

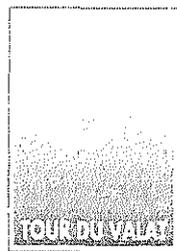
Station Biologique de la Tour du Valat

Etude des herbiers de *Zostera noltii* de l'étang du Vaccarès
Synthèse des résultats 1993 - 1995



Isabelle Auby - Patrick Grillas

Août 1996



Depuis l'automne 1995 et grâce à l'aide financière de la fondation MAVVA, le programme d'étude des herbiers du Vaccarès a connu un développement important.

Ce travail a été réalisé en coopération avec la SNPN - Réserve Nationale de Camargue et la Station Biologique de Roscoff.

Les données relatives au niveau d'eau dans l'étang, à la salinité, à la cartographie des herbiers en 1995 et au suivi de la ligne de végétation ont été récoltées par la Réserve Nationale de Camargue.

Les autres données terrain ont été récoltées par les personnels de la Station de la Tour du Valat et de la Réserve de Camargue. Ont notamment participé à ce travail François Lescuyer, Eric Coulet, Ronan Fradin et Christophe Blanquier.

Les mesures de photosynthèse ont été réalisées à la Station Biologique de Roscoff en utilisant les compétences et le matériel de Guy Levavasseur .

Sommaire

1. Introduction.....	1
2. Méthodes de mesure et d'analyse.....	3
2.1. Présentation des stations.....	3
2.2. Paramètres météorologiques.....	4
2.3. Paramètres physico-chimiques.....	4
2.4. Suivi des populations végétales.....	5
2.5. Mesures de production primaire.....	6
2.5.1. Généralités.....	6
2.5.2. Méthodes.....	8
3. Résultats et discussion.....	11
3.1. Paramètres physico-chimiques.....	11
3.1.1. Rayonnement, température, salinité et niveau d'eau.....	11
3.1.2. Vent et rapport vent - turbidité.....	12
3.1.3. Eclairage subaquatique - Rapport turbidité - atténuation lumineuse.....	15
3.2. Populations végétales.....	16
3.2.1. Macroalgues.....	16
3.2.2. Zostères.....	18
3.2.2.1. Mesures de photosynthèse.....	18
3.2.2.2. Suivi des populations de zostères du Vaccarès.....	22
3.2.2.2.1. Reproduction sexuée.....	22
3.2.2.2.2. Fréquence.....	24
3.2.2.2.3. Hauteurs.....	25
3.2.2.2.4. Densités des pousses végétatives.....	26
3.2.2.2.5. Biomasses.....	28
4. Conclusion.....	29
Bibliographie.....	32
Annexes.....	
Annexe I : Données de vent et de relations vent - turbidité.....	40
Annexe II : Synthèse des données concernant les teneurs en nutriments.....	51

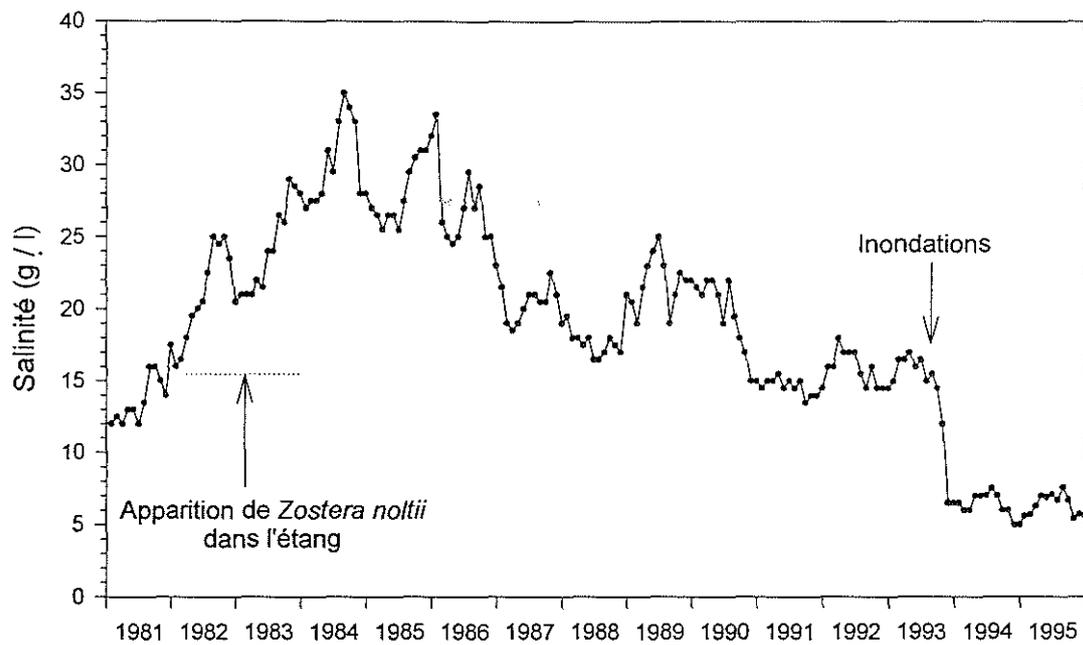


Figure 1 : Evolution de la salinité dans la zone est du Vaccarès entre 1981 et 1995

Etude des herbiers de *Zostera noltii* du Vaccarès

Synthèse des résultats 1993 - 1995

1. Introduction

Historique des herbiers dans l'étang du Vaccarès

Depuis les années 1940, l'étang du Vaccarès a connu des variations importantes de salinité. Cette variabilité s'explique à la fois par les aménagements du delta, la gestion de l'eau pour l'agriculture et des événements climatiques de grande ampleur tels que les crues du Rhône en 1993. Les épisodes récents de cette évolution sont représentés sur la figure 1.

L'évolution de la salinité a été accompagnée de modifications de la flore des herbiers de phanérogames, décrite par Vaquer et Heurteaux (1989) sur la base des relevés de Heurteaux et Marazanof en 1963-64, de Vaquer et Tamisier en 1974 et de Vaquer et Bardou en 1984. L'évolution antérieure à 1982 peut se résumer de la sorte :

- 1963-64 : dominance de *Potamogeton pectinatus* au nord de l'étang et de *Ruppia cirrhosa* au sud. Développement des herbiers jusqu'à une profondeur de 1,7 m,
- 1974 : *Potamogeton pectinatus* est encore dominant et remplace progressivement *Ruppia cirrhosa*. *Myriophyllum spicatum* se développe à proximité des arrivées d'eau douce. Les herbiers ne colonisent plus les profondeurs supérieures à 1,5 m,
- 1980-1981 : selon Vaquer et Heurteaux (1989), disparition totale des herbiers de phanérogames dans le Vaccarès imputable à la salinisation de l'étang.

La régression des espèces dulcaquicoles (*Potamogeton pectinatus* et *Myriophyllum spicatum*) s'explique en effet par cette élévation de la salinité. Par contre, il est douteux qu'elle ait pu affecter les populations de *Ruppia cirrhosa*, taxon capable de coloniser des zones de salinité relativement élevée (Verhoeven, 1979).

A partir de 1983, cet épisode a été suivi par l'apparition et l'extension rapide de *Zostera noltii* (phanérogame appartenant à la famille des Potamogétonacées) dans l'ensemble de l'étang. *Zostera noltii* est abondante en Atlantique entre le sud de la Norvège et la Mauritanie, où elle est généralement intertidale, mais elle colonise également en Méditerranée quelques étangs littoraux, embouchures de fleuves et baies abritées en mer. Dans les lagunes méditerranéennes françaises, *Zostera noltii* constitue actuellement des herbiers étendus dans les

