse⁻¹ jour⁻¹ pour les feuilles adultes et $2,5$ mg pousse⁻¹ jour⁻¹ pour le pédoncule floral) dans la Baie de La Revellata, tenant compte de la biométrie respective des pousses fleuries et non fleuries, les quantités minimales requises en C, N et P (mg pousse⁻¹ jour⁻¹) pour la croissance, en automne, ont été calculées (cette estimation est une évaluation qui ne tient pas compte des pertes métaboliques). Des besoins journaliers de 3,4 et 4,8 mg C, 0,09 et 0,09 mg N, 0,01 et 0,02 mg P pour les pousses non fleuries et fleuries respectivement ont été calculés. Des besoins additionnels en C et en P sont donc nécessaires pour l'élaboration du pédoncule floral.

Les quantités d'N inchangées dans les pousses fleuries par rapport aux pousses non fleuries pourraient être le reflet d'une insuffisance en N dans le milieu ou le reflet de sa difficulté à l'absorber. Des résultats similaires ont été obtenus pour *Zostera marina* avec une résorption significative de N à partir des feuilles pour la floraison et la formation de graines (Lent & Verschuure, 1995). Les résultats suggèrent une limitation par l'N lors de l'élaboration de la fleur dans la Baie de La Revellata avec un processus de résorption à partir des vieilles feuilles et une plus faible absorption par les feuilles âgées.

5.3.4. BIOMÉTRIE

La biométrie des pousses portant les inflorescences est modifiée (tableau 20). Les feuilles juvéniles, élaborées en même temps que le pédoncule floral sont rares sur les pousses fleuries. Ceci suggère que l'énergie requise pour la croissance d'une feuille juvénile est utilisée pour élaborer l'inflorescence, l'apparition d'une inflorescence diminuant l'émergence d'une nouvelle feuille.

Cette observation est en accord avec ce qui a été observé chez certaines monocotylées terrestres mais est en désaccord avec les observations de Pergent (1987) qui, par la méthode de la lépidochronologie, a compté un nombre de feuilles plus élevé sur les pousses fleuries l'année de la floraison de *P. oceanica*. Il a suggéré une activité plus grande du méristème apical avec un transfert préférentiel des photosynthétats vers les pousses fleuries comme cela avait été démontré par Harrison (1978) chez *Zostera marina*. Ce transfert des ressources des parties végétatives vers les pièces reproductives a été observé pour d'autres phanérogames en Méditerranée (Marbà *et al.*, 1996). Cependant, Pergent (1987) a montré que l'année qui suit la floraison, la biométrie des pousses n'est pas affectée et le nombre de feuilles par pousse ne change pas.

La stabilité du nombre de feuilles observé dans l'herbier de la Baie de La Revellata lors de la floraison suggère que cet herbier pourrait subir une limitation d'un ou plusieurs facteurs qui intervient dans la croissance ou le développement d'une pousse lors de la floraison. Un de ces facteurs pourrait être une limitation par l'azote, l'azote dans les tissus de *P. oceanica* de l'herbier de La Revellata étant généralement faible comparativement à d'autres sites de Méditerranée (Gobert *et al.*, 1995).

Pour évaluer les effets de l'élaboration d'une inflorescence et les effets de la floraison sur la phénologie d'une pousse, les feuilles ont été classées en fonction de leur rang d'insertion (1 à n, commençant par la plus jeune) (figure 49).

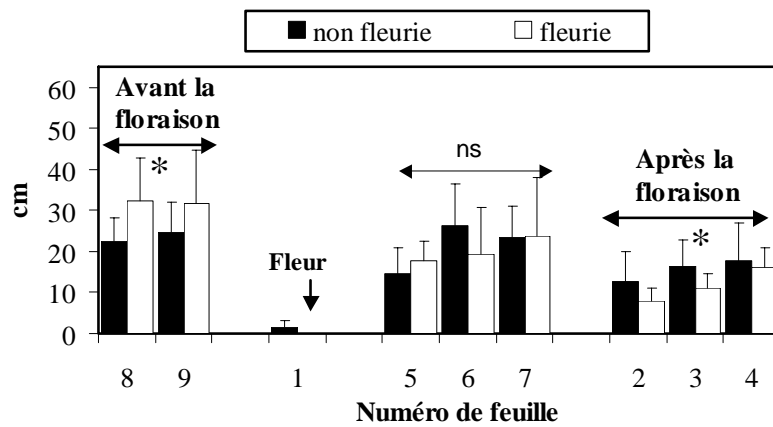


Figure 49: comparaison de la longueur des feuilles des pousses fleuries avec celle des pousses non fleuries. Les feuilles ont été classées en fonction de leur rang d'insertion de 1 à 9, la feuille 1 étant la plus jeune et la feuille 9 la plus âgée (* : différence significative ; ns différence non significative).

En octobre, les pousses portent des feuilles que l'on peut classer en 3 catégories: (1): les feuilles 8 et 9 qui sont significativement plus longues chez les pousses fleuries que chez les non fleuries, (2): les feuilles 2, 3 et 4 qui sont significativement plus courtes chez les pousses fleuries que chez les non fleuries et enfin (3) les feuilles 5, 6 et 7 qui ne présentent aucune différence significative entre les 2 types de pousse. La feuille 1 est la première feuille juvénile, cette feuille n'existe pas sur les pousses fleuries. Considérant une croissance moyenne de 3 mm jour⁻¹, la mise à fleur a été estimée à 3,3 mois (l'axe floral mesure en moyenne 30 ± 5 cm (n=10)) (3 mois selon Buia & Mazzella, 1991). La première partie visible de l'inflorescence au centre du faisceau apparaît donc en août.

Au début de la mise à fleur, les feuilles 8 et 9, qui sont significativement plus longues chez les pousses non fleuries, étaient des feuilles 6 et 7 (considérant un plastochrone foliaire moyen de 43 jours selon Duarte *et al.*, 1998). Ces feuilles adultes sont âgées d'environ 7 mois (Caye & Rossignol, 1983; Pergent & Pergent-Martini, 1991), et sont plus longues et plus étroites que sur les pousses non fleuries; elles portent les effets de la floraison avant que les fleurs n'apparaissent.

A 10 m de profondeur, l'induction de la floraison a lieu 7 mois avant la mise à fleur. Nos résultats montrent qu'avant la mise à fleur, les pousses qui vont porter les fleurs ont une activité physiologique modifiée qui induit une augmentation de la longueur et une diminution de la largeur des feuilles.

Les feuilles 2, 3 et 4 sont significativement plus courtes sur les pousses fleuries que sur les pousses non fleuries ($p \leq 0.05$). Elles ont été formées durant ou après la mise à fleur (elles ont une croissance moyenne de 2,1 ± 0,6 mm par jour (n=31)). Ces feuilles sont âgées de 40 à 120 jours et sont formées sur un axe secondaire à partir d'un méristème latéral (Giraud, 1977). Ceci confirme les observations de Caye (1980) qui a montré que les premières feuilles de cet axe latéral étaient plus

étroites et plus courtes que celles de l'axe principal. Aucune différence significative n'est apparue pour les feuilles 5, 6 et 7.

5.4. SYNTHÈSE

La comparaison de la biométrie des pousses fleuries et non fleuries montrent que l'induction de la floraison de *P. oceanica* à 10 m de profondeur dans la Baie de La Revellata a lieu 7 mois avant l'apparition d'une partie visible de l'inflorescence.

La floraison induit des changements de la biométrie des pousses: une réduction générale de la largeur des feuilles, une augmentation de la longueur des vieilles feuilles et une réduction de la longueur des jeunes feuilles. Ces modifications n'ont pas d'effet sur la biomasse et la surface foliaires. Les modifications de la biométrie sont probablement le résultat de modifications physiologiques de la pousse qui portera les fleurs et qui se produisent avant et durant la mise à fleur. Elles sont probablement également dues au changement de la zone méristématique (terminale *versus* latérale) qui produisent les feuilles après l'apparition de la fleur.

La floraison de l'herbier à *P. oceanica* était rarement observée jusqu'au début des années 90 dans la Baie de La Revellata. Depuis lors, 2 floraisons de tout l'herbier ont eu lieu (1994 et 1998). Sans qu'un lien direct ait pu être établi, dans la mesure où la température est souvent citée comme facteur limitant la floraison dans cette région de La Méditerranée, l'augmentation de la température de l'eau depuis ces 25 dernières années a été proposée comme facteur qui aurait pu favoriser ces événements. La floraison dans la baie est en relation directe avec la disponibilité en azote dans l'environnement. L'augmentation de la température alliée à une

disponibilité accrue en azote serait la cause de cette floraison plus fréquente dans la Baie de La Revellata.

La floraison induit non seulement des changements de la biométrie des pousses mais aussi de la teneur en C et N (teneurs plus élevées en C et plus faibles en N dans tous les types de feuille).

Les quantités similaires d'azote par pousse entre les pousses non fleuries et fleuries alors que les quantités de C et de P augmentent significativement confirment la limitation par l'N de *P. oceanica* dans la Baie de La Revellata. Les besoins en azote pour la croissance de l'inflorescence est assuré par sa résorption dans les vieilles feuilles et par une plus faible assimilation par les jeunes feuilles.

Le sédiment: source potentielle de nutriments

Les résultats présentés dans cette partie font l'objet d'une publication soumise à BioMed Central Ecology qui a pour titre: «Posidonia oceanica meadow: a low nutrient high chlorophyll (LNHC) system?». par Sylvie GOBERT, Noémie LAUMONT and Jean-Marie BOUQUEGNEAU. (Oceanology, University of Liège, Sart Tilman, B6, B-4000 Liège, Belgium.)



6. 1. INTRODUCTION

La Baie de La Revellata est une zone typiquement oligotrophe, caractérisée par des teneurs très basses quasi permanente en nutriments dans la colonne d'eau. Les activités agricoles et industrielles autour de la baie sont réduites. La population vivant en permanence dans la région est relativement faible. Les apports par ruissellement, par les pluies et/ ou par les cours d'eau sont généralement non significatifs. Occasionnellement, lorsque le vent souffle du NE pendant plusieurs jours, des nutriments remontent avec les eaux d'origine plus profonde (Frankignoulle & Bouqueneau, 1990; Norro, 1995).

Récemment (Goffart *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*), une limitation par l'azote et la silice en relation avec une augmentation de la température des eaux de surface et une stabilité accrue des couches de surfaces a été mise en évidence. Ces modifications ont engendré une diminution significative de la biomasse du phytoplancton.

Les concentrations en nutriments et en chlorophylle *a* sont très basses, même durant la période du bloom phytoplanctonique qui a lieu généralement à la fin de l'hiver et au début du printemps (*i.e.* 0,2-0,3 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ pour les nitrates et $<0.4\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ pour la chlorophylle *a* en février-mars) (Goffart *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*).

Comparativement à d'autres herbiers (Alcoverro *et al.*, 1995), les teneurs en nutriments dans l'eau interstitielle sont très faibles dans le sédiment de la Baie de La Revellata (tableau 24).

Par contre, la biomasse de l'herbier (Bay, 1984; Gobert *et al.*, 1995) de la Baie de La Revellata est comparable avec celle d'autres régions de la Méditerranée et sa production annuelle foliaire est élevée *i.e.* 730 g_{PS} m⁻², aussi élevée que dans d'autres herbiers (*i.e.* Banyuls, Sardaigne) (Pergent-Martini *et al.*, 1994).