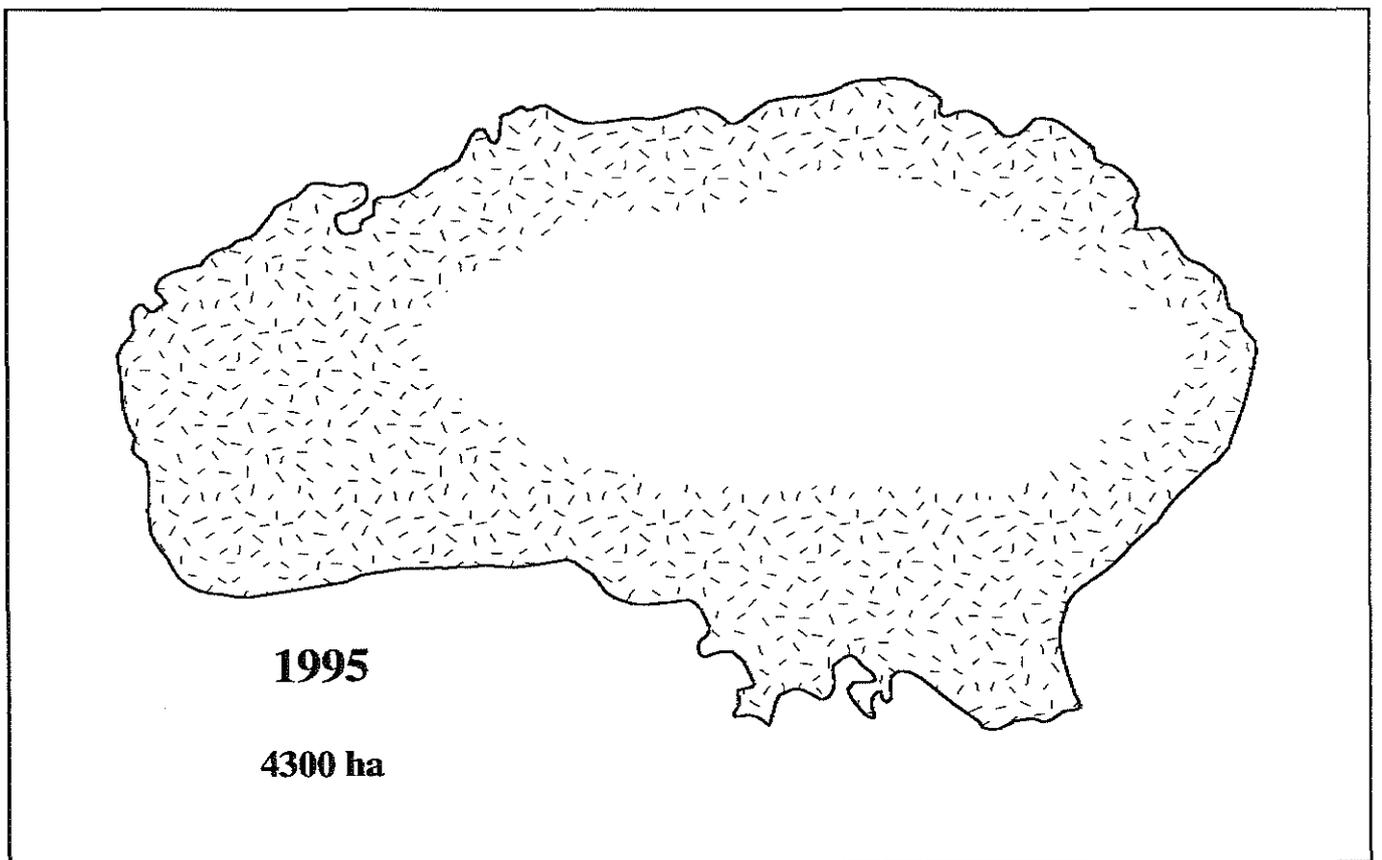
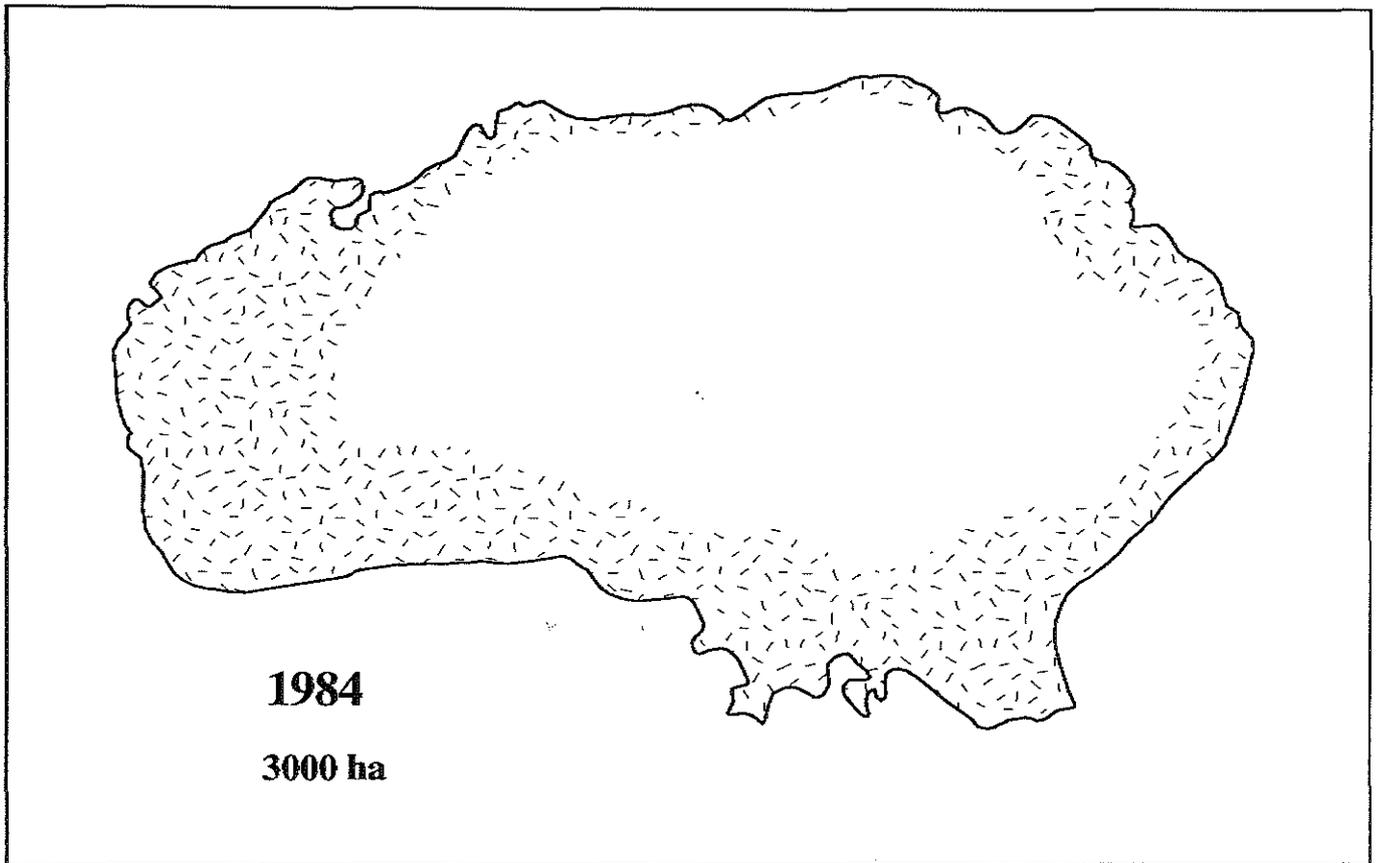


Figure 2 : Extension des herbiers de *Zostera noltii* dans l'étang du Vaccarès en 1984 et 1994.

étangs de Salses-Leucate (Boutière et al., 1982), Bages-Sigean (Mercier, 1973), de Thau (Gerbai et Verlaque, 1995).

Signalée pour la première fois en Camargue en 1975, dans les étangs inférieurs, par Verhoeven et Van Vierssen (1978), cette phanérogame a colonisé le Vaccarès à partir du début des années 1980. En 1984, les herbiers de zostères recouvraient déjà 3000 ha dans l'étang (Figure 2). A cette époque, ces plantes colonisaient les zones de profondeur inférieure ou égales à 1,80 m, sauf dans le nord de l'étang, où elles se cantonnaient à des profondeurs inférieures à 1,20 m (Vaquer et Heurteaux, 1989).

Par la suite, bien que la salinité ait d'abord graduellement puis drastiquement diminué dans l'étang, les herbiers de zostères semblent s'être encore étendus. D'après la campagne d'échantillonnage préliminaire réalisée par la Réserve nationale de Camargue (RNC), ils occupaient en été 1995 environ 4300 ha jusqu'à des profondeurs variant, selon les zones, de 1,65 à 1,85 m (Figure 2). La réalité de cette extension doit toutefois être confirmée par une nouvelle série de relevés en s'attachant notamment à échantillonner plus précisément les zones de limite d'herbier et en distinguant les différentes espèces de phanérogames présentes dans les échantillons. Par ailleurs, les zostères sont présentes dans certains des étangs inférieurs (E. Coulet, comm. pers.) et il conviendrait de définir, même globalement, leur extension dans ces zones.

Définition de l'étude

Les objectifs initiaux du programme étaient l'étude de la production des herbiers de *Zostera noltii* sur un gradient de profondeur et pendant deux cycles annuels.

Ces objectifs ont ensuite évolué en raison d'une part de l'importance évidente des facteurs physiques, et notamment de la lumière, sur le fonctionnement des herbiers, et d'autre part de la dessalure brutale du Vaccarès à la suite des inondations de l'automne-hiver 1993.

Les objectifs actuels de ce programme sont de deux ordres :

1. Mesurer les changements quantitatifs des herbiers dans le Vaccarès à la suite de la diminution de salinité. L'hypothèse de départ est que ces conditions halines provoqueront la disparition de *Zostera noltii* et que cette espèce sera remplacée par *Potamogeton pectinatus* et *Ruppia cirrhosa*, dans une distribution analogue à celle des années 1970.

2. Comprendre le fonctionnement des herbiers fixés dans le Vaccarès quelles que soient les conditions de salinité. Il s'agit de développer un modèle quantitatif de production pour les principales espèces potentiellement dominantes : *Z. noltii*, *P. pectinatus* et *R. cirrhosa*.