Tableau 24: concentration (μM) en azote et en phosphore dans les eaux interstitielles d'herbier à phanérogames marines (¹ ammonium, ² nitrate).

Site	Azote	Phosphore	Références
<i>Phanérogames marines</i>			
Moyenne mondiale	86 ¹ ; 3,4 ²	12	Hemminga, 1998
<i>Posidonia oceanica</i>			
Espagne :			
Blanes	645 ¹⁺² ± 776	6,0 ± 8,4	Alcoverro <i>et al.</i> , 1995
Giverola	297 ¹⁺² ± 376	10,8 ± 12,3	
Baie de La Revellata	6 ¹ ; 0,3 ²	15	Caschetto <i>et al.</i> , 1980
	6,9 ¹⁺² ± 2,9	1,3 ± 0,6	Gobert <i>et al.</i> , en révision

Par opposition à ce qui se passe dans certaines régions comme en Arctique et dans le nord et le sud de l'Océan Pacifique dans lesquelles la biomasse du phytoplancton reste très basse alors que les teneurs en nitrates et en phosphates sont élevées (zone HNLC: *High-Nitrate, Low-Chlorophyll*) (Martin *et al.*, 1994), l'herbier à *P.*

oceanica de la Baie de La Revellata se comporte comme une zone LNHC (*Low-Nutrient, High-Chlorophyll*).

A partir de ces constatations, il était naturel de se demander comment l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata pouvait produire autant de matière vivante (production primaire nette de 230 g C m⁻² an⁻¹; Bay, 1984; Pergent-Martini *et al.*, 1994) dans un environnement apparemment aussi pauvre en nutriments.

Ayant besoin de lumière, les herbiers de phanérogames marines se développent, en général, dans des régions où les teneurs en nutriments dans la colonne d'eau est faible (Méditerranée, régions tropicales). Ces espèces ont d'ailleurs développé toute une série de stratégies (*i.e.* longévité des feuilles, résorption des nutriments des tissus âgés vers les tissus jeunes, possibilité d'acquérir les nutriments par les feuilles et par les racines, possibilité de stockage dans les rhizomes... (partie I)) qui leur permettent de réduire leur dépendance par rapport à la disponibilité en nutriments (Alcoverro *et al.*, 2000; Hemminga & Duarte, 2000; Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*; Lepoint *et al.*, accepted).

Les disponibilités en nutriments au voisinage de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata ont été examinées (eau interstitielle, eau de la strate foliaire et colonne d'eau). Les flux de nutriments depuis le sédiment vers l'eau de la strate foliaire ont été estimés. La contribution de ces flux comme source possible de nutriment pour la production des pousses de l'herbier a été évaluée.

Le détail de la méthodologie des prélèvements, des techniques de dosages et les méthodes de calcul sont décrits dans la partie II : Matériel et méthodes.

6.2. RÉSULTATS

6.2.1. LA STRATE FOLIAIRE ET L'EAU DE LA STRATE FOLIAIRE

Les expériences et les mesures ont été réalisées à 2 périodes: d'une part lorsque les feuilles sont courtes (octobre) et d'autre part, lorsqu'elles sont longues (juin). La longueur moyenne des feuilles était de $64,1 \pm 18,8$ cm ($n=43$) et de $18,0 \pm 11,1$ cm ($n=78$) respectivement en juin et en octobre 1999.

En juin, le sédiment est totalement caché par les feuilles et l'eau de la strate foliaire est de $0,5^\circ\text{C}$ ($n=10$) plus froide que l'eau de la colonne qui se situe juste au dessus. Ce gradient élevé de température entre les 2 couches est «visible»: si on perturbe les couches d'eau en faisant bouger les feuilles, l'eau prend un aspect huileux.

En octobre, aucune différence significative de température ($n=10$) n'a été mise en évidence entre l'eau de la strate foliaire et l'eau de la colonne. Au voisinage du site d'étude, la densité de l'herbier, estimée en octobre 1999, était de 415 ± 156 pousses m^{-2} ($n=20$).

Grâce au système de prélèvement d'eau à distance, les caractéristiques particulières de l'eau de la strate foliaire ont pu être mises en évidence.

En juin 1999 (figures 50, 51 et 52), l'eau prélevée à 5, 15 et 30 cm du sédiment est de l'eau emprisonnée dans les feuilles. Les teneurs moyennes en nutriments de cette couche étaient de $0,50 \pm 0,46 \mu\text{M}$; $0,19 \pm 0,09 \mu\text{M}$ et $0,08 \pm 0,08 \mu\text{M}$ pour NH_4^+ , $(\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-)$ et HPO_4^{2-} respectivement. Les nutriments présentait des concentrations plus élevées dans les 15 premiers centimètres au dessus du sédiment que dans le reste de la strate foliaire.

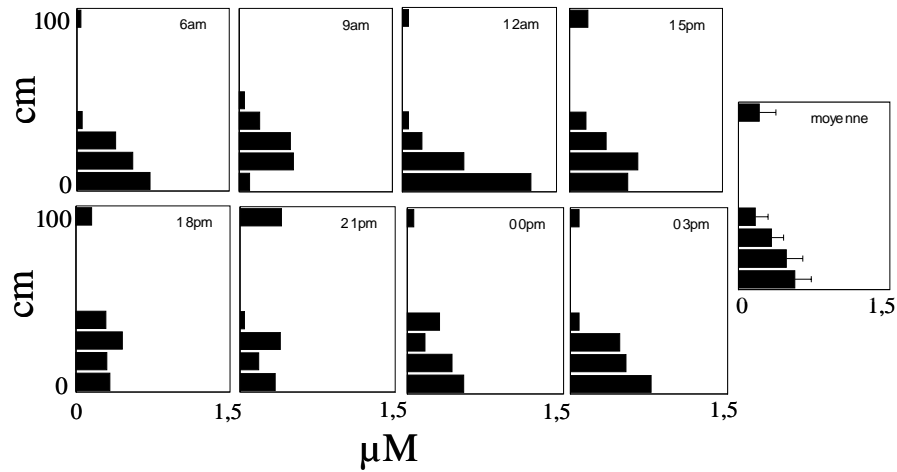


Figure 50: concentrations en NH_4^+ dans l'eau de la strate foliaire à 10, 15, 30, 50 et 100 cm au dessus du sédiment de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata en juin 1999.

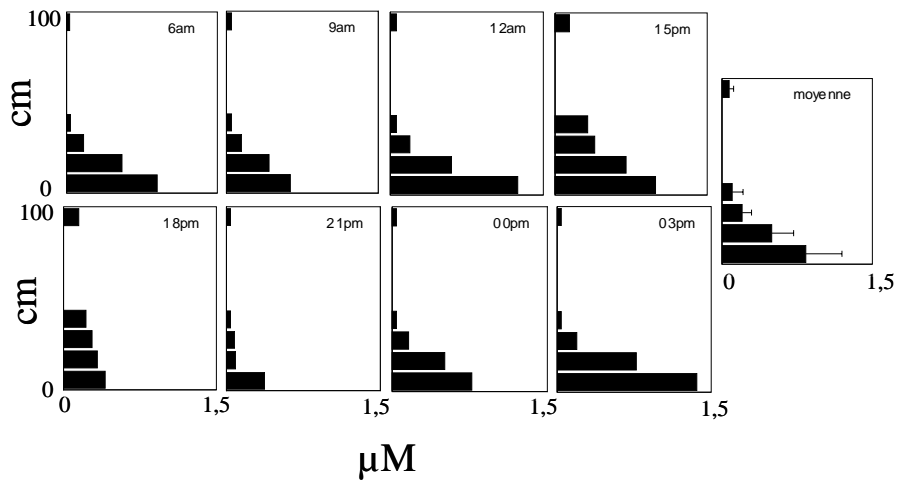


Figure 51: concentrations en $(NO_2 + NO_3^-)$ dans l'eau de la strate foliaire à 10, 15, 30, 50 et 100 cm au dessus du sédiment de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata en juin 1999.

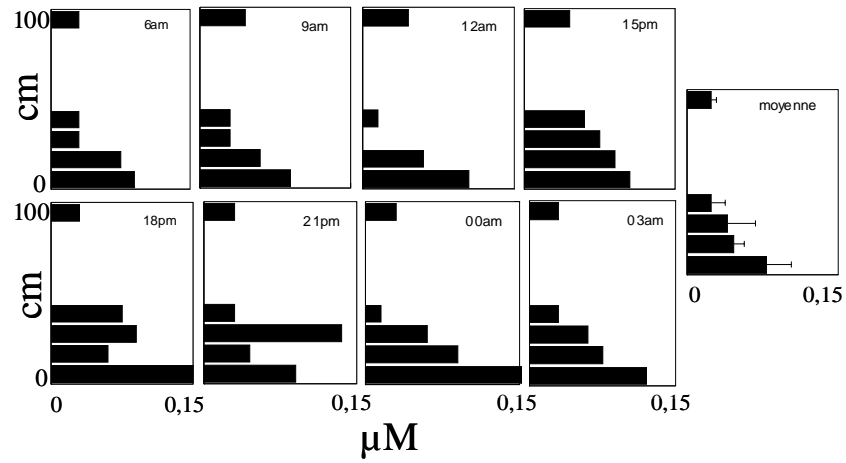


Figure 52: concentrations en (HPO_4^{2-}) dans l'eau de la strate foliaire à 10, 15, 30, 50 et 100 cm au dessus du sédiment de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata en juin 1999.

Durant cette période, les concentrations dans la colonne d'eau, 5 mètres au dessus de l'herbier, sont basses, souvent en dessous de la limite de détection et toujours plus faibles que dans la strate foliaire, 15 cm au dessus du sédiment.

En octobre 1999, les concentrations en HPO_4^{2-} dans la strate foliaire et dans la colonne d'eau étaient en deçà de la limite de détection.

Les variations temporelles des concentrations en azote (figures 53 et 54) sont significatives. Durant les 22 premières heures de mesure (9am à 7am du lendemain), les données ont été obtenues durant une tempête (vents atteignant des vitesses de 17m s^{-1}). Les concentrations étaient équivalentes dans la colonne et dans l'eau de la strate foliaire (moyenne 1). Après 12 heures, quand un temps plus calme s'est installé (10am et 15pm), un gradient de concentration entre l'eau de la strate foliaire et l'eau de la colonne est apparu (moyenne 2).

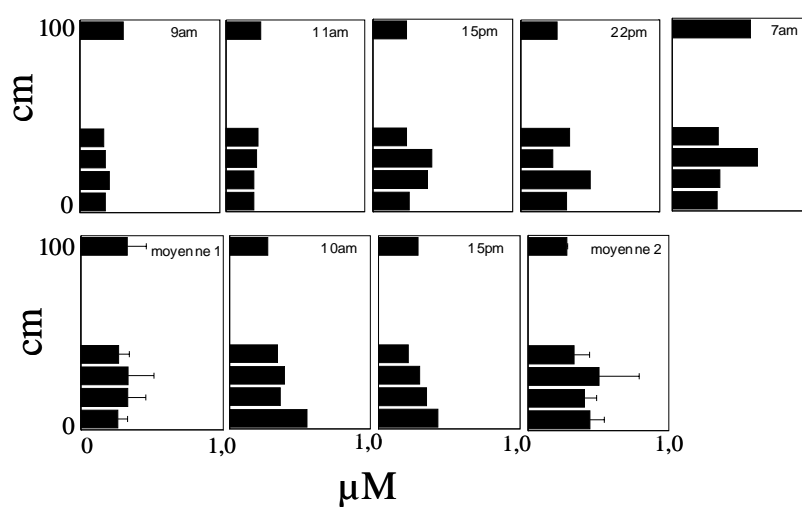


Figure 53: concentrations en NH_4^+ dans l'eau de la strate foliaire à 10, 15, 30, 50 et 100 cm au-dessus du sédiment de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata en octobre 1999.