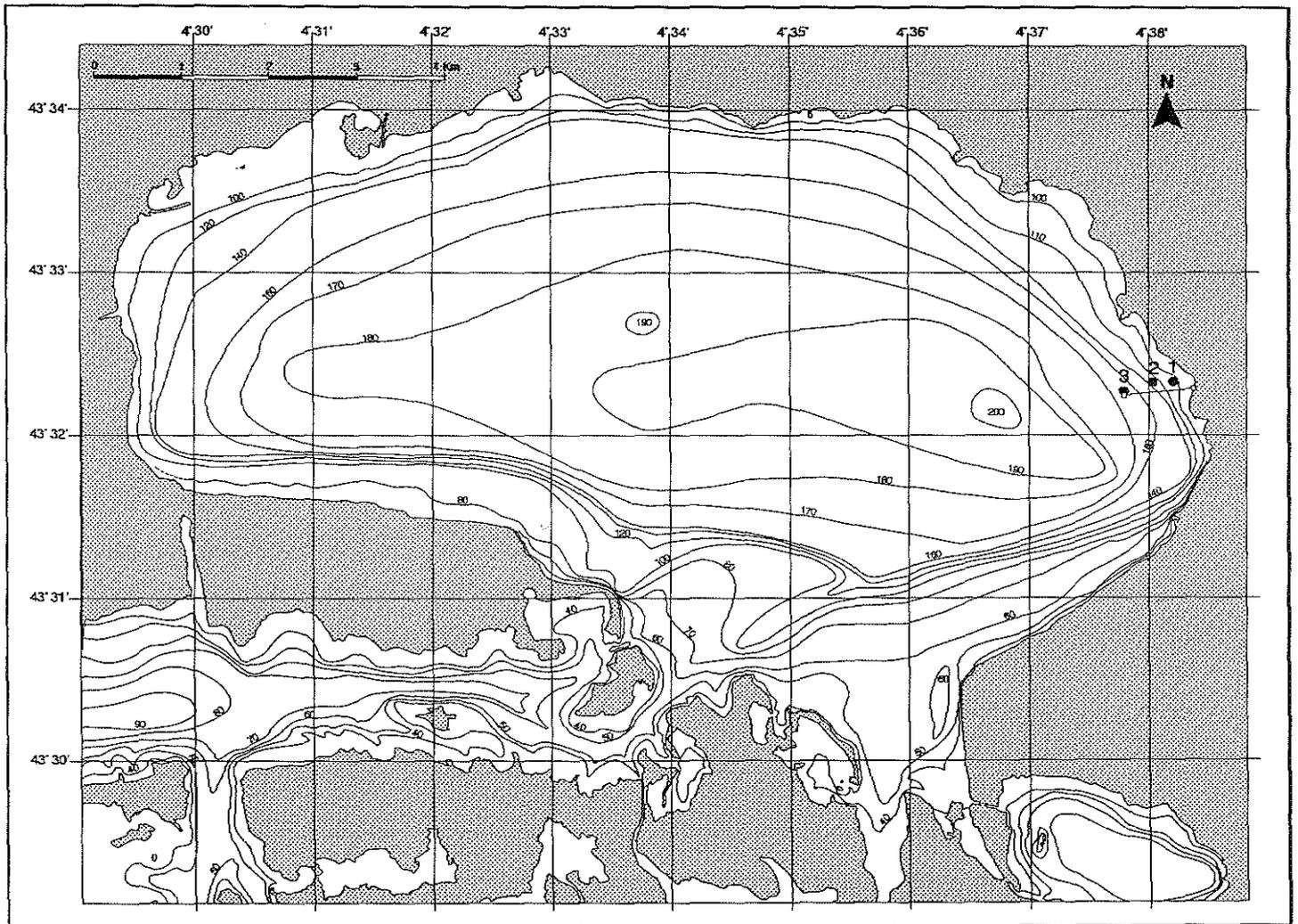


Figure 3 : Localisation des stations d'étude dans l'étang du Vaccarès.

	Transect	Station 1	Station 2	Station 3
Latitude	43°32'285 - 43°32'258	43°32'326	43°32'296	43°32'270
Longitude	4°38'381 - 4°37'793	4°38'214	4°38'041	4°37'792
Distance du bord (m)	0 - 850	212	437	788
Profondeur (m)*	0 - 1,70	1,13	1,33	1,65

* par rapport au 0 NGF

Tableau 1 : Localisation et bathymétrie des trois stations d'étude des populations de Zostères.

L'hypothèse est que l'hydrodynamisme et la turbidité sont les principaux facteurs qui contrôlent la production, la composition de l'herbier étant contrôlée par la salinité.

Le deuxième de ces objectifs est un objectif à long terme qui suppose la mise en place d'un programme de recherche important et de trouver les financements et les partenaires adéquats.

Dans le cadre de ce travail, les objectifs étaient les suivants :

1. Analyser les changements de biomasse et de composition spécifique des herbiers sur les trois stations de mesure depuis 1993.

2. Acquérir de nouvelles données sur les relations unissant le vent et la quantité de matière en suspension dans l'eau et réaliser une analyse préliminaire de ces données. Il s'agit en particulier de rechercher des valeurs seuil de vitesse et de direction du vent provoquant la remise en suspension des particules fines. Une analyse plus complète des relations entre l'hydrodynamisme et la remise en suspension des sédiments sera réalisée ultérieurement en relation avec le Centre Océanographique de Marseille.

3. Initier la mesure en continu de la lumière au fond du Vaccarès et analyser les relations entre la teneur de l'eau en matières en suspension et l'atténuation lumineuse dans l'eau.

4. Rechercher les relations entre la production de *Zostera noltii* et la lumière et la température.

Dans une étape ultérieure, un modèle ponctuel de production primaire sera construit et couplé à un modèle lumière où les variables forçantes seront climatiques. Ce modèle sera ensuite spatialisé (extrapolé à l'ensemble du Vaccarès).

2. Méthodes de mesure et d'analyse

2.1. Présentation des stations

Les stations d'étude des populations de zostères du Vaccarès se situent sur la zone est de l'étang (Figure 3 et tableau 1). Cette zone a été choisie par la RNC en raison de la présence d'un herbier bien développé à cet endroit dès 1984 (Figure 2) et présent jusqu'à la profondeur maximale colonisée par cette espèce dans le reste de l'étang. Dans cette région la RNC a défini et balisé en 1988 un transect orienté est-ouest. Le long de ce transect (et de ce gradient de profondeur), trois stations ont été choisies et échantillonnées à partir de 1993.

La zone d'étude se situe à proximité du débouché du canal de Fumemorte, principal vecteur d'apport d'eau douce et de nutriments dans le Vaccarès (Chauvelon, 1996). Les teneurs en azote inorganique dissous y sont relativement plus élevées que dans le reste de l'étang (Annexe 2). Par ailleurs, les sédiments de cette région de l'étang sont composés de

sables coquilliers et de sables fins limoneux (Vaquer et Heurteaux, 1989). Les sédiments des trois stations contiennent de nombreuses coquilles de *Cerastoderma glaucum* et d'*Abra ovata*, thanatocénoses probablement récentes étant donné le bon état de conservation de ces coquilles.

Il est bien évident que ces stations, en raison de leur localisation particulière, ne peuvent être considérées comme représentatives des conditions auxquelles sont soumises les herbiers dans l'ensemble de l'étang. Néanmoins, leur proximité du port de la Capelière, parce qu'elle facilite notablement l'accès aux sites et permet de multiplier les prélèvements et les mesures en ces trois points, permet d'accroître la précision du résultat des observations qui pourront par la suite être appliquées à l'ensemble de l'étang.

2.2. Paramètres météorologiques

La station météorologique la plus proche (environ 3 km), installée sur le domaine de la Tour du Valat, mesure et recueille, pour chaque 1/2 heure, les données de température de l'air, insolation globale, direction et vitesse du vent (moyenne et maximale) et hygrométrie.

Les données d'insolation fournies par la station météo sont des valeurs d'éclairement solaire global (totalité du spectre) exprimées en Joules $\text{cm}^{-2} \cdot 30\text{mn}^{-1}$. Un certain nombre de transformations doivent être apportées à ces valeurs pour les harmoniser avec le résultat des mesures d'éclairement sub aquatique.

$$\text{J cm}^{-2} \cdot 30 \text{ mn}^{-1} \text{ d'éclairement solaire global} \times 10000 / 1800 = \text{J m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{ d'éclairement solaire global}$$

$$\text{J m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{ d'éclairement solaire global} \times 4,66 = \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{ d'éclairement solaire global}$$

$$\mu\text{E m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{ d'éclairement solaire global} \times 0,46^* = \mu\text{E m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{ de radiations photosynthétiquement actives.}$$

* Hootsmans et Vermaat (1991)

2.3. Paramètres physico-chimiques

Le niveau d'eau dans l'étang est dérivé des valeurs mesurées par la RNC à l'aide d'un limnigraphe installé au niveau du pont du Fumemorte.

La salinité fait l'objet d'un suivi mensuel réalisé par la RNC, en différents points de l'étang. Nous avons utilisé les données correspondant à la zone est du Vaccarès.

La température de l'eau au niveau de la station 2 est mesurée en continu (1 mesure toutes les 15 minutes) depuis la fin de l'année 1995, à l'aide d'une sonde thermométrique programmable et conservant les données en mémoire. En ce qui concerne la période antérieure à ces mesures, nous avons calculé la température de l'eau à partir d'un modèle mettant en relation ce dernier paramètre avec la température de l'air, le degré d'humidité de l'air, la vitesse du vent et le rayonnement global, modèle ajusté à partir de 6 mois de données journalières de l'ensemble de ces paramètres, et dont l'expression est la suivante :

$$\text{Teau}(t) = 0,7487 \text{ Teau}(t-1) + 0,2487 \text{ Tair} + 0,000043 \text{ Rglob} - 0,00526 (100 - \text{humrel}) \text{ vitvent} - 0,1042$$

Depuis le mois de décembre 1995, l'énergie lumineuse sub aquatique est mesurée en continu (une mesure toutes les 15 mn) au niveau de la station 2, à deux profondeurs (36 et 81 cm du fond). Les mesures sont assurées par deux capteurs de lumière LI-193SA sphériques (4II) et les valeurs sont stockées en mémoire grâce à une station d'acquisition installée sur le terrain.

L'acquisition simultanée de ces deux séries de données permet de calculer le coefficient d'atténuation lumineuse (Kd), paramètre caractérisant le niveau de réduction de la quantité d'énergie lumineuse par la masse d'eau. Ce paramètre est calculé en utilisant l'équation de Lambert-Beer - Jerlov :

$$Kd = -\frac{1}{D} \ln \frac{Id}{Io}$$

avec Kd = coefficient d'atténuation lumineuse (m⁻¹)

D = profondeur (m)

Id = Intensité lumineuse à la profondeur D

Io = Intensité lumineuse sous la surface de l'eau

L'effet du vent sur la remise en suspension des sédiments est étudiée sur le terrain depuis 1995. Lors des épisodes venteux, des prélèvements d'eau sont réalisés (un prélèvement chaque 30 mn, quatre prélèvements réunis dans un même flacon) grâce à un échantillonneur automatique (EPIC 1011) installé sur le terrain. L'eau ainsi récoltée est ensuite filtrée (Filtres Whatman en nitrocellulose, pores de 0,45 µm) au laboratoire de manière à déterminer sa teneur en matières en suspension. Les relations unissant les conditions de vent avec la turbidité de l'eau sont étudiées à partir de ces résultats.