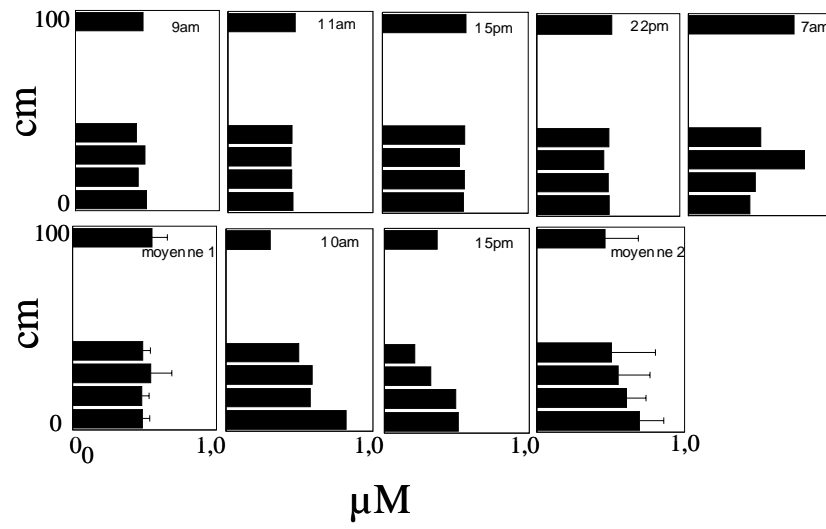


Figure 54: concentrations en $(NO_2 + NO_3)$ dans l'eau de la strate foliaire à 10, 15, 30, 50 et 100 cm au dessus du sédiment de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata en octobre 1999.

6.2.2. FLUX

Les mesures réalisées avec la chambre benthique et avec le cylindre benthique ont permis de calculer les flux à l'interface sédiment-eau (tableau 25).

Tableau 25: flux de (nitrite + nitrate), d'ammonium et de phosphates ($\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$) calculés à partir des résultats obtenus en février, juin et octobre 1997 et en juin 1999 avec le système de la chambre benthique et avec le système du cylindre benthique (moyenne \pm écart-type (effectif)).

	<i>Méthode</i>	$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$	NH_4^+	HPO_4^{2-}
Février 1997	chambre	-495 \pm 573 (2)	-5700 \pm 763 (2)	-1395 \pm 1018 (2)
Juin 1997	chambre	98 \pm 81 (8)	-528 \pm 547 (8)	-59 \pm 243 (10)
Octobre 1997	chambre	-452 \pm 423 (2)	133 \pm 242 (8)	-862 \pm 995 (8)
Juin 1999	cylindre	-77 \pm 98 (8)	-60 \pm 98 (8)	-2 \pm 6 (8)

Les flux de nutriments sont maximum en février et minimum en juin pour le ($\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$) et le HPO_4^{2-} .

6.3. DISCUSSION

6.3.1. LA STRATE FOLIAIRE ET L'EAU DE LA STRATE FOLIAIRE

Selon la définition de Giraud (1977), l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata à 10m de profondeur est un herbier dense.

Le système de prélèvement d'eau à distance a permis de mettre en évidence les effets de la strate foliaire sur la distribution des nutriments depuis le sédiment vers la colonne d'eau. A la fin du printemps, quand les feuilles sont longues, l'herbier forme une barrière qui emprisonne l'eau et ses nutriments dans la strate foliaire. L'eau de la strate foliaire est une couche d'eau spécifique ayant des caractéristiques chimiques (nutriments) et physiques (température) différentes de celles de la colonne d'eau sus-jacente.

En automne, les feuilles sont courtes et l'effet barrière est diminué. A cette période, les mouvements d'eau associés au vents, tempêtes... sont plus fréquents et la colonne d'eau est plus homogène.

L'influence de la strate foliaire sur les effets des courants et des vagues ont déjà été mis en évidence (Gambi *et al.*, 1990; Gacia *et al.*, 1999). Les feuilles provoquent une diminution des mouvements d'eau au niveau du sédiment.

6.3.2. FLUX

Les résultats concernant les flux calculés à partir des données obtenues avec la chambre benthique correspondent avec des mesures de flux obtenues aux niveaux d'autres herbiers (*i.e.* 228 à $-363 \mu\text{mol N} - \text{NH}_4^+ - \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$ *in* Ziegler & Berner, 1999). Ils sont plus faibles que des flux mesurés en zones estuariennes (*i.e.* -2191 to $-19704 \mu\text{mol N} - \text{NH}_4^+ - \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$, *in* Boynton & Kemp, 1985).

Les résultats de flux présentent une grande variabilité. Cette grande variabilité, même à petite échelle spatiale pourrait être attribuée à la variation spatiale des processus physiques, chimiques et biologiques de l'environnement sédimentaire (Forja *et al.*, 1994). Barbanti *et al.* (1992) ont noté une bonne relation entre les flux benthiques et la bioturbation.

Les variations saisonnières des flux mesurées dans l'herbier de la Baie de La Revellata (tableau 25) ne coïncident pas avec les variations décrites dans la littérature. Gomez-Parra & Forja, 1993; Nicholson & Longmore, 1999 ont mis en évidence une relation directe entre la température de l'eau et l'amplitude des flux. Dans la Baie de La Revellata, comme dans d'autres régions de la Méditerranée, des températures plus élevées sont relevées en octobre par rapport à celles de juin, or les flux maximum mesurés ont été atteints en février. Par contre, ces maxima coïncident avec la chute des feuilles des pousses et donc au maximum d'apports organiques suite à l'accumulation de débris et de feuilles mortes.

Les flux calculés en juin 1997 à partir des résultats obtenus avec la chambre benthique sont plus élevés que ceux obtenus avec le cylindre (tableau 25). Cette différence reflète certainement les variations interannuelles des conditions environnementales des concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle. En juin 1997, les gradients de concentration en nutriment entre l'eau interstitielle et l'eau de la colonne sont plus élevés qu'en juin 1999 suite à des concentrations plus hautes dans l'eau interstitielle. Le relargage de nutriments à partir du sédiment a certainement été facilité par ce gradient vertical plus élevé. Pour le NH_4^+ et les (nitrite+nitrate), malgré la grande variabilité des résultats, une corrélation directe a été établie entre d'une part le gradient de concentration entre l'eau interstitielle et l'eau de la strate foliaire et d'autre part le flux moyen calculé pour ces nutriments (tableau 26). Cela signifie que les flux d'azote calculés à partir de l'évolution de leur concentration au cours du temps (chambre benthique) et à partir du gradient de concentration dans la colonne d'eau (cylindre benthique) correspondent directement au gradient de concentration en azote mesuré entre l'eau interstitielle et l'eau de la strate foliaire.

Tableau 26: concentration en NH_4^+ et en $(\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-)$ dans la colonne, dans la strate foliaire et dans l'eau interstitielle de l'herbier à *P. oceanica* de la Baie de La Revellata à 10 m de profondeur (moyenne \pm écart-type (effectif)); Coefficient de corrélation entre le gradient de concentration à l'interface sédiment-eau (eau de la strate foliaire et eau interstitielle) et les flux (tableau 25) à cette interface.

NH_4^+	Colonne d'eau	Eau de la strate foliaire	Eau interstitielle	r^2
<i>Février 1997</i>	0,10 \pm 0,10 (3)	\leq 0,05 (21)	3,5 \pm 5,0 (22)	0,62
<i>Juin 1997</i>	0,05 \pm 0,03 (5)	0,07 \pm 0,04 (16)	3,7 \pm 3,5 (51)	
<i>Octobre 1997</i>	0,14 \pm 0,09 (7)	0,15 \pm 0,12 (14)	2,8 \pm 2,1 (10)	
<i>Juin 1999</i>	0,10 \pm 0,06 (15)	0,50 \pm 0,50 (16)	1,3 \pm 2,6 (10)	
$(\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-)$				0,90
<i>Février 1997</i>	0,07 \pm 0,03 (3)	0,07 \pm 0,04 (21)	0,8 \pm 2,1 (22)	
<i>Juin 1997</i>	0,15 \pm 0,04 (3)	0,18 \pm 0,04 (16)	0,2 \pm 0,4 (51)	
<i>Octobre 1997</i>	0,18 \pm 0,09 (7)	0,09 \pm 0,04 (14)	0,7 \pm 0,7 (10)	
<i>Juin 1999</i>	0,05 \pm 0,03 (15)	0,19 \pm 0,09 (16)	0,2 \pm 0,2 (10)	

6.4. SYNTHÈSE

Les résultats obtenus avec la chambre et le cylindre benthique montrent que l'N et le P diffusent du sédiment vers la colonne d'eau. Malgré les faibles concentrations en nutriments aussi bien dans l'eau interstitielle que dans l'eau de la colonne, dans la Baie de La Revellata, ces flux de nutriments sont une source potentielle d'N et de P pour l'herbier à *P. oceanica*.

Les phanérogames marines utilisent le NH_4^+ , les nitrates et les phosphates puisés dans la colonne d'eau et dans le sédiment (Hemminga & Duarte, 2000; Touchette & Burkholder, 2000). Les niveaux de nutriments disponibles dans les herbiers sont généralement faibles et la biomasse est souvent limitée par la disponibilité en nutriments. *P. oceanica*, comme d'autres phanérogames marines, diminue sa dépendance vis à vis des nutriments par toute une série de stratégies.

Dans la Baie de La Revellata, à 10 m de profondeur, la résorption de l'azote à partir des feuilles représente 40% du budget annuel de la plante. Les besoins journaliers moyens par mètre carré de d'herbier ont été estimés à 1500 μmol (Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*). Considérant un rapport pondéral de Redfield N/P de 10, pour cette espèce, on peut estimer les besoins en P à 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$.

Les flux annuels moyens estimés dans ce travail (*i.e.* -31, -269 et -37 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$ pour le $(\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-)$, le NH_4^+ et les HPO_4^{2-} respectivement) à travers le sédiment pourraient fournir 20% de l'N et du P nécessaires à la plante.

L' "**effet barrière**" joué par les feuilles de *P. oceanica* lorsque la biomasse est élevée correspond aux périodes de faibles concentrations en nutriments dans la colonne d'eau de la Baie de La Revellata. Cet **effet barrière** devrait être ajouté à

la liste des stratégies rencontrées dans les herbiers et qui permettent le développement de biomasses très élevées dans des zones oligotrophes.

Conclusions générales



Suite aux changements climatiques, aux effets néfastes de la pollution, à l'apparition d'espèces invasives qui ont été mis en évidence dans tout le bassin méditerranéen (Boudouresque & Verlaque, 2002), dont les conséquences sont visibles dans certaines régions particulièrement atteintes et en réponse desquelles certaines biocénoses plus sensibles présentent déjà des modifications et/ou des altérations (Piazzi & Cinelli, 2000), la question se pose de savoir quel sera l'impact de ces changements sur les posidonies du bassin méditerranéen.