2.4. Suivi des populations végétales (zostères et macroalgues)

L'évolution des herbiers de *Zostera noltii* est suivie par la S.N.P.N. depuis 1987 sur le transect présenté dans le chapitre précédent. Les observations (hauteur maximale des pousses, fréquence de présence de l'herbier et des différents types de macroalgues) sont réalisées annuellement, généralement au mois d'octobre, à chaque mètre de ce transect. Dans ce cas, la fréquence d'un végétal se définit comme le pourcentage d'observations où le végétal est présent par unités de 20 mètres.

Depuis 1993, ce suivi est renforcé par une étude plus précise des caractéristiques démographiques de ces populations de phanérogames. Les trois stations précédemment définies sont échantillonnées selon un rythme de prélèvement bi ou trimestriel (12 échantillons de 900 cm² par station), et les paramètres suivants sont mesurés sur chaque échantillon : densité des pousses végétatives et reproductrices, hauteur des pousses (= longueur de la plus longue feuille de 30 pousses choisies au hasard dans chaque échantillon), biomasse des pousses végétatives, reproductrices (ou génératives) et des organes souterrains (rhizomes + racines), biomasse des différents types de macroalgues. La fréquence de l'herbier (ou des macroalgues) correspond au pourcentage d'échantillons où les zostères (ou les macroalgues) sont présentes par rapport à l'ensemble des 12 échantillons.

Pour chaque station et chaque date, les données ont été analysées à deux niveaux :

- station : tous les échantillons étant pris en compte, que les zostères soient ou non présentes,
- herbier : où seuls les échantillons contenant des zostères sont pris en compte dans les calculs de biomasse et de densités moyennes.

Traitement statistique : La distribution de fréquence des données de hauteur ne présente généralement pas une distribution normale, même après transformation. De même, les données de densité et de biomasse s'éloignent fortement de cette distribution lorsque l'herbier présente un faible recouvrement. Pour cette raison, l'analyse des données a été réalisée exclusivement à l'aide de tests non paramétriques : Analyse de variance de Kruskal-Wallis, test de Mann et Whitney.

A titre indicatif, les données concernant les variations saisonnières des caractéristiques des populations de zostères (Figures 17 à 21) sont représentées associées avec leur écart-type, afin de donner une idée de leur variabilité.

2.5. Mesures de production primaire

2.5.1. Généralités

Le terme de **production primaire** désigne la quantité de matière végétale produite par unité de temps. Au sein de la production primaire, il faut distinguer la **production brute**, qui est l'ensemble de la matière organique synthétisée au cours d'un temps donné de la **production nette**, correspondant à la matière végétale effectivement nouvellement disponible à la fin de ce temps. La production nette est égale à la production brute diminuée de la **respiration** et de l'**exsudation** pendant l'intervalle de temps considéré.

En fait, l'exsudation est un phénomène rarement pris en compte dans les mesures de production primaire. Cette matière organique dissoute excrétée joue un rôle important dans la productivité du milieu, dans la mesure où elle est utilisée par d'autres organismes, aussi bien bactériens, que végétaux ou animaux, notamment par la flore et la faune épiphyte (Sieburth, 1969; Fogg, 1983). Par rapport aux autres processus photosynthétiques, l'exsudation est loin d'être quantitativement négligeable; elle représente environ 40 % de la photosynthèse nette, à la lumière, chez *Chaetomorpha linum* (Ramachadran et al, 1991). Chez cette espèce, cette excrétion se déroule également à l'obscurité, mais avec une moindre intensité, soit environ 1/3 de l'exsudation diurne. Chez *Zostera marina*, l'exsudation varie en fonction de la température et de l'éclairement entre 1 et 10% du carbone fixé par photosynthèse (Penhale et Smith, 1977; Zieman et Wetzel, 1980)

Lorsque l'exsudation n'est pas distinguée dans la production totale, comme c'est souvent le cas, la production nette mesurée en retirant la respiration de la production brute est donc surestimée par rapport à l'accroissement réel de la biomasse végétale.

Deux grands types de méthodes permettent de caractériser la **production** d'un organisme végétal.

- Le premier type de méthode consiste à apprécier directement la **croissance pondérale** de la population végétale au cours d'un temps donné. Cette mesure peut être réalisée en laboratoire ou sur le terrain. Dans ce dernier cas, lorsque les plantes étudiées sont fixées au substrat, des techniques de marquage permettent de repérer leur croissance effective. La production ainsi mesurée est une **production nette**. En l'absence de marquage, si l'on mesure simplement les variations de biomasse de la population végétale, la production mesurée est une **production nette diminuée des pertes** liées à la consommation par la faune herbivore et à l'exportation d'une partie du matériel par les courants.

- Le second groupe de techniques s'appuie sur les **capacités photosynthétiques** des végétaux. Dans ce cas, on mesure soit la quantité d'oxygène libéré, soit la quantité de carbone fixé par le végétal en un temps donné. Ces méthodes permettent de distinguer la respiration de la production. Ce type de mesures peut être réalisé sur le terrain, dans les conditions naturelles de développement du végétal, en isolant la population étudiée (bouteille, cloches benthiques), ou en laboratoire, en lui imposant des conditions définies de température, salinité ou concentration en nutriments, par exemple. Une fois ces conditions fixées, la construction des courbes photosynthétiques consiste à mesurer les variations de la concentration en oxygène lorsque la plante est soumise à une gamme croissante d'intensités lumineuses.

Au cours de cette étude, nous avons utilisé ce dernier type de méthode.

2.5.2. Méthodes

Le matériel employé pour réaliser ces mesures est précisément décrit par Henley et al. (1991). Nous nous bornerons donc ici à définir les grandes lignes du protocole utilisé dans le cas de *Zostera noltii*.

Dix fragments de 2,5 cm de feuilles de zostères (surface connue), ou quelques fragments de rhizomes portant des racines, sont disposés sur une grille et placés dans une cellule remplie d'eau, dont la température est maintenue constante par circulation extérieure d'eau thermostatée. L'eau du milieu est constamment agitée afin d'assurer l'homogénéité de la diffusion des gaz dans l'eau. Au début de chaque expérience, l'eau du milieu est soumise à un bullage avec de l'azote afin d'obtenir une concentration initiale en oxygène égale à 50% de la saturation. Dans un premier temps, le matériel végétal est soumis à une période d'obscurité d'1/4h, afin de mesurer sa respiration. Les feuilles de zostères sont ensuite soumises à des niveaux croissants d'intensité lumineuse : 10, 30, 60, 100, 150, 300, 500 et 1000 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, pendant ¼ h pour chaque éclairement. Pour chaque niveau d'éclairement, les teneurs en oxygène dissous sont mesurées par méthode polarographique, chaque 0,5 s, entre la 5ième et la 15ième minute d'expérience et sont stockées en mémoire. La consommation ou la production d'oxygène est la pente de la droite de régression entre ces valeurs et le temps. Le matériel végétal est ensuite séché (48 h à 90°C) et pesé. Ce type d'expérience est réalisé sur 5 réplicats de feuilles et d'organes souterrains.

Ces expériences ont été réalisées en février 1996, à trois températures caractéristiques des conditions hivernales et automnales : 5, 10 et 15°C. Les plantes étaient acclimatées à la température d'expérience pendant la nuit précédant celle-ci. Au cours du mois de juin 1996, des températures égales et plus élevées seront testées.

Comparaison de l'éclairement utilisé pour ces expériences et de l'éclairement mesuré sur le terrain

La source lumineuse utilisée dans la cellule de mesure de photosynthèse est une diode. Par rapport aux éclairages classiques, les diodes présentent l'avantage de ne pas produire de chaleur et de conserver la même qualité de lumière à tous les niveaux d'éclairement. Cette diode émet dans les longueurs d'onde proches du rouge (autour de 650 nm), correspondant aux longueurs d'onde les plus efficaces pour la photosynthèse. Dès lors, on pourrait craindre que la réponse mesurée au cours de nos expériences pour un éclairement donné soit surestimée

par rapport à la réponse *in situ* des végétaux soumis à la même intensité de lumière de longueur d'onde comprise entre 400 et 700 nm. Mais en fait, dans l'eau, les différentes longueurs d'onde de la lumière ne sont pas uniformément transmises et cette transmission différentielle des différentes longueurs d'onde dépend de la composition de cette eau. D'après Kirk (1983), l'eau pure absorbe principalement (mais faiblement) dans les longueurs d'onde élevées du PAR (600 à 700 nm : zone du rouge), tandis que les substances solubles (notamment acides humiques) ainsi que les particules contenues dans l'eau absorbent surtout (et de façon plus importante) les faibles longueurs d'onde (entre 400 et 500 nm : zone du bleu). Ainsi, dans une eau chargée en acides humiques et en matériel particulaire, l'essentiel de la lumière transmise sous 1 m de la surface présente une longueur d'onde comprise entre 600 et 700 nm, comme cela a été démontré dans les eaux de lacs australiens (Bowling et al., 1986; Kirk et al., 1986). A priori, on peut penser que tel est également le cas dans l'étang du Vaccarès, quoique ce fait doit être vérifié à l'aide d'un spectroradiomètre (mesure des intensités lumineuses aux différentes longueurs d'onde). On pourrait alors estimer qu'une source de lumière rouge est assez bien adaptée pour étudier la photosynthèse des végétaux qui se développent dans l'étang.

Dans la cellule, l'éclairement est mesuré à l'aide d'un capteur plan LI-190SA. Pour une même source d'intensité lumineuse, ce type de capteur mesure un éclairement plus faible qu'un capteur sphérique. Des mesures réalisées avec les deux types de capteurs (G. Levavasseur, com. pers.) ont permis d'établir que, pour une même source d'éclairage, le capteur sphérique LI-193SA mesure 3 fois plus de lumière que le capteur plan LI-190S.

Calculs

Les courbes de photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse permettent de calculer un certain nombre de paramètres caractéristiques du matériel végétal étudié:

- la production maximale à éclairage saturant (P_m),
- l'intensité lumineuse au point de compensation, niveau pour lequel la photosynthèse nette est nulle (I_c),
- l'intensité lumineuse saturante, niveau à partir duquel la photosynthèse ne s'accroît plus linéairement en fonction de l'augmentation de l'éclairage (I_{sat} ou I_k)

Les travaux de Talling (1957) ont permis de fixer les règles du calcul de I_c et de I_k , ces paramètres étant définis comme l'intersection de la droite initiale de la réponse photosynthétique avec l'axe des abscisses (I_{comp}) d'une part, et avec une parallèle à cet axe passant par la plus forte valeur de photosynthèse (I_k). Cette méthode est encore utilisée à l'heure actuelle (Masini et al., 1995). Toutefois, il n'est pas toujours facile d'apprécier la limite entre les parties linéaires et non linéaires de la courbe. L'interprétation de cette limite, relativement subjective, entraîne des variations dans les paramètres mesurés. Pour cette raison, de nombreux auteurs utilisent des modèles permettant de décrire la fonction qui relie la production et l'intensité lumineuse et ajustent leurs données à ces équations. Les trois principaux modèles utilisés à cet effet sont les suivants :

$$- P = P_m \tanh(I/I_k) \text{ (Jassby et Platt, 1976) } \quad GP$$

$$- P = P_m [1 - \exp(-I/I_k)] \text{ (Webb et al., 1974) } \quad GP$$

$$- P = P_m * (I - I_c) / I_{sat} + (I - I_c) \text{ (Edwards et Walker, 1983) } \quad NP$$

avec : P = Photosynthèse mesurée et I = éclairage reçu.

A l'instar de Perez et Romero (1992), nous avons opté pour le troisième type de modèle, dans la mesure où nos données s'ajustent très bien à cette équation.

Les résultats obtenus au cours de nos expériences sont exprimées en quantité d'oxygène dégagé par masse de matériel végétal et par unité de temps. Pour les convertir en quantité de carbone fixé, il faut les transformer en utilisant le **quotient photosynthétique**, correspondant au rapport entre le nombre de moles d'oxygène dégagé et le nombre de moles de carbone fixé. Certains auteurs considèrent que ce rapport est égal à 1 (Littler et al., 1979). Toutefois, on estime généralement que le quotient photosynthétique est légèrement supérieur à cette valeur

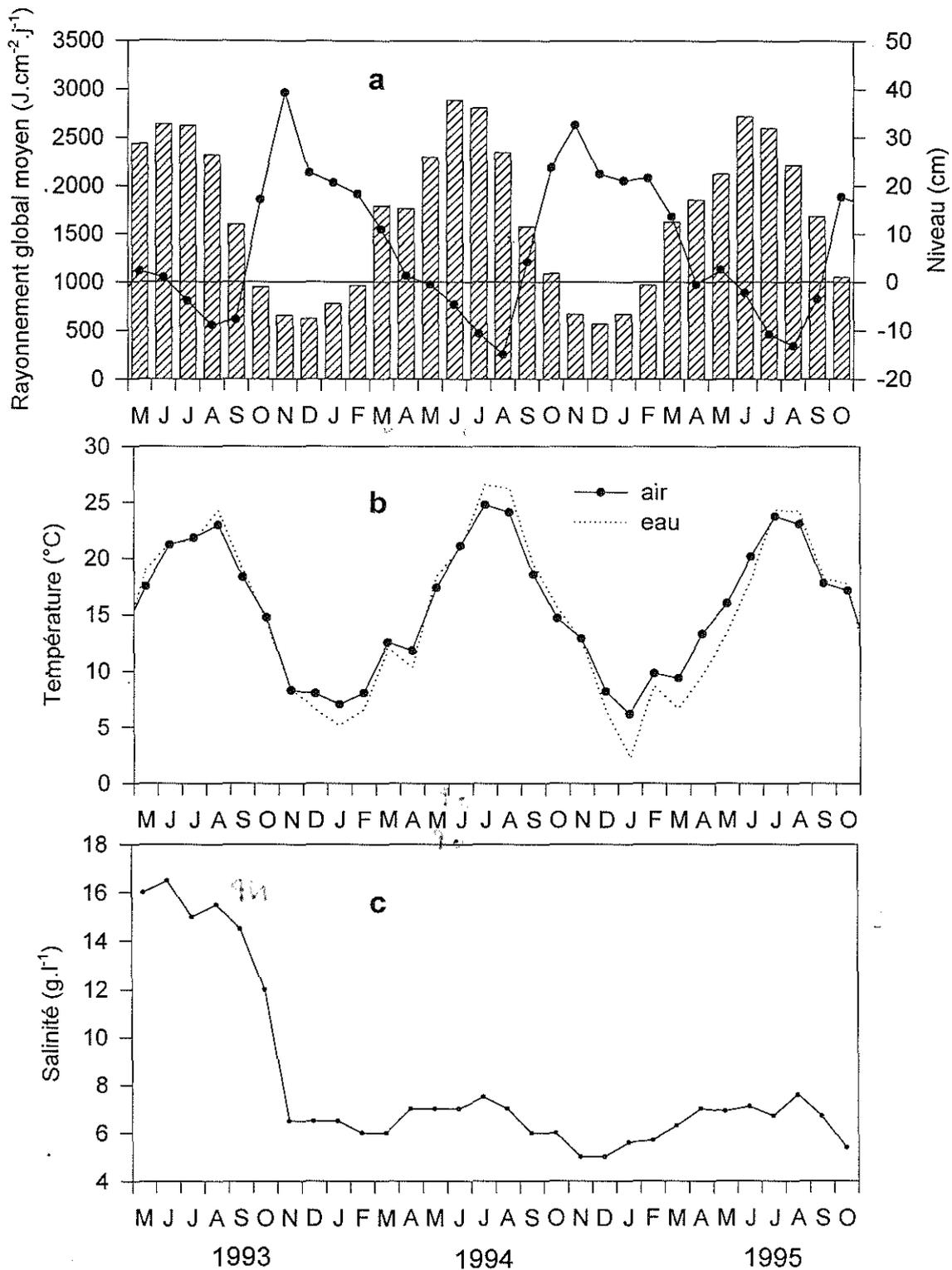


Figure 4 : Evolution mensuelle du rayonnement solaire global (a), du niveau de l'étang (a), de la température de l'air (b), de la température calculée de l'eau (b) et de la salinité (c) entre 1993 et 1995.

(compris entre 1,1 et 1,2, d'après Kirk, 1983). Dans le cas de *Cymodocea nodosa*, Pérez et Romero (1992) utilisent un quotient égal à 1,06, tandis que Hootmans (1994) pour *Potamogeton pectinatus* et Vermaat et Verhagen (1996) pour *Zostera noltii* utilisent une valeur de 1,15. Nous avons décidé d'utiliser un quotient photosynthétique égal à 1,1, valeur moyenne entre ces différents travaux.

3. Résultats et discussion

3.1. Paramètres physico-chimiques (Figurés 4a, b et c et 5 a, b et c)

3.1.1. Rayonnement, température, salinité et niveau d'eau

Pendant les trois années d'observation, le rayonnement solaire est maximal en juin-juillet et minimal en novembre-décembre, ce paramètre évoluant environ d'un facteur 5 au cours de l'année. Les niveaux d'eau de l'étang présentent une évolution inverse et l'amplitude saisonnière de ces fluctuations est comprise, selon les années, entre 40 et 50 cm. La variabilité de la hauteur d'eau accentue donc l'effet des fluctuations saisonnières de l'éclairement solaire sur la quantité de lumière parvenant au fond de l'étang.

Le rayonnement global moyen a été peu différent au cours des trois années pendant la période de développement des herbiers. Par contre, si l'évolution du niveau d'eau a été similaire en 1994 et 1995, l'année 1993 est marquée par un niveau plus faible en début de saison et plus élevé pendant l'été.

Comme nous l'avons déjà souligné dans l'introduction de ce rapport, la salinité a fortement diminué durant l'automne de 1993, passant rapidement d'environ 16 g/l à 6 g/l. Au cours des années suivantes, la salinité évolue entre des maxima estivaux (7 g/l) et des minima hivernaux (5 g/l). Il faut rappeler ici que la salinité influe sur la turbidité des eaux notamment par le biais de la présence des ions Ca^{++} , beaucoup plus concentrés dans l'eau de mer (environ 40 fois plus, selon Day et al., 1989) que dans l'eau douce. Ces cations favorisent la floculation des particules fines (portant des charges électro-négatives) et, de ce fait, activent la sédimentation et limitent la remise en suspension de ces particules. Il est donc probable que la diminution récente de la salinité dans le Vaccarès a eu pour conséquence d'augmenter le niveau de turbidité de ses eaux. Par ailleurs, on peut imaginer que les crues du Rhône ont eu également pour effet d'apporter dans le Vaccarès des quantités importantes de matières en suspension, phénomène participant également à l'augmentation de la turbidité globale dans l'étang.