Les herbiers, qui intègrent les fluctuations rapides (naturelles ou non) de la qualité de l'eau, sont de très bons indicateurs de l'état de santé général du milieu côtier (*i.e.* Pergent & Pergent-Martini, 1990; Pergent *et al.*, 1999; Guidetti & Fabiano 2000; Ruiz & Romero, 2001). Dans ce cadre, l'herbier de posidonies de La Baie de La Revelatta constitue, parmi d'autres, un laboratoire qui doit permettre d'apporter un éclairage objectif à ces questions. La diversité des données (physiques, chimiques, biologiques, océanographiques...) acquises dans cette zone et ce depuis plus de 20 ans en font un outil particulièrement intéressant.

Les résultats obtenus au cours de ce travail ont permis de répondre aux différents objectifs que nous nous étions fixés.

1. *Evaluer l'amplitude des variations temporelles de l'herbier à P. oceanica, ceci afin de définir l'état de santé de l'herbier et ses changements depuis 1975 et de déterminer l'effet des facteurs environnementaux sur l'amplitude de ces variations.*

Les mesures biométriques (densité, nombre et longueur des feuilles, biomasse...) ont permis de déterminer les variations temporelles de l'herbier. Les résultats obtenus en 1978 (Bay, 1984) comparés avec ceux de 1999, sur le même site, montrent que la biomasse ($\text{g}_{\text{ps}} \cdot \text{m}^{-2}$) et l'indice (m^2 feuilles. m^2 substrat) foliaires n'ont pas changé de manière significative au cours de cette période d'environ 20 ans. Cette constatation tend à montrer que l'environnement a conservé des

caractéristiques équivalentes durant ces 20 années et/ou que ses changements ont été tels qu'ils n'ont pas altéré l'état fonctionnel de l'herbier. Les pronostics pessimistes que nous avons émis en 1992 (Gobert *et al.*, 1995) sur l'état de santé général de l'herbier par rapport à 1978 (Bay, 1984) ont été démentis. En effet, une étude de l'herbier effectuée entre 1991 et 1992 avait mis en évidence une augmentation de 15% de la densité en pousses de l'herbier (Soullard *et al.*, 1994) et une diminution de 30% de la longueur moyenne des feuilles qui entraînaient une régression de 20% de l'indice foliaire (Gobert *et al.*, 1995). Notre étude à plus long terme a montré qu'il s'agissait certainement d'une variation interannuelle plutôt que la conséquence directe d'une régression importante de l'herbier. En effet, l'étude pluriannuelle (1991-1999) des paramètres biométriques des pousses a mis en évidence que l'herbier, en plus des variations saisonnières, présente des variations interannuelles qui peuvent être du même ordre de grandeur que les variations saisonnières. Ces variations interannuelles ont été mises en relation directe avec les variations interannuelles de température, de lumière et de nutriments. Elles doivent être prises en compte lors d'études des variations temporelles à long terme des herbiers.

L'étude pluriannuelle a également démontré que l'herbier réagit comme une entité. Les pousses interagissent entre elles, pour la lumière par exemple: une augmentation au cours du temps de la densité en pousses peut être compensée par une diminution de la longueur des feuilles, ce qui permet de conserver la biomasse sans provoquer une mortalité élevée de pousses.

Enfin, l'installation des épiphytes est conditionnée par la structure foliaire de l'herbier: la densité en pousses, le nombre de feuilles par pousse et la longueur des feuilles ont un effet direct sur la biomasse des épiphytes.

2. *Evaluer les variations spatiales de l'herbier à P. oceanica et déterminer l'effet des facteurs environnementaux sur l'amplitude de ces variations.*

L'hétérogénéité spatiale de l'herbier de la Baie de La Revellata est marquée. L'amplitude des variations spatiales à microéchelle (mètre) est aussi grande que l'amplitude des variations saisonnières. Ces variations n'ont pu être mises en relation avec les variations des caractéristiques du sédiment (granulométrie, teneur en eau, en matière organique, en nutriments, pH et potentiel d'oxydo-réduction). Il est probable que la dynamique spatiale à petite échelle de l'herbier soit le résultat de la dynamique de croissance des rhizomes à laquelle s'ajoute, en zone superficielle (8-10m de profondeur), les effets des altérations dues à l'hydrodynamisme (tempêtes).

Tous les paramètres biométriques étudiés de l'herbier, excepté le nombre de feuilles par pousse, diminuent en fonction de la profondeur.

L'herbier modifie les caractéristiques du sédiment sur lequel il pousse. On y trouve un sédiment plus hétérogène au niveau de la granulométrie ayant un potentiel d'oxydo-réduction plus élevé et des teneurs en nutriments dans l'eau interstitielle plus faibles. Cette différence résulte, d'une part, de l'activité biologique de l'herbier (en particulier de celle de ses racines) et des organismes associés, et d'autre part de la présence des feuilles qui modifient la balance sédimentaire.

3. *Déterminer dans quelle mesure le sédiment peut être une source de nutriments.*

Les pousses de *P. oceanica* absorbent les éléments nutritifs par les feuilles et par les racines (Lepoint *et al.*, 2002; Mar Ecol Prog Ser, *in press*). Pour diminuer leurs

besoins, une partie de ces éléments peut être mobilisée des tissus sénescents vers les jeunes tissus en croissance (Lepoint *et al.*, accepted).

Ce travail montre que l'azote et le phosphore du sédiment peuvent diffuser dans la colonne d'eau et servir de source de nutriments pour les feuilles de posidonies. Ces flux de nutriments (*i.e.* -31, -269 et -37 $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ pour le $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$, le NH_4^+ et les HPO_4^{2-} respectivement) fourniraient potentiellement 20% de l'azote et du phosphore nécessaires à la plante. L'eau de la strate foliaire peut constituer une couche particulière isolée de la couche sus-jacente. Elle a des propriétés physiques (température) et chimiques (concentrations en nutriments) différentes de l'eau de la colonne. Les feuilles jouent un effet de barrière. Cet effet barrière, essentiellement présent en période estivale lorsque les feuilles sont longues, peut être ajouté à la liste des stratégies qui permettent le développement de biomasses élevées dans des zones pauvres en nutriments. En effet, en été, les eaux de la colonne sont appauvries mais l'herbier peut continuer sa croissance, en partie, grâce aux nutriments qui restent « emprisonnés » dans l'eau de la strate foliaire. Ainsi, en milieu très oligotrophe, l'herbier se comporte-t-il comme un système LNHC (Low Nutrient High Chlorophyll).

4. *Mettre en évidence les facteurs inducteurs de la floraison de l'herbier et déterminer les conséquences de cette floraison sur l'herbier.*

Depuis 1970, les fleurs de posidonies dans la Baie de La Revellata ont rarement été observées. Par contre, en 1994 et en 1998, des floraisons de l'herbier ont été observées dans toute la baie. L'augmentation de la température de l'eau depuis ces 25 dernières années pourrait être un facteur qui favorise la floraison dans cette région où la température est souvent citée comme facteur induisant l'apparition de fleurs.

L'induction de la floraison, à 10m de profondeur dans la Baie de La Revellata, a lieu 7 mois avant l'apparition de l'inflorescence. Elle induit des changements au niveau de la biométrie des faisceaux. Les pousses fleuries présentent une réduction générale de la largeur des feuilles, une augmentation de la longueur des feuilles plus âgées et une réduction de la longueur des jeunes feuilles sur les faisceaux porteurs de l'inflorescence. Ces modifications se produisent avant et pendant la mise à fleur.

La floraison induit également une modification au niveau des contenus en carbone et en azote (teneurs (%_{PS}) plus élevées en carbone et plus faibles en azote).

Ces modifications de la biométrie et des teneurs en carbone et en azote sont probablement le résultat de modifications physiologiques de la pousse qui portera l'inflorescence.

Les besoins journaliers en carbone, en azote et en phosphore requis pour la floraison ont été calculés (3,4 et 4,8 mg C, 0,09 et 0,09 mg N, 0,01 et 0,02 mg P pour les pousses non fleuries et fleuries respectivement) ; ils montrent qu'il y a des besoins additionnels en carbone et en phosphore nécessaires à l'élaboration du pédoncule floral. Les quantités d'azote nécessaires semblent être inchangées, mais une résorption significative de l'azote des vieilles feuilles vers les nouveaux tissus a été démontrée sur les pousses fleuries. Ceci pourrait être le reflet d'une limitation de l'azote dans le milieu, d'autant plus que nos résultats montrent une correspondance directe entre les teneurs importantes en azote dans l'eau interstitielle et l'intensité de la floraison de l'herbier.

Enfin, les résultats acquis tout au long de ce travail ont mis en évidence les particularités de l'herbier de La Baie de La Revellata par rapport aux autres herbiers

méditerranéens. L'herbier de La Baie de La Revellata colonise un substrat meuble à pente douce entre 8 et 40m de profondeur. C'est un herbier dense, dont la biomasse foliaire et la production sont élevées. Il prolifère dans des eaux particulièrement claires lui permettant d'atteindre des zones profondes (40m). Il croît dans un voisinage très pauvre en azote. Les teneurs en cet élément dans les feuilles sont basses. L'antagonisme apparent - pauvreté en azote du milieu/biomasse et production élevée - s'explique par l'acquisition d'une grande efficacité des différentes stratégies utilisées pour subsister dans un milieu défini comme oligotrophe (efficacité du recyclage, stockage, système racinaire particulièrement important...).

En conclusion, les herbiers méditerranéens de posidonies présentent une stabilité certaine face aux contraintes anthropiques qui se développent dans le bassin. Si dans les cas extrêmes (pollution locale importante, tourisme plaisancier excessif, présence d'espèces invasives, ...), l'herbier est de toute évidence en régression, son évolution face à la modification lente des caractéristiques physico-chimiques (*e.g.* l'augmentation de la température) est difficile à mettre en évidence. Cette difficulté résulte à la fois des variations interannuelles «naturelles» importantes des herbiers qui masquent d'éventuelles variations liées à l'évolution à long terme de leur environnement. La difficulté résulte aussi de la grande adaptabilité des herbiers qui peuvent développer différentes stratégies en réponse aux contraintes auxquelles ils sont soumis. Ainsi en est-il de la floraison qui apparaît en réponse à une augmentation de température accompagnée d'une disponibilité en azote plus grande. Ainsi en est-il de la longueur des feuilles qui varie en fonction de l'évolution de la densité en pousses de l'herbier. Ainsi en est-il des différentes stratégies adoptées par cette espèce colonisant des zones dites oligotrophes pour avoir accès et économiser au mieux les ressources disponibles et maintenir une

production élevée. Preuve en est sa large distribution tout autour de La Méditerranée, colonisant des zones présentant des caractéristiques différentes (salinité, température, lumière, nutriments...) et ce malgré une faible diversité génétique (Procaccini & Mazzella, 1998).