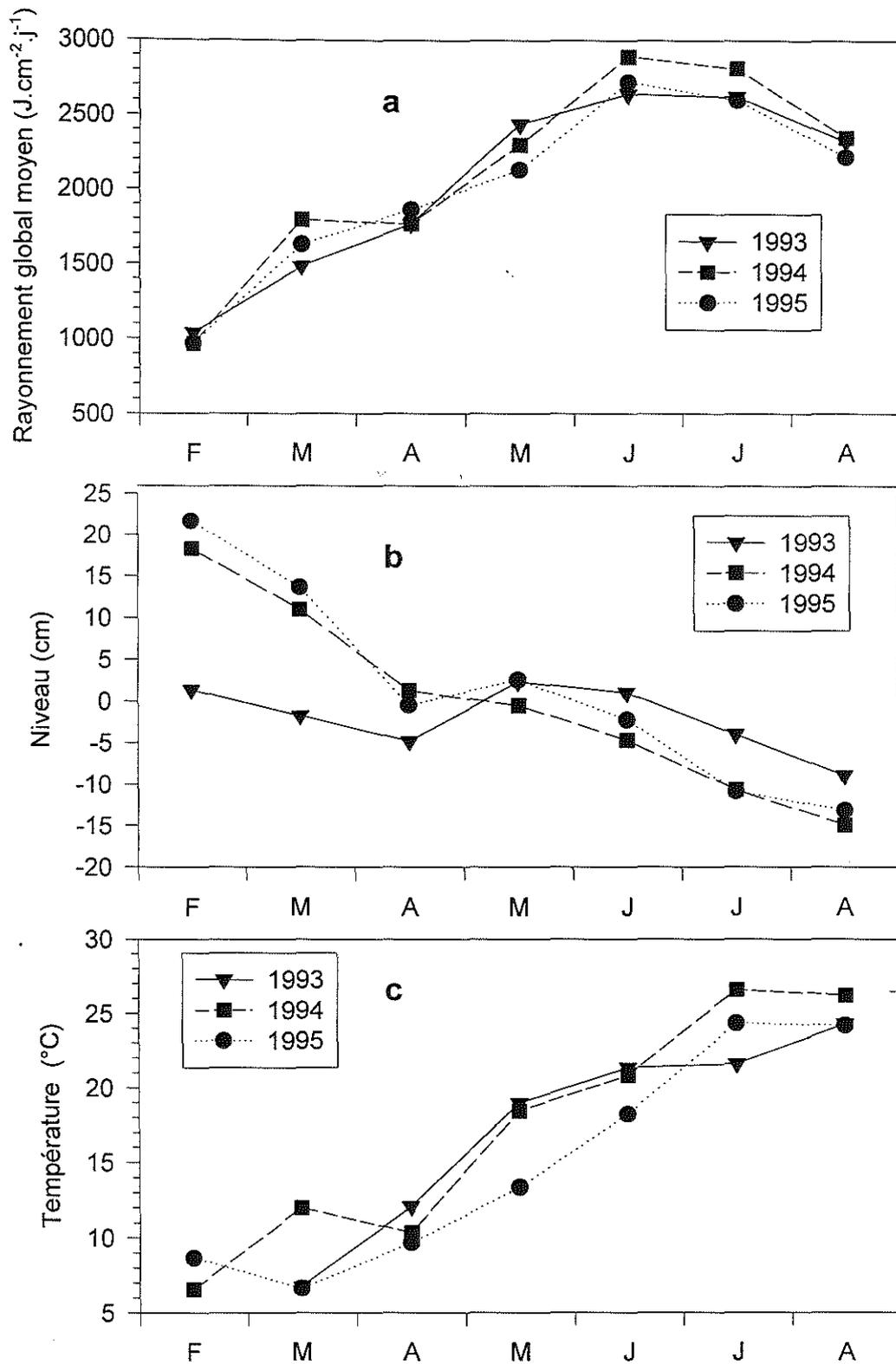


Figure 5 : Comparaison du rayonnement solaire global (a), du niveau d'eau de l'étang (b) et de la température de l'eau (c) entre les mois de février et d'août 1993, 1994 et 1995.

L'évolution saisonnière de la température de l'air et de l'eau sont légèrement décalées dans le temps par rapport aux fluctuations de l'éclairement (Figure 4). En moyenne mensuelle, la température de l'eau varie de 3 à 25°C environ. Si l'on considère les données journalières (Figure 6), il apparaît d'une part que les températures peuvent atteindre des valeurs plus extrêmes (2 à 28°C) et d'autre part que la température de l'eau de l'étang présente des variations rapides et parfois très importantes. Au cours des trois années d'observations, les températures ont été relativement similaires au cours de certains mois (février, avril et août). Par contre, des écarts entre années relativement importants (5 à 6°C) ont été observés au cours de certains mois (mars et mai notamment). Globalement, 1994 est l'année où la température a été la plus élevée.

3.1.2. Vent et rapport vent - turbidité (Figures A à J, Annexe 1)

Dans les étangs littoraux peu profonds et exempts de marées, la remise en suspension des sédiments fins dans la masse d'eau est exclusivement conditionnée par les vents qui s'y appliquent. La turbidité qui en résulte limite la pénétration de la lumière dans la masse d'eau. Les vents, en générant des courants et des vagues, induisent des tensions de fonds dont l'intensité est variable en fonction de leur vitesse et de leur direction. La modélisation numérique de ces phénomènes a été entreprise au cours de l'année 1995 par l'équipe de Bertrand Millet (COM) (Weller et Durel, 1995). Ces résultats demandent à être confrontés avec les observations de terrain, afin de valider et d'affiner ce modèle physique et de décrire le régime de la pénétration lumineuse dans les eaux du Vaccarès. Pour cette raison, l'effet du vent sur la remise en suspension des sédiments est étudié depuis 1994 en confrontant les données météo (direction et de vitesse du vent par tranche de 30 mn) et les mesures de turbidité de l'eau. Par ailleurs, nous avons tenté d'introduire dans la relation vent-turbidité les valeurs de fetch (distance parcourue par le vent entre le bord de l'étang et la station 2), paramètre variant selon la direction du vent.

L'analyse des résultats est en cours. Pour l'instant, on peut résumer de la sorte les observations recueillies.

- Les eaux du Vaccarès présentent une turbidité élevée. Les teneurs minimales en matières en suspension se situent entre 15 et 20 mg/l. A titre d'exemple, cette concentration correspond aux valeurs maximales mesurées dans le Bassin d'Arcachon, lagune atlantique où se développent d'importantes populations de *Zostera noltii* intertidales (Auby et al., 1994). Les maxima (environ 800 mg/l) ont été mesurées en période hivernale lors de coups de vent de

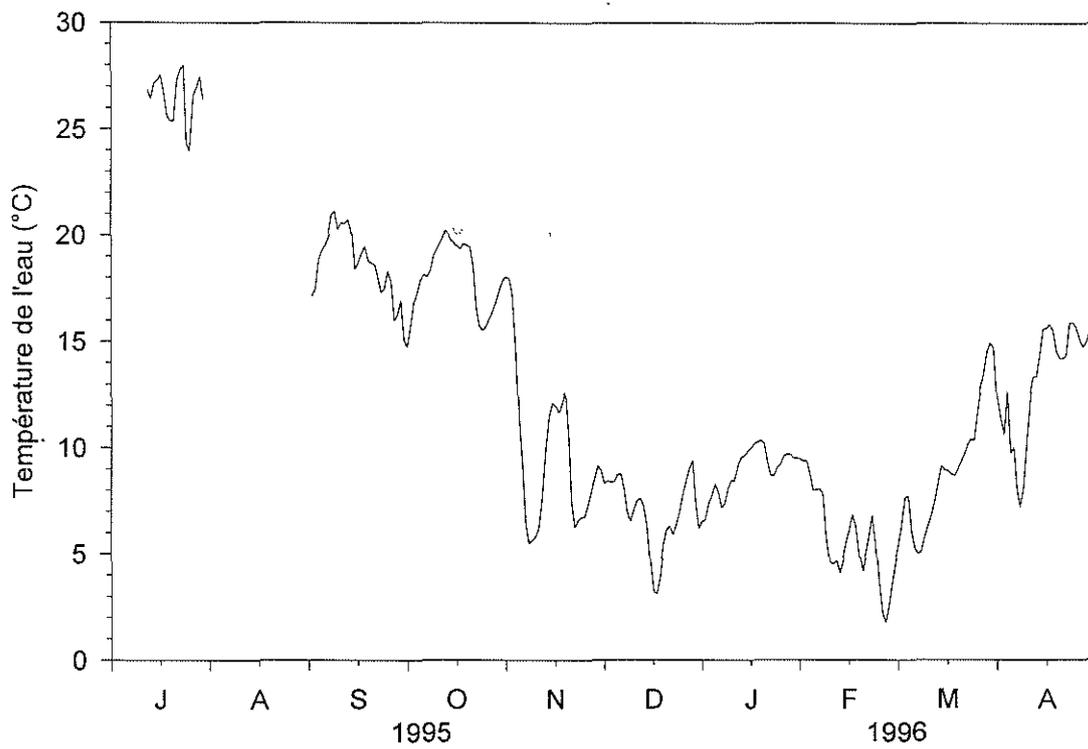


Figure 6 : Evolution de la moyenne journalière de la température de l'eau mesurée à la station 2.

secteur nord atteignant 16 m/s (Figure G). De telles pointes de vitesse ne sont pas rares sur l'étang du Vaccarès, y-compris pendant la période de croissance des herbiers (Figure B).

- A la station 2, le seuil de vitesse du vent à partir duquel les particules fines sont remises en suspension se situe à 6 m/s pour la période comprise entre décembre 1995 et avril 1996, (Figures E à H). Par contre, en juillet 1995, à cette même station, des vents de vitesse égale à 11 m/s ne génèrent pas d'augmentation de la turbidité (Figure D). En juillet de l'année précédente, il en est de même dans les stations 1 et 2 (Figure I). Les fluctuations saisonnières de la densité des herbiers (minimales entre la fin de l'hiver et le printemps et maximales en été et au début de l'automne, cf chapitre 3.2.2.5.) influent donc de façon importante sur la remise en suspension des particules. Cette influence des herbiers détermine non seulement des différences temporelles dans la réactivité des particules à l'effet du vent, mais également des différences spatiales en relation avec la distribution des herbiers. En effet, à la station 3 en juillet 1994, l'herbier a presque totalement disparu et la turbidité s'élève à partir du seuil de vitesse précédemment défini (6 m/s) (Figure I).

Hormis cet effet direct des herbiers sur la turbidité de l'eau qui les baigne, il semble que la quasi-disparition de la végétation à la station 3 influe également sur la turbidité mesurée au niveau de la station 2 dans certaines circonstances de direction de vent. En effet, si l'on compare les figures I et J, sachant qu'à ces deux périodes les herbiers des stations 1 et 2 présentent des densités similaires entre eux, on constate que la turbidité est plus élevée à la station 2 qu'à la 1 lorsque le vent est de secteur ouest (Figure J), alors que les 2 stations présentent des turbidités comparables lors d'un coup de vent du nord (Figure I). Dès lors, il est possible que s'exerce un transport des particules entre les stations 3 et 2 lorsque la direction du vent est favorable.

- La relation unissant la vitesse du vent et le taux de remise en suspension des particules fines varie en fonction de la direction du vent. Cette variation n'est pas directement explicable par l'effet du fetch. En effet, un vent de secteur nord (fetch moyen, de 4000 m au maximum) est plus efficace qu'un vent de secteur ouest (fetch long, de 11000 m au maximum) (Figure F et G). Par contre, il semble que les vents de secteur est (fetch très court, de 500 m au maximum) soient assez peu efficaces. Sur la station de mesure, d'autres facteurs doivent être pris en compte pour expliquer cette relation, notamment la profondeur sur le trajet du vent.

- A la suite de coups de vent susceptibles de remettre le sédiment en suspension, si le seuil de vitesse n'est pas dépassé à nouveau dans les jours suivants, la redéposition des particules s'effectue en deux temps. La turbidité redescend environ à 100 mg/l en même temps

Mois / Année	Nombre de jours de vent : de vitesse maximale > 6 m.s ⁻¹ de direction comprise entre SW et NNE		
	1993	1994	1995
Février	17	10	16
Mars	16	12	20
Avril	13	15	16
Mai	5	5	9
Juin	12	11	21
Juillet	17	7	15
Août	12	6	19
TOTAL	92	66	116

Tableau 2 : Caractéristiques des vents entre les mois de février et d'août des années 1993, 1994 et 1995.

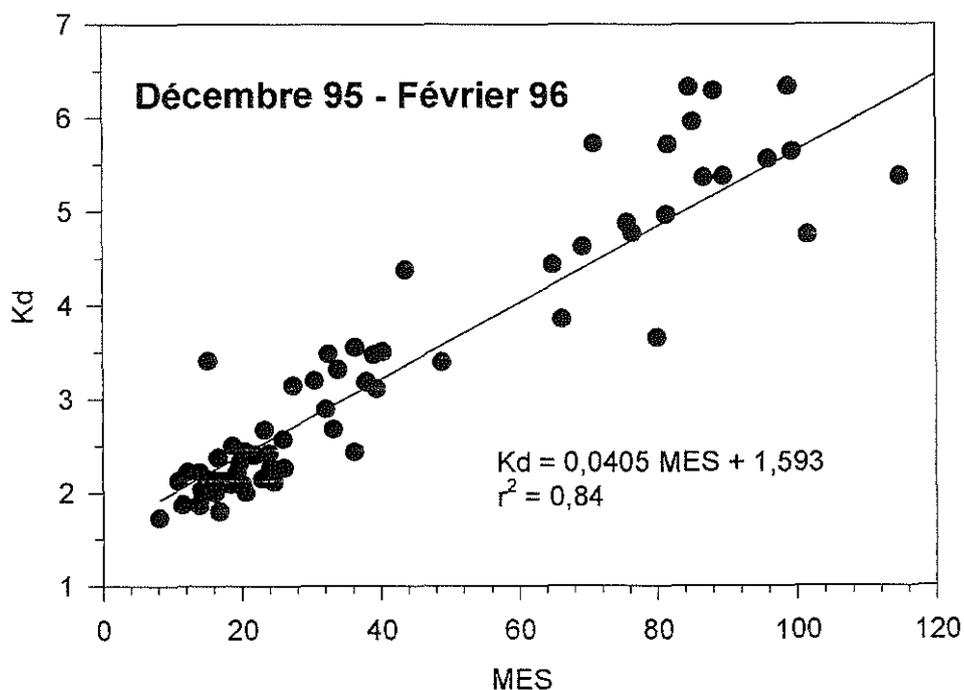


Figure 7 : Relation entre la teneur en matières en suspension (MES) et le coefficient d'atténuation lumineuse (Kd) (données de décembre 1995 à février 1996).

que la vitesse du vent diminue entre son maximum et le seuil de 6 m/s (particules lourdes). La redéposition des particules plus légères est plus lente. Un à deux jours sont nécessaires pour que la turbidité diminue jusqu'à ses valeurs minimales (Figure G).

L'ensemble de ces remarques donnent une idée de la complexité de la modélisation des phénomènes de mise en suspension des particules dans l'étang, dépendant à la fois de facteurs physiques (vitesse et direction du vent, profondeur, distribution des particules fines dans le fond de l'étang, vitesse de sédimentation des différentes classes de particules) et biotiques (état des herbiers sur une station et dans son voisinage). A cet égard, des informations utiles devraient être apportées par les cartographies d'herbier et de sédiment de surface entreprises en juin 1996.

Quoiqu'un certain nombre d'étapes restent à accomplir pour expliquer le phénomène, il se dégage de ces observations quelques certitudes qui peuvent nous aider à interpréter les résultats observés sur les populations végétales entre 1993 et 1995.

1. Le seuil de vitesse de 6 m/s déclenchant la mise en suspension des particules est relativement constant dans le temps hors de la période de développement maximal de l'herbier (été) dans les stations 1 et 2, et pendant toute l'année à la station 3.

2. Pour une vitesse de vent donnée, certaines directions sont plus efficaces que d'autres sur la remise en suspension des particules fines. Il semble que ces vents 'efficaces' se situent surtout entre les directions sud-ouest et nord-nord-est.

3. Lorsque les herbiers sont bien développés (été), l'effet du vent sur la remise en suspension des sédiments est plus sensible à la station 3 que sur les deux autres stations. Pendant ces périodes, la turbidité mesurée à la station 2 ne peut être extrapolée à la station 3.

A partir de ces deux premières observations, on peut établir des critères de choix pour tenter de caractériser le régime de vent et de turbidité des trois années d'observation (Tableau 2).

Selon ces critères, l'année 1994 serait celle où la remise en suspension aurait été la moins favorisée pendant la période de croissance des herbiers, au moins en février-mars et en juillet-août. Par ailleurs, 1995 aurait été légèrement plus favorable à la mise en suspension des particules que 1993.

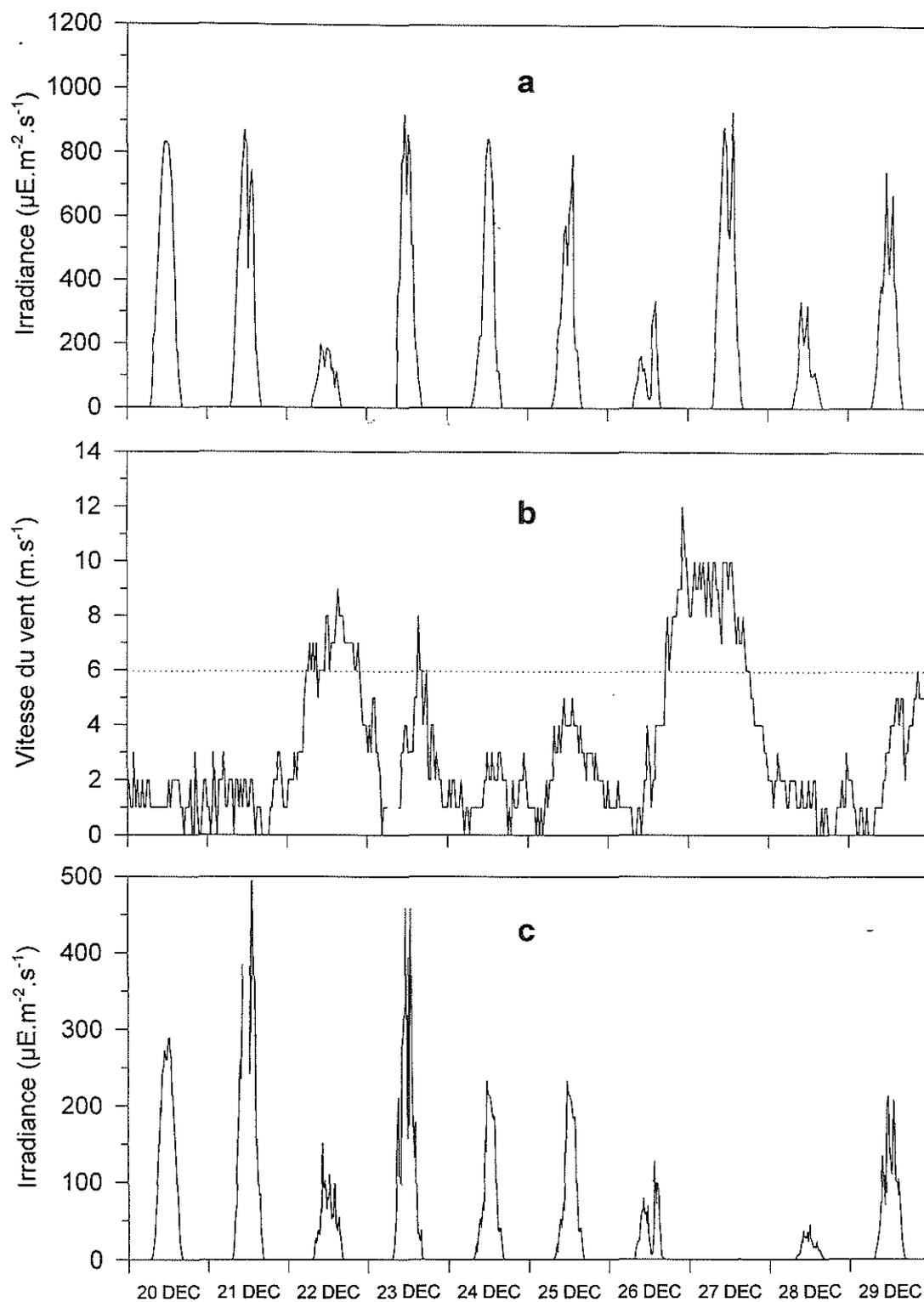


Figure 8 : Variations journalières de l'irradiance atteignant la surface de l'eau (a), de la vitesse du vent (b) et de l'irradiance mesurée à 81 cm du fond à la station 2 (c).