Bibliographie



1. Alcoverro T, Duarte CM and J Romero (1995). Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Mar Ecol Progr Ser* 120: 203-210.
2. Alcoverro T, Romero J, Duarte CM and NI Lopez (1997). Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *Posidonia oceanica* growth in the NW Mediterranean. *Mar Ecol Progr Ser* 146: 155-161.
3. Alcoverro T, Manzanera M and J Romero (1998). Seasonal and age-dependent variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile photosynthetic parameters. *J Exp Mar Biol Ecol* 230: 1-13.
4. Alcoverro T, Manzanera M and J Romero (2000). Nutrient mass balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: the importance of nutrient retranslocation. *Mar Ecol Progr Ser* 194: 13-21.
5. Alcoverro T, Cerbrian E and E Ballesteros (2001). The photosynthetic capacity of the seagrass *Posidonia oceanica*: influence of nitrogen and light. *J Exp Mar Biol Ecol* 261: 107-120.
6. Arber A (1920). *Water plant: a study of aquatic angiosperms*. Cambridge University Press. Reprinted 1972 by Verlag von J. Cramer, Lehre.
7. Astraldi M, Bianchi CN, Gasparini GP and C Morri (1995). Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution; a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean). *Oceanol Acta* 18: 139-149.
8. Augier H, Gilles G et G Ramonda (1980). Recherches sur la pollution mercurielle en rade d'Hyères et dans l'archipel des Stoechades (Méditerranée, France) VI. Teneur en mercure de la flore et de la faune marines benthiques de la crique de la Licastre. *Trav sci Parc nation Port-Cros, Fr.* 6: 133-145.
9. Augier H, Calvert H, Wollaston E and N Santimone (1982). A comparison of the C, H, N, protein and amino acid composition of *Posidonia australis* Hook. f. with *Posidonia oceanica* (L.) Delile and several other marine phanerogams. *Aquat Bot* 12: 69-80.
10. Augier H and N Santimone (1982). Studies on ash, carbon, hydrogen, nitrogen, proteins and amino-acids composition of the phanerogam *Posidonia oceanica* Delile in various ecological conditions. *Acta Oecol Plant* 3: 203-218.
11. Augier H et G Cristiani (1984). Indice foliaire et biomasse de l'herbier de Posidonies de la zone de Carry - Sausset (Côte Bleue, Bouches - Du - Rhone, France). *International Workshop on Posidonia Beds. G.I.S. Posidonie publ. Boudouresque, C.F., Jeudy de Grissac, A., Olivier, J. edit., I: 245-254.*
12. Azkab MH (1996). Leaf growth and production of *Enhalus acoroides* (L.) Royle in Kuta Bay, Lombok Island, Indonesia. *Seagrass Biology: Proceeding of an International Workshop Ed J Kuo, RC Philips, DI Walker and H Kirkman: 139-142.*
13. Ballesta L, Pergent G, Pasqualini V and C Pergent-Martini (2000). Distribution and dynamics of *Posidonia oceanica* beds along the Albères coastline. *Life Sciences* 323: 407-414.
14. Barbanti A, Ceccherelli U, Frascari F, Reggiani G and G Rosso (1992). Nutrient regeneration processes in bottom sediments in a Po delta lagoon (Italy) and the role of bioturbation in determining the

- fluxes at the sediment-water interface *Hydrobiol* 228: 1-21.
15. 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. Th. Univ. Liège, 251pp.
 16. Bay D (1984). A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* in Calvi bay Corsica. *Aquat Bot* 20: 43-64.
 17. Bay D and V Demoulin (1989). The seagrass beds of Hansa Bay (North coast of Papua New Guinea. *Bull Soc Roy Belgique* 122: 3-17.
 18. Bedhomme AL, Zieman AL, Thélin I and CF Boudouresque (1983). Mesure de la production primaire des feuilles de *Posidonia oceanica*: modifications de la méthode de Zieman. *Bot Mar* XXVI: 35-43.
 19. Belkhiria S (1992). Variations saisonnières et spéciation des différents stocks de carbone dans la frondaison de l'herbier de posidonies de la Baie de La Revellata. *Mém. de lic. en sci. zool. Univ. Liège* 56pp.
 20. Béthoux JP (1979). Budgets of the Mediterranean Sea. Their dependance on the local climate and on the characteristics of the Atlantic waters. *Oceanol. Acta* 2: 157-163.
 21. Béthoux JP, Gentili B, Raunet J and D Taillez (1990a). Warming trend in the western Mediterranean deep water. *Nature* 347: 660-662.
 22. Béthoux JP, Courau P, Nicolas E and D Ruiz-Pino (1990b). Trace metal pollution in the mediterranean Sea. *Oceanol Acta* 13: 481-488.
 23. Béthoux JP, Morin P, Chaumery C, Connan O, Gentili B and D Ruiz-Pino (1998). Nutrients in the Mediterranean Sea, mass balance and statistical analysis of concentration with respect to environmental change. *Mar Chem* 63: 155-169.
 24. Béthoux JP (1999). Recent changes of properties of the Mediterranean water masses: environmental significance MAST Advanced Study Course on the Mediterranean Marine System, Barcelona: 5-16 July 1999.
 25. Bindoff NL and JA Church (1992). Warming of the water column in the southern Pacific Ocean. *Nature* 357: 59-62.
 26. Bird KT, Johnson JR and J Jewett-Smith (1998). *In vitro* culture of seagrass *Halophila decipiens*. *Aquat Bot.* 60: 377-387.
 27. Boudouresque CF, Thommeret J and Y Thommeret (1981). Sur la découverte d'un bioconcrétionnement fossile dans l'herbier *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi (Corse). Journée d'études sur la systématique évolutive et biogéographie en Méditerranée; Cagliari 13-14 octobre 1980.
 28. Boudouresque CF and A Meinesz (1982). Découverte de l'herbier de Posidonies. *Cahier Parc nation Port-Cros* 4: 1-79.
 29. Boudouresque CF, Jeudy De Grissac A et A Meinesz (1984); Chronologie de l'édification d'une colline de posidonies. *Comptendu et résultats scientifiques de la mission Scandola XXVII.* 3-57.
 30. Boudouresque CF and M Verlaque (2002). Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Mar Pollut Bull* 44: 32-38.
 31. Bouqueneau JM and M Frankignoulle (1987). Seasonal variation of the diel carbon budget of a marine macrophyte ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 38: 197-199.
 32. Boynton WR and WM Kemp (1985). Nutrient regeneration and

- oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Mar Ecol Prog Ser* 23: 45-55.
33. Brix H and JE Lingby (1985). Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (*Zostera marina*). *Mar Biol* 90: 111-116.
 34. Brohée M, Goffart A, Frankignoulle M, Henri V, Mouchet A and JH Hecq (1989). Variation printannière des communautés planctoniques en Baie de Calvi (Corse) en relation avec les contraintes physiques locales. *Cah Biol Mar* 30: 321-328.
 35. Buia CM and L Mazella (1991). Reproductive phenology of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers, and *Zostera noltii* Hornem. *Aquat Bot* 40: 343-362.
 36. Buia CM, Zupo V and L Mazella (1992). Primary production and growth dynamics in *Posidonia oceanica*. *P.S.Z.N.I. Mar Ecol* 13: 2-16.
 37. Bulthuis AD and WJ Woelkerling (1983). Effects of *in situ* nitrogen and phosphorus enrichment of the sediments on the seagrass *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog in Western Port, Victoria, Australia. *J Exp Mar Biol Ecol* 53:193-207.
 38. Burkholder JM, Glasgow HB and JE Cooke (1994). Comparative effects of water column nitrate enrichment on eelgrass *Zostera marina*, shoalgrass *Halodule wrightii*, and widgeongrass *Ruppia maritima*. *Mar Ecol Prog Ser* 105: 121-138.
 39. Caffrey JM and WM Kemp (1992). Influence of the submersed plant, *Potamogeton perfoliatus*, on nitrogen cycling estuarine sediments. *Limnol Oceanogr* 37: 1483-1495.
 40. Cambridge ML (1996). Is habitat separation between two species of *Posidonia* from West Australia due to differences in nutrient use efficiency? *Seagrass Biology: Proceeding of an International Workshop* Ed J Kuo, RC Philips, DI Walker and H Kirkma: 173-180.
 41. Campey ML, Waycott M and GA Kendrick (2000). Re-evaluating species boundaries among members of the *Posidonia ostenfeldii* species (Posidoniaceae) - morphological and genetic. *Aquat Bot* 66: 41-56.
 42. Cancemi G, Villedieu S and C Pergent-Martini (1998). Relation entre les niveaux en nutriments et la biomasse des épiphytes dans un herbier à *Posidonia oceanica*. *Rapp Comm int Mer Médit* 35: 526-526.
 43. Capiomont A, Sandmeier M, Caye G & A. Meinesz (1996). Enzyme polymorphism in *Posidonia oceanica*, a seagrass endemic to the Mediterranean. *Aquat Bot* 54: 265-277.
 44. Capone DG and JM Budin (1982). Nitrogen fixation associated with rinsed roots and rhizomes of the eelgrass *Zostera marina*. *Plant Physiol* 70: 1601-1604.
 45. Capone DG and EJ Capertner (1982). Nitrogen fixation in the marine environment. *Science* 217: 1140-1142.
 46. Capone DG (1988). Benthic nitrogen fixation in Nitrogen cycling in coastal marine sediments. Blakcburn TH and Sorensen J Eds. John Wiley and Sons, New York 85-123
 47. Caschetto S, Wollast R et T Mackenzie (1980). Diagenese précoce de la silice, du phosphore et de l'azote dans des sédiments marins côtiers de la baie de Calvi. *Progress report*, 13.
 48. Caye G (1980). Sur la morphogénèse et le cycle végétatif de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Th de doctorat 3^{ième} cycle, Univ. Aix-

- Marseille II France 121pp.
49. Caye G et M Rossignol (1983). Etude des variations saisonnières de la croissance des feuilles et des racines de *Posidonia oceanica*. Mar Biol 75: 79-88.
 50. Cebrian J and CM Duarte (1994). The dependence of herbivory on growth rate in natural plant communities. Funct Ecol 8: 518-525.
 51. Cebrian J and CM Duarte (2001). Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. Aquat Bot 70: 295-309.
 52. Charpy-Rouband C and A Sournia (1990). The comparative estimation of phyto-planctonic and microphytobenthic production in the oceans. Mar Microbial Food webs 4: 31-57.
 53. Cinelli F, Fresi E, Lorenzi C and A Mucedola (1995). La *Posidonia oceanica*. Rivista Maritima 271pp.
 54. Cock (de) AWAM. (1981). Development of the flowering shoot of *Zostera marina* L. under controlled in comparison to the developement in two different natural habitats in the Netherlands. Aquat Bot 10: 99-113.
 55. Colombo PM, Rascio N and F Cinelli (1983). *Posidonia oceanica* (L.) Delile: a structural study of the photosynthetic apparatus. PSZNI Mar Ecol 4:133-145.
 56. Copin Montégut G (1996). Chimie de l'eau de mer. Institut Océanographique, Paris. ISB 2-903581-14-2 319pp.
 57. Crossland CJ, Hatcher BG and SV Smith (1991). Role of coral reefs in global ocean production. Coral Reefs 10: 55-64.
 58. Dalla Via J, Sturmbauer C, Schönweger G, Sötz E, Mathekowitsch S, Stifter M and R Rieger (1998). Light gradients and meadow structure in *Posidonia oceanica*: ecomorphological and functional correlates. Mar Ecol Prog Ser 163: 267-278.
 59. Dauby P (1984). Le macrozooplancton gelatineux, une source considérable d'enrichissement en matière organique des substrats benthiques infralittoraux. Communication au XXIX^e congrès-Assemblée plénière, Lucerne, 11-19 Octobre Comité du plancton.
 60. Dauby P (1985). Dynamique et productivité de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi (Corse). Th. Univ. Liège 288pp.
 61. Dauby P and M Poulicek (1995). Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. Aquat Bot 52: 217-228.
 62. Dauby P, Bale AJ, Bloomer N, Canon C, Ling RD, Norro A, Robertson JE, Simon A, Théate JM, Watson AJ and M Frankignoulle (1995). Particules fluxes over a Mediterranean seagrass bed: a one year case study. Mar Ecol Prog Ser 126: 233-246.
 63. De Boer WF (2000). Biomass dynamics of seagrasses and the role of mangrove and seagrass vegetation as different nutrient sources for an intertidal ecosystem. Aquat Bot 66: 225-239.
 64. De Falco G, Ferrari S, Cancemi G and M Baroli (2000). Relationship between sediment distribution and *Posidonia oceanica* seagrass. Geo Mar Letters 20: 50-57.
 65. Delgado O, Ruiz J, Perez M, Romero J and E Ballesteros (1999). Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. Oceanol Acta 22: 109-117.

66. Delille D, Canon C, and F Windeshausen (1996). Comparison of planktonic and benthic bacterial communities associated with a Mediterranean *Posidonia* seagrass system. *Bot Mar* 39: 239-249.
67. Den Hartog C (1970). The Seagrasses of the World. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde. Tweede Reeks, Deel 59, N°1*. North Holland publ., Netherl. 275pp.
68. Den Hartog C (1971). The dynamic aspect in the ecology of sea-grass communities. *Thalassia jugoslavica*. 7: 101-112.
69. Den Hartog C and G Van der Velde (1993). Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) along the Mediterranean. *Biol Mar Medit* 7:3-5.
70. Dennison WCR, Aller RC and RS Alberte (1987). Sediment ammonium availability and eelgrass (*Zostera marina*) growth. *Mar Biol* 94: 469-477.
71. Duarte CM (1990). Seagrass nutrient content. *Mar Ecol Prog Ser* 67: 201-207.
72. Duarte CM and K Sand-Jensen (1990). Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Mar Ecol Progr Ser* 65: 193-200.
73. Duarte CM (1991a). Seagrass depth limits. *Aquat Bot* 40: 363-377.
74. Duarte CM (1991b). Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Mar Ecol Prog Ser* 77: 289-300.
75. Duarte CM and J Cebrian (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnol Oceanogr* 41: 1758-1766.
76. Duarte CM, Merino M, Agawin NSR, Uri J, Fortes MD, Gallegos ME, Marbà n and MA Hemminga (1998). Root production and belowground seagrass biomass. *Mar Ecol Prog Ser* 171: 97-108.
77. Duarte CM and CL Chiscano (1999). Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat Bot* 65: 159-174.
78. Dunton KH (1994). Seasonal growth and biomass of the subtropical seagrass *Halodule wrightii* in relation to continuous measurements of underwater irradiance. *Mar Biol* 120: 479-489.
79. Drew EA (1979). Physiological aspects of primary production in seagrasses. *Aquat Bot* 7: 139-150.
80. Eldridge PM and JW Morse (2000). A diagenic model for sediment-seagrass interactions. *Mar Chem* 70: 89-103.
81. Fonseca MS and WJ Kenworthy (1987). Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquat Bot* 27: 59-78.
82. Fonseca MS and SS Bell (1998). Influence of physical setting on seagrass landscapes near beaufort, North Carolina, USA. *Mar Ecol Progr Ser* 171: 109-121.
83. Fourqurean JW and JC Zieman (1992). 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.
84. Francour P (1985). Root and rhizome of *Posidonia oceanica* bed. *Rapp Comm int Mer Médit* 29: 183-184.
85. Francour P (1990). Dynamique de l'écosystème à *Posidonia oceanica* dans le Parc National de Port-Cros. Analyse des compartiments matte, litière, faune vagile, échinodermes et poissons. Th Univ de Paris 372pp.
86. Francour P, Boudouresque CF, Harmelin JG, Harmelin-Vivien and

- JP Quignard (1994). Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.* 28: 523-526.
87. Frankignoulle M and JM Bouqueneau (1987). Seasonal variation of the diel budget of a marine macrophyte ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 38: 197-199.
88. Frankignoulle M and JM Bouqueneau (1990). Daily and yearly variations of total inorganic carbon in a productive coastal area. *Estuar. Coast Shelf Sci* 30: 79-89.
89. Fresi E, Wittmann K and R Machan (1981). *In situ* Eh measurements in subtidal sediments. *Rapp Comm int Mer Médit* 27: 9.
90. Forja JM, Blasco J and A Gomez-Parra (1994). Spatial and seasonal variations of *in situ* benthic fluxes in the Bay of Cadiz (SW Spain) *Estuar. Coast Shelf Sci* 39: 127-141.
91. Gacia E, Granata TC and CM Duarte (1999). An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquat Bot* 65: 255-268.
92. Gacia E and CM Duarte (2001). Sediment retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: the balance between deposition and resuspension. *Estuar. Coast Shelf Res* 52: 505-514.
93. Gambi MC, Nowell ARM and Jumars PA. (1990). Flume observations on flow dynamics in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Mar Ecol Prog Ser* 61: 159-169.
94. Giraud G (1977). Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Thèse Doctorat 3^{ième} cycle, Univ. Aix-Marseille II, France, 150 pp.
95. Giraud G (1979). Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Bull Mus Hist Nat Marseille Fr.* 39: 33-39.
96. Gobert S, Belkhiria S, Dauby P, Havelange S, Soullard M et JM Bouqueneau (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 Ig:* 64: 263-284.
97. Gobert S, Defawe O, Lepoint G, Demoulin V and JM Bouqueneau (2001). Anthesis effects on *Posidonia oceanica* (L.) Delile phenology in the Bay of Calvi (Corsica, Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 455: 121-125.
98. Gobert S et A Goffart. Quadrillages de la baie de Calvi du 01/06/95, data report 1: Actions Concertées.
99. Gobert S et A Goffart. Quadrillages de la baie de Calvi des 28/05/96 et 29/05/96, data report 3: Actions Concertées.
100. Gobert S et A Goffart. Quadrillages de la baie de Calvi des 22/10/96 et 23/10/96, data report 5: Actions Concertées.
101. Gobert S et A Goffart. Quadrillages de la baie de Calvi des 03/06/95 et 04/06/97, data report 7: Actions Concertées.
102. Gobert S, Kyramarios M, Lepoint G and JM Bouqueneau. Variations à différentes échelles spatiales de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile et relations avec les paramètres physico-chimiques du sédiment. *Oceanol Acta*, en révision.
103. Gobert S, Defawe O, Janssens M, Lejeune P, Lepoint G and JM Bouqueneau Flowering of *Posidonia oceanica* and associated C, N and P

- requirements. PSZNI Marine Ecology, submitted.
104. Gobert S, Laumont N and JM Bouquegneau *Posidonia oceanica* meadow: a low nutrient high chlorophyll (LNHC) system. BMC Ecology, submitted.
105. Goffart A (1992). Influence des contraintes hydrodynamiques sur la structure des communautés phytoplanctoniques du bassin Liguro-Provençal (secteur Corse) Th. Univ. Liège 163pp.
106. Goffart A, Hecq JH and L Legendre (2002). Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean) over the last two decades: a response to the changing climate? Mar Ecol Prog Ser, *in press*.
107. Goffart A et S Gobert. Quadrillages de la baie de Calvi du 06/06/95, data report 2: Actions Concertées.
108. Goffart A et S Gobert. Quadrillages de la baie de Calvi des 04/06/96 et 05/06/96, data report 4: Actions Concertées.
109. Goffart A et S Gobert. Quadrillages de la baie de Calvi des 28/02/97 et 01/03/97, data report 6: Actions Concertées.
110. Gomez-Parra A and JM Forja (1993). Benthic nutrient fluxes in Cadiz Bay (SW Spain). Hydrobiol 252: 23-34.
111. Gordon DM, Grey KA, Chase SC and CJ Simpson (1994). Changes to the structure and productivity of a *Posidonia sinuosa* meadow during and after imposed shading. Aquat Bot 47: 265-275.
112. Grasshoff K, Kremling K and M Ehrhardt (1999). Methods of seawater analysis Wiley-VCH Verlag Edit. 600pp.
113. Guidetti P and M Fabiano (2000). The use of lepidochronology to assess the impact of terrigenous discharges on the primary leaf production of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Mar Pollut Bull 40: 449-453.
114. Havelange S (1991). Etude des peuplements malacologiques de la biocénose à algues photophiles en baie de Calvi (Corse, Méditerranée occidentale). Mém. DEA, Univ. Aix-Marseille III, Fr., 38pp.
115. Havelange S, Lepoint G, Dauby P and JM Bouquegneau (1997). Feeding of the sparid fish *Sarpa salpa* in a seagrass ecosystem: diet and carbon flux. PSZNI Mar Ecol.8: 289-297.
116. Hecq JH (2002). Une modélisation conceptuelle et numérique de l'écosystème planctonique océanique. Th Agrégation Univ. Liège: 299 pp.
117. Hemminga MA, Harrison PG and F van Lent (1991). The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadow. Mar Ecol Prog Ser 71: 85-96.
118. Hemminga MA (1998). The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. J Sea Res 39: 183-196.
119. Hemminga MA and CM Duarte (2000). Seagrass Ecology. Cambridge University Press. 298pp.
120. Hoffman L, Clarisse S, Detienne X., Goffart A, Renard R. and V. Demoulin (1988). Evolution of the *Cystoseira balearica* (Phaeophyceae) and epiphytic bangiophyceae in the Bay of Calvi (Corsica) in the last eight years. Bull Soc roy Sci Lg. 4-5: 263-273.
121. Hoffman L, Billard C, Janssens M, Leruth M and V Demoulin (2000). Mass development of marine benthic sarcinochrysidales (Chryso-phyceae *s.l.*) in Corsica. Bot. Mar. 43: 223-231.

122. Inglis GJ and MP Lincoln - Smith (1998). Synchronous flowering of estuarine seagrass meadows. *Aquat Bot* 60: 37-48.
123. Inglis GJ (2000). Disturbance-related germination of *Halodule wrightii* seeds. *Biol Mar Medit* 7: 63-66.
124. Iizumi H, Hattori A and CP McRoy (1980). Nitrate and nitrite in interstitial waters of eelgrass beds in relation to the rhizosphere. *J Exp Mar Biol Ecol* 47: 191-201.
125. Iizumi H, Hattori A and CP McRoy (1982). Ammonium regeneration and assimilation in eelgrass (*Zostera marina*) beds. *Mar Biol* 66: 59-65.
126. Iizumi H (1996). Temporal and spatial variability of leaf production of *Zostera marina* L. at Otsuchi, Northern Japan. *Seagrass Biology: Proceedings of an International Workshop, Rottneest Island, Western Australia, 25-29 January*: 143-148.
127. Jadot C, Ovidio M and J Voss. Preliminary results on *Sarpa salpa* movement by ultrasonic tracking in the Calvi bay (Corsica, Mediterranean Sea). *Hydrobiol*, submitted.
128. Janssens M (1993). Etude des peuplements de macroalgues de la Baie de La Revellata Calvi-Corse. *Mém. Maîtrise Océanol., Univ. Liège*: 110pp.
129. Janssens M (2000). Etude *in situ* de la production primaire des macroalgues d'une baie méditerranéenne et influences dans le cycle du carbone. *Th. Univ. Liège*: 269 pp.
130. Jones PD, Wigley TML and P. Wright (1986). Global temperature variations between 1861 and 1984. *Nature* 322: 430-434.
131. Klap VA, Hemminga MA and JJ Boon (2000). Retention of lignin in seagrasses: angiosperms that returned to the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 194: 1-11.
132. Koroleff F (1983). Determination of phosphorus, in: 2nd Ed. Verlag Chemie weinheim *Methods of seawater analysis*. K. Grasshoff, M. Ehrhardt and K. Kremling Eds: 125-139.
133. Kuo J and ML Cambridge (1984). A taxonomic study of the *Posidonia ostenfeldii* complex (Posidoniaeae) with description of four new Australian seagrasses. *Aquat Bot* 20: 267-295.
134. Kuo J and AJ McComb (1989). Seagrass taxonomy, structure and development in «Biology of seagrasses» AWD Larkum, AJ McComb and SA Shepherd Editors Elsevier Chapter 2: 6-73.
135. Larkum AWD and C Den Hartog (1989). Evolution and biogeography of seagrasses in «Biology of seagrasses» AWD Larkum, AJ McComb and SA Shepherd Editors.
136. Lee KS and KH Dunton (1999). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol Oceanogr* 44: 1204-1215.
137. Lee KS and KH Dunton (2000). Diurnal changes in pore water sulfide concentrations in the seagrass *Thalassia testudinum* beds: the effects of seagrass on sulfide dynamics. *J Exp Mar Biol Ecol* 255: 201-214.
138. Lent (van) and A Verschuure (1995). Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass): experimental germination and growth. *J Exp Mar Biol Ecol* 185: 77-91.
139. Les DH, Cleland MA and MA Waycott (1997). Phylogenetic studies in Alismatidae II. Evolution

- of marine angiosperms (seagrasses) and hydrophily. *Syst Bot* 22: 443-463.
140. Lepoint G (1994). Distribution spatio-temporelle des épiphytes de l'herbier de Posidonies de la Baie de La Revellata (Corse). Liens trophiques avec *Sarpa salpa* (L.1758). Mém. de lic. en sci. zool. Univ. Liège; Belg. 51pp.
141. Lepoint G, Havelange S, Gobert S and JM Bouquegneau (2000a). Fauna vs flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiol* 394: 63-67.
142. Lepoint G, Nyssen F, Gobert S, Dauby P and JM Bouquegneau (2000b). Relative impact of seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets *Mar Biol* 136: 513-518.
143. Lepoint G, Gobert S and JM Bouquegneau (2000c). A 15 N tracer study of N recycling by the seagrass *Posidonia oceanica*. *Biol Mar Medit* 7: 87-90.
144. Lepoint G (2001). Compétition pour l'azote inorganique entre le pelagos et le benthos d'un milieu côtieroligotrophe. Effets sur la dynamique de l'écosystème. Th. Univ. Liège: 199pp.
145. Lepoint G, Defawe O, Gobert S, Dauby P and JM Bouquegneau. Experimental evidence for N recycling in *Posidonia oceanica* shoots. *J Sea Res*, accepted.
146. Lepoint G, Millet S, Dauby P, Gobert S and JM Bouquegneau (2002). An annual nitrogen budget of the seagrass *Posidonia oceanica* as determined by *in situ* uptake experiment. *Mar Ecol Prog Ser in press*.
147. Li YH and S Gregory (1974) Diffusions of ions in sea water and in deep-sea sediments. *Geochim Cosmochim Acta* 38: 703-714.
148. Libes M. (1983). Mise en évidence *in situ* du transport à longue distance de photosynthétats chez *Posidonia oceanica* (phanérogame marine) et ses épiphytes: note préliminaire. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros Fr.* 9: 75-87.
149. Libes M (1984). Production primaire d'un herbier à *Posidonia oceanica* mesurée *in situ* par la méthode du carbone 14. Th. Univ. Aix-Marseille II, 199pp.
150. Livingstone RJ, McGlynn SE AND X Niu (1998) Factors controlling seagrass growth in a gulf coastal system: water and sediment quality and light. *Aquat Bot* 60: 135-159.
151. Longstaff BJ and WC Dennison (1999). Seagrass survival during pulsed turbidity events: the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquat Bot* 65: 105-121.
152. Lopez NI, Duarte CM, Vallespinos F, Romero J and T Alcoverro. (1995). Bacterial activity in NW Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. *J Exp Mar Biol Ecol* 187:39-49.
153. Malea P (1994). seasonal variation and local distribution of metals in the seagrass *Halophila stipulacea* (Forsk.) aschers. In the Antikyra Gulf, Greece. *Environ Poll* 85: 77-85.
154. Malea P, S Haritonidis and T Kevrekidis (1994). Seasonal and local variations of metal concentrations in the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Antikyra Gulf, Greece. *The Sci Tot Env* 153 : 225-235.
155. Marbà N, CM Duarte, J Cebrian, ME Gallegos, B Olesen and K Sand-Jensen (1996). Growth and

- population dynamics of *Posidonia oceanica* on the Spanish Mediterranean coast: elucidating seagrass decline. *Mar Ecol Prog Ser.* 37: 203-213.
156. Marbà N and CM Duarte (1997). Interannual changes in seagrass (*Posidonia oceanica*) growth and environmental change in the Spanish Mediterranean littoral zone *Limnol Oceanogr* 42: 800-810.
157. Marbà N and CM Duarte (1998). Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Mar Ecol Prog Ser* 174: 269-280.
158. Marbà N and DI Walker (1999). Growth, flowering, and population dynamics of temperate Western Australian seagrasses *Mar Ecol Prog Ser* 184: 105-118.
159. Marbà N, Hemminga MA, Matéo MA, Duarte CM, Mass YEM, Terrados J and E Gacia (2002). Carbon and nitrogen translocation between seagrass ramets. *Mar Ecol Prog Ser* 226: 287-300.
160. Matéo MA, Romero J, Perez M, Littler MM and DS Littler (1997). Dynamics of millenary organic deposits resulting from growth of the mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuar Coast Shelf Science* 44: 103-110.
161. Martin JH, Coale KH, Jonshon KS, Fitzwater SE, Gordon RM, Tanner SJ, Hunter CN, Elrod VA, Nowicki JL, Coley TL, Barber RT, Lindley S, Watson AJ, Van Scoy K, Law CS, Liddicaot MI, Ling R, Staton T, Stockel J, Collins C, Anderson A, Bidigare R, Ondrusek M, Latasa M, Millero FJ, Lee K, Yao W, Zhang Z, Friederich G, Sakamoto C, Chavez F, Buck K, Kolber Z, Greene R, Falkowski P, Chisholm SW, Hoge F, Swift R, Yungel J, Turner S, Nightingale P, Hatton A, Liss P, Tindale NW (1994). Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific ocean. *Nature*; 371: 123-129.
162. Mazzella L and JA Ott (1984). Seasonal changes in some features of *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves and epiphyte at different depth. International Workshop on *Posidonia oceanica* beds. Boudouresque CF, Jeudy De Grissac A et L Olivier, éditeurs, GIS Posidonies publ. Fr. I: 119-127.
163. Mazzella L, Gambi MC, Russo GF and MC Buia (1984). Deep flowering and fruiting of *Posidonia oceanica* beds around the island of Ischia (Gulf of Naples, Italy). International Workshop on *Posidonia oceanica* beds. Boudouresque CF, Jeudy De Grissac A et L Olivier, éditeurs, GIS Posidonies publ. Fr.I : 203-209.
164. Mazzella L, Scipione M.A and Buia MC (1989). Spatio-temporal distribution of algal and animal communities in a *Posidonia oceanica* meadow. *PSZNI Mar Ecol* 10: 107-129.
165. Mazzella L, Buia MC, Gambi MC, Lorenti M, Russo GF., Scipione MB and V Zupo (1995). A review on the trophic organisation in the *Posidonia oceanica* ecosystem. In: *La Posidonia oceanica*. Rivista Maritima (12) 275 pp
166. McConchie CA and RB Knox (1989) Pollinisation and reproductive biology of seagrasses. AWD. Larkum, AJ. McComb and SA. Shepherd Ed. *Biology of Seagrasses*: 74-111.
167. Mellors JE, Marsh H and RG Coles (1993). Inter-annual changes in seagrass standing crop, Green Island, Northern Queensland. *Australian J Mar Fresh Res* 44: 33-41.
168. Mesureur B (1981). Un aspect

- écologique de l'herbier de Posidonies dans la Baie de Calvi: production primaire et secondaire de la couverture épiphytique. Mémoire de Licence, Univ. de Liège 55pp.
169. Molenaar H, Barthélémy D, de Reffye P, Meinesz A and I Mialet (2000). Modelling architecture and growth patterns of *Posidonia oceanica*. *Aquat Bot* 66: 85-89.
170. Molenaar H and A Meinesz (1995). Vegetative reproduction in *Posidonia oceanica*: Survival and development of transplanted cuttings according to different spacings, arrangements and substrates. *Bot Mar* 38: 313-322.
171. Moriarty DJW, Boon PI, Hansen JA, Hunt WG, Poiner IR, Pollard PC, Skyring GW and DC White (1985). Microbial biomass and productivity in seagrass beds. *Geomicrobiol J* 4: 21-51.
172. Moriarty DJW and PI Boon (1989). Interactions of seagrasses with sediment and water in *Biology of seagrasses*, Larkum AWD, McComb AJ, Shepherd SA edit Elsevier 500-527.
173. Nicholson GJ and AR Longmore (1999). Causes of observed temporal variability of nutrient fluxes from a southern Australian marine embayment. *Mar Fresh Res* 50: 581-588.
174. Norro A (1995). Etude pluridisciplinaire d'un milieu côtier. Approches expérimentale et modélisation de la Baie de Calvi (Corse) Th. Univ. Liège: 258pp.
175. Ott JA (1979) Persistence of a seasonal growth rhythm in *Posidonia oceanica* (L.) Delile under constant conditions of temperature and illumination. *Mar Biol Letters* 1: 99-104.
176. Ott JA (1980). Growth and production in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *PSZNI Mar Ecol* 1: 47-64.
177. Ozer A et L. Comhaire (1988). Apports de la morphométrie des galets à la connaissance du transport littoral. Exemples en Sardaigne, Ligurie et Corse. *Bull Soc Roy Liège* 4-5: 429-440.
178. Panayotidis P (1980). Contribution à l'étude qualitative de l'association *Posidonietum oceanicae* Funk. 1927. Th. Univ. Aix-Marseille II., Fr. 213pp.
179. Panayotidis P, Boudoursque CF and A Marcot - Coqueugniot (1981). Microstructure de l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Bot Mar* 24: 115-124.
180. Panayotidis P et G Giraud (1981). Sur un cycle de renouvellement des feuilles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans le baie de Marseille. *Vie et Milieu* 31: 129-136.
181. Panayotidis P and Simboura (1989). Distribution and phenology of *Posidonia oceanica* in Saronikos Gulf (Aegean Sea, Greece). (1989) International Workshop on Posidonia beds. Boudoursque CF, Meinesz A, Fresi E and Gravez V edit, GIS Posidonie publ, Fr II:43-48.
182. Pasqualini V, Pergent-Martini C, Clabaut P, and G. Pergent (1998). Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side-scan sonar: application of the islands of Corsica (France). *Estuar Coast Shelf Sci* 47: 359-367.
183. Patriquin D and R Knowles (1972). Nitrogen fixation in the rhizosphere of marine angiosperms. *Mar Biol* 16: 49-58.
184. Penhale PA and GW Tayer (1980) Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J Exp Mar Biol. Ecol* 42: 113-123.
185. Penhale PA and RG Wetzel (1983).

- Structural and functional adaptations of eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J Exp Mar Biol Ecol* 42: 113-123.
186. Pérez M and J Romero (1993). Preliminary data on alkaline phosphatase activity associated with de Mediterranean seagrasses. *Bot Mar* 36: 499-502.
187. Pérez M and J Romero (1994). Growth dynamics, production and nutrient status of the seagrass *Cymodocea nodosa* in a Mediterranean semi-estuarine environment. *PSZNI Mar Ecol* 15 : 51-64.
188. Pérez-Lloréns JL and FX Niell (1995). Short-term phosphate uptake kinetics in *Zostera nollti* Hornem: a comparison between excised leaves and sediment-rooted plants. *Hydrobiol* 297: 17-27.
189. Pergent G (1985). Floraison des herbiers à *Posidonia oceanica* dans la région d'Izmir (Turquie). *Posidonia Newsletter* 1: 15-21.
190. Pergent G (1987). Recherches lepidocronologiques chez *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae). Fluctuations des paramètres anatomiques et morphologiques des écailles des rhizomes. Th Aix-Marseille 853pp.
191. Pergent G (1990) Utilisation de la technique du krigeage en cartographie benthiques: intérêt et limites. *Rapp P.V. Réunion Commission International Explor Sci Médit* 32 : 6.
192. Pergent G and Pergent-Martini (1988). Phénologie de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans le bassin méditerranéen. *Ann Inst océanogr* 64: 79-100.
193. Pergent G and C Pergent-Martini (1990). Some applications of lepidochronological analysis in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Bot Mar* 33: 299-310.
194. Pergent G and C Pergent-Martini (1991). Leaf renewal cycle and primary production of *Posidonia oceanica* in the bay of Lacco Ameno (Ischia, Italy) using lepidochronological analysis. *Aquat Bot* 42: 49-66.
195. Pergent G (1993). L'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Approche structurale, fonctionnelle et appliquée. Diplôme d'Habilitation à diriger des recherches, Univ. Corse, Fr. 141pp.
196. Pergent G, Romero J, Pergent-Martini MC, Matéo MA and CF Boudouresque (1994). Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar Ecol Prog Ser* 106 139-146.
197. Pergent G, C Pergent-Martini, and CF Boudouresque (1995). Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée: état des connaissances. *Mésogée* 54 : 3-27.
198. Pergent G, Mendez S, Pergent-Martini C and V Pasqualini (1999). Preliminary data on the impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows in the Mediterranean. *Oceanol Acta* 22: 95-107.
199. Pergent-Martini C, Rico-Raimondino V and G Pergent (1994). Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean Basin. *Mar Biol* 120: 9-15.
200. Pergent-Martini G, Rico-Raimondino V and G Pergent (1995). Nutrient impact on *Posidonia oceanica* seagrass meadow: preliminary data. *Mar Life* 5: 3-9.
201. Piazzzi L et F Cinelli (2000). Effet de l'expansion des Rhodophyceae introduites *Acrothamnion presii* et *Womersleyella setacea* sur les communautés algales des rhizomes

- de *Posidonia oceanica* de Méditerranée occidentale Cryptogamie, Algol 21 : 291-300.
202. Phillips RC and EG Meñez (1988). Seagrasses. Smithsonian Institution Press 34. 104pp.
203. Pirc H (1985). Growth dynamics in *Posidonia oceanica* L Delile. I: Seasonal changes of soluble carbohydrates, starch, free amino acids, nitrogen and organic anions in different part of plant. PSZNI Mar Ecol 6: 141-165.
204. Pirc H (1986). Seasonal aspects of photosynthesis in *Posidonia oceanica*: influence of depth, temperature and light intensity. Aquat Bot 26: 203-212.
205. Pirc H. and B. Wollenweber (1988). Seasonal changes in nitrogen, free amino acids and C/N ratio in Mediterranean seagrasses PSZNI Mar Ecol 9: 167-179.
206. Procaccini G, Alberte RS and L Mazzella (1996). Genetic structure of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Western Mediterranean: ecological implications. Mar Ecol Prog Ser 140: 153-160.
207. Procaccini G and L Mazella (1998). Population genetic structure and gene flow in the seagrass *Posidonia oceanica* assessed using microsatellite analysis. Mar Ecol Prog Ser 168: 133-141.
208. Rico-Raimondino V (1995). Contribution à l'étude des stocks et flux d'éléments dans les herbiers à *Posidonia oceanica*. Th. Univ Aix-Marseille II. Fr. 248pp.
209. Romero J (1989a). Seasonal pattern of *Posidonia oceanica* production: growth, age and renewal of leaves. Boudouresque, International Workshop on Posidonia beds. Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E and Gravez V edit, GIS Posidonie publ, Fr II: 63-67.
210. Romero J (1989b). Primary production of *Posidonia oceanica* beds in the Medas Islands (Girona, NE Spain). International Workshop on Posidonia beds. Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E and Gravez V edit, GIS Posidonie publ, Fr II: 85-91.
211. Romero J, Pergent G, Pergent-Martini C, Matéo MA and C Regnier (1992). The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: litter features, decomposition rates and mineral stocks. Mar Ecol 13: 69-83.
212. Romero J, Perez L, Matéo MA and E Sala (1994). The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. Aquat Bot 47: 13-19.
213. Romero J, Perez M, Alcoverro T, Matéo MA and JL Sanchez-Lizaso (1998). Production ecology of *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadows in Nueva Tabarca marine reserve: growth, biomass and nutrient stocks along a bathymetric gradient. Oceanol Acta. 11: 111-121.
214. Ruiz JM and J Romero (2001). Effects of *in situ* experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Mar Ecol Prog Ser 215: 107-120.
215. Sahagian DL, Schwartz FW and DK Jacobs (1994). Direct anthropogenic contributions to sea level rise in the twentieth century. Nature 367: 54-56.
216. Sand-Jensen K, Prahl C and H Stockholm (1982). Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes. Oikos 38: 349-354.
217. Sandmeier M, Caye G, and H Molenaar (1999) Seed enzyme polymorphism and autogamy of the seagrass *Posidonia oceanica* from the

- western Mediterranean. Bot Mar 42: 359-366.
218. Scardi M, Fresci E and GD Ardizzone (1989). Cartographic representation of seagrass beds: application of a stochastic interpolation technique (kriging). International Workshop on Posidonia beds. Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E and Gravez V edit, GIS Posidonie publ, Fr II: 19-27.
219. Setchell WA (1920). Geographical distribution of the marine spermatophytes. Bull. Torrey Bot. Club 47: 563-579.
220. Shiech WY, Simidu V and Marugama (1988). New marine nitrogen-fixing bacterium isolated (*Zostera marina*) bed. Can J Microbiol 34: 886-890.
221. Short FT (1983). The seagrass, *Zostera marina* L: Plant morphology and bed structure in relation to sediment ammonium in Izembek, Alaska. Aquat Bot 16: 149-161.
222. Short FT, Dennison WC and DG Capone (1990). Phosphorus-limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonate sediments. Mar Ecol Prog Ser 62: 169-174.
223. Short FT, Montgomery J, Zimmermann CF CA Short (1993). Production and nutrient dynamics of a *Syringodium filiforme* Kütz. Seagrass bed in Indian River Lagoon, Florida. Estuaries 16: 323-334.
224. Skliris N, Elkalay K, Goffart A, Frangoulis C and JH Hecq (2000). One-dimensional modelling of the plankton ecosystem of the north-western Corsican coastal area in relation to meteorological constraints. J Mar Syst 741: 337-362.
225. Skliris N, Goffart A, Hecq JH and S Djenidi (2001). Shelf-slope exchanges associated with a steep submarine canyon of Calvi (Corsica, NW Mediterranean Sea): A modelling approach. J Geol Res-Oceans 106: 19883-19901.
226. Soullard M, Bourge I, Fogel J, Lardinois D, Mathieu T, Veeschens C, Bay D, Dauby P et JM Bouquegneau (1994). Evolution de la densité de l'herbier de Posidonies de la baie de Calvi (Corse). Vie Milieu 44: 199-201.
227. Stapel J, Aarts TL, Van Duynhoven BHM, De Groot JD, Van Der Hoogen PHW and MA Hemminga (1996). Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipel, Indonesia. Mar Ecol Prog Ser 134: 195-206.
228. Strickland JDH and TR Parsons (1972). A practical handbook of seawater analysis Fish Res Bd Can Bull 167: 311pp.
229. Stumm W and JJ Morgan (1996). Aquatic Chemistry: Chemical equilibria and rates in natural waters, 3rd Edition. Wiley-Interscience, New York.
230. Terrados J and SL Williams (1997). Leaf *versus* root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. Mar Ecol Prog Ser 149: 267-277.
231. Terrados J, Duarte CM, Kamp-Nielsen L, Agawim NSR, Gacia E, Lacap D, Fortes MD, Borum J, Lubanski M and T Greve (1999). Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? Aquat. Bot. 65: 175-197
232. Thelin I, Bedhomme AL, Boudouresque CF et A Judy De Grissac (1982). Sur la calcification des feuilles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile Thalassographica, Greece 5: 27-32.

233. Touchette BW and JM Burkholder (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses J Exp Mar Biol Ecol 250: 133-167.
234. 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 Belg 168: 1-101.
235. Velimirov B (1987). Organic matter derived from seagrass meadow: origin, properties, and quality of particles PSZNI Mar Ecol 8: 143-173.
236. Yamamuro M (1999). Importance of epiphytic cyanobacteria as food sources for heterotrophs in a tropical seagrass bed. Coral reefs 18: 263-271.
237. Walker DI and AJ McComb (1988) Seasonal variation in productivity, biomass and nutrient content of the major seagrass species in Shark Bay, Western Australia. Aquat Bot: 31: 259-275.
238. Welsh DT, Bourgues S, de Wit R and RA Herbert (1996). Seasonal variations in nitrogen fixation (acetylene reduction) and sulfate reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*: nitrogen fixation by sulfate reducing bacteria. Mar Biol 125 : 619-628.
239. Whittaker RH (1975). Communities and Ecosystems, 2nd edn. London: Macmillan.
240. Whitney DE, Woodwell GM and RW Horwarth (1975). Nitrogen fixation in Flax Pond: a long Island saltmarsh. Limnol Oceanogr 20: 640-643.
241. Ziegler S and R Benner (1999) Nutrient cycling in the water column of a subtropical seagrass meadow Mar Ecol Prog Ser 1999 188: 51-62.
242. Zieman JC (1974). Methods for study of the growth and production of the turtle grass, *Thalassia testudinum* König. Aquaculture 4: 139-143.
243. Zimmerman RC and RS Alberte (1996) Effect of light/dark transition on carbon translocation in eelgrass *Zostera marina* seedlings. Mar Ecol Prog Ser 136: 305-309.
244. Zupo V Buia C and L Mazzella (1997). A production model for *Posidonia oceanica* based on temperature. Estuar Coast Shelf Sci 44: 483-492.