3.1.3. Eclairage subaquatique - Rapport turbidité - atténuation lumineuse

Le niveau d'irradiance mesuré dans l'eau dépend à la fois de l'insolation s'appliquant à sa surface (variable selon la saison et les conditions météorologiques), de la réflectance sur cette surface (variable selon la latitude, la saison et la hauteur des vagues) et de sa transmission dans l'élément liquide. Cette transmission est elle-même dépendante de la turbidité de l'eau, comme l'indique la relation significative entre l'atténuation lumineuse (K_d) et de la teneur en MES que nos mesures ont permis d'établir (Figure 7).

En raison de la turbidité importante de ses eaux, les valeurs d'atténuation lumineuse mesurées dans le Vaccarès sont élevées. A la station 2, entre décembre 1995 et mai 1996, cet indice a varié entre 1,5 et 7 m^{-1} . Cette gamme de valeurs est du même ordre que celle que mesure Coljin (1982) dans la partie amont de l'estuaire néerlandais du Ems-Dollard. Elle est beaucoup plus élevée, par exemple, que les valeurs observées dans les différentes zones du delta sud-ouest des Pays-Bas (Van Lent et Verschuure, 1994) où se développent des populations de *Zostera marina* (Lac Grevelingen : 0,2-1,8; Veerse Meer : 0,7-2,5). D'une façon générale, les K_d moyens mesurés dans les zones où se développent les phanérogames marines sont compris entre 0,05 et 2 m^{-1} (Duarte, 1991). L'éclairage parvenant aux herbiers du Vaccarès peut donc être considéré comme très faible par rapport aux conditions auxquelles sont généralement soumises les zostères. De plus, à la différence des stations de l'Atlantique, *Z. noltii* ne peut bénéficier dans le Vaccarès de phases d'émersion pendant lesquelles les plantes profitent de l'intégralité des radiations lumineuses solaires.

La fréquence des coups de vent susceptibles de remettre les particules en suspension étant importante, et la redéposition des plus lourdes de ces particules très rapide, l'irradiance parvenant aux herbiers de la zone est de l'étang est extrêmement variable, non seulement au cours de l'année (fluctuations saisonnières de l'insolation), mais également sur une échelle de temps beaucoup plus limitée (Figure 8). Dans ces circonstances, il est justifié de mesurer en continu le coefficient d'atténuation lumineuse, et de ne pas se contenter, comme c'est possible dans certains sites, de mesures hebdomadaires ou mensuelles de cet indice.

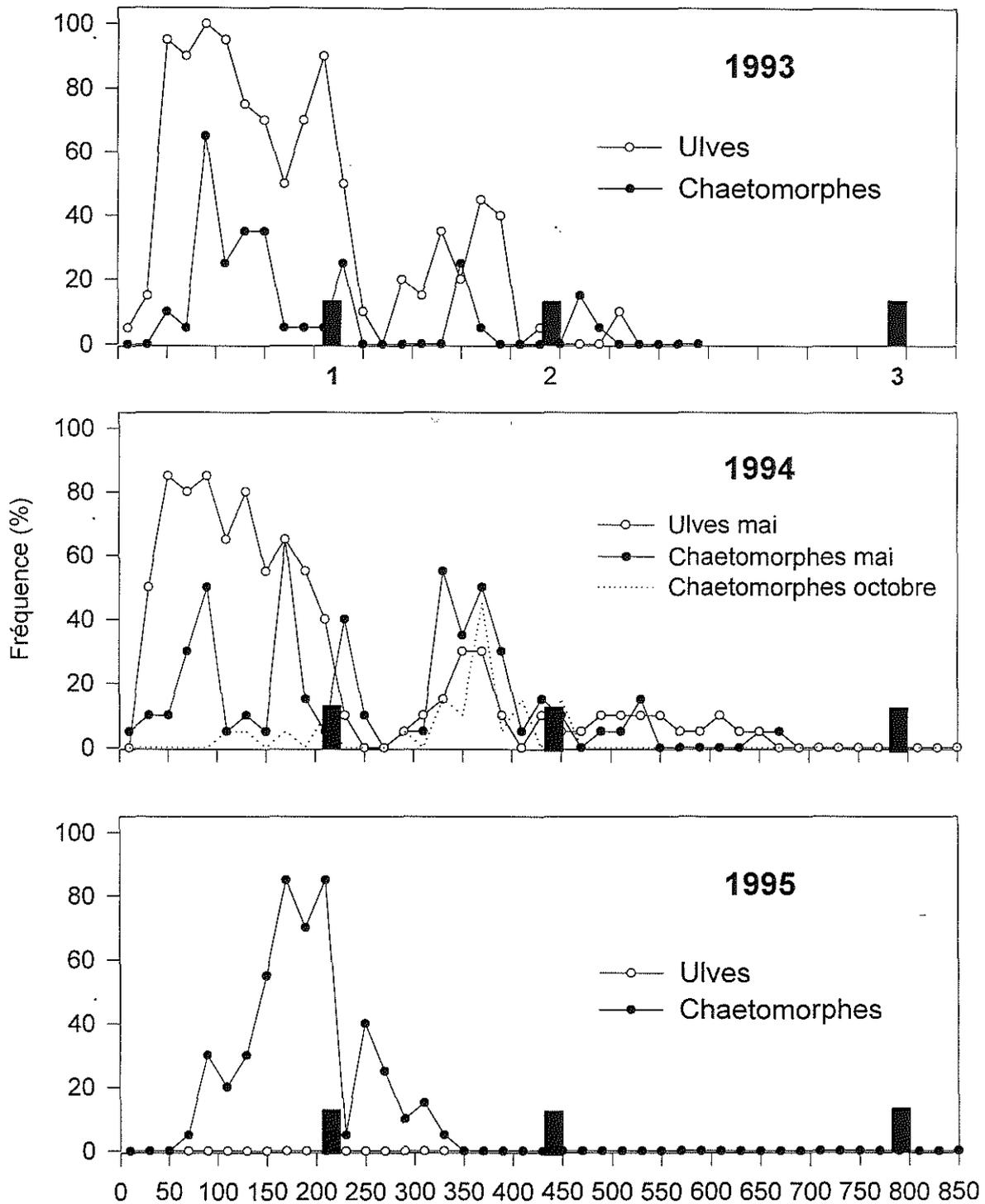


Figure 9 : Fréquence des chaetomorphes et des ulves dans les observations sur le transect. La localisation des trois stations échantillonnées par ailleurs est figurée par des rectangles noirs.

3.2. Populations végétales

3.2.1. Macroalgues (Figures 9, 10 et 11)

Il n'existe pas de recensement exhaustif des espèces macroalgales de l'étang du Vaccarès. Toutefois, les observations réalisées au cours de ces dernières années ont permis d'y distinguer un certain nombre de taxons parmi lesquels des Charophytes (*Chara aspera* et *Lamprothamnium papulosum*), dont les populations sont localement bien développées, et d'autres Chlorophycées (une ou des espèces d'*Enteromorpha*, *Chaetomorpha linum*, *Ulva* sp. (sans doute *lactuca* ou *rigida*¹)).

Dans la zone est de l'étang, nous n'avons observé pour l'instant que ces deux derniers genres.

Les **chaetomorphes** sont apparues sur le transect en 1990. En automne de cette année-là, d'après les observations de la RNC, ces algues étaient réparties à peu près également sur l'ensemble du transect. En 1991 et 1992, les chaetomorphes étaient fréquentes surtout autour de la zone centrale du transect. En 1993 et 1994, elles n'apparaissaient plus que sur les premiers 500 m de la ligne, avec un maximum de fréquence dans la zone la moins profonde. En 1995, elles avaient encore régressé dans les zones les plus profondes, disparaissant à partir de 300 m du bord.

Les observations réalisées dans les trois stations indiquent la même tendance à la régression progressive de la fréquence des chaetomorphes dans les zones profondes (Figure 10). D'autre part, on peut remarquer que cette espèce ne présente jamais de fortes biomasses au niveau de la station 3, tandis que dans les deux autres points, les chaetomorphes constituent parfois des tapis relativement importants, atteignant de 80 à 90 g PS.m⁻² en moyenne (Figure 11) et jusqu'à 1900 g PS.m⁻² dans certains échantillons.

Les **ulves** sont observées depuis 1991 sur le transect, dont elles colonisaient alors principalement les 400 premiers mètres. Leur fréquence a augmenté en 1993 (les observations de la RNC ont été réalisées en septembre, période du pic de biomasse), phénomène persistant en 1994 (prélèvements réalisés en mai, avant le pic de biomasse). Au cours de cette dernière année, les ulves étaient également présentes dans les zones les plus profondes de la ligne. Par contre, en 1995, les ulves avaient fortement régressé et n'étaient plus observées que très sporadiquement dans la région proche du bord de l'étang.

¹ Ces deux espèces sont présentes dans les lagunes méditerranéennes. Elles se distinguent par la position des chloroplastes dans la cellule et le nombre de pyrénoides par plaste. En l'absence de matériel pendant la période hivernale, il nous a été, pour l'instant, impossible de déterminer quelle espèce d'ulve colonise le Vaccarès.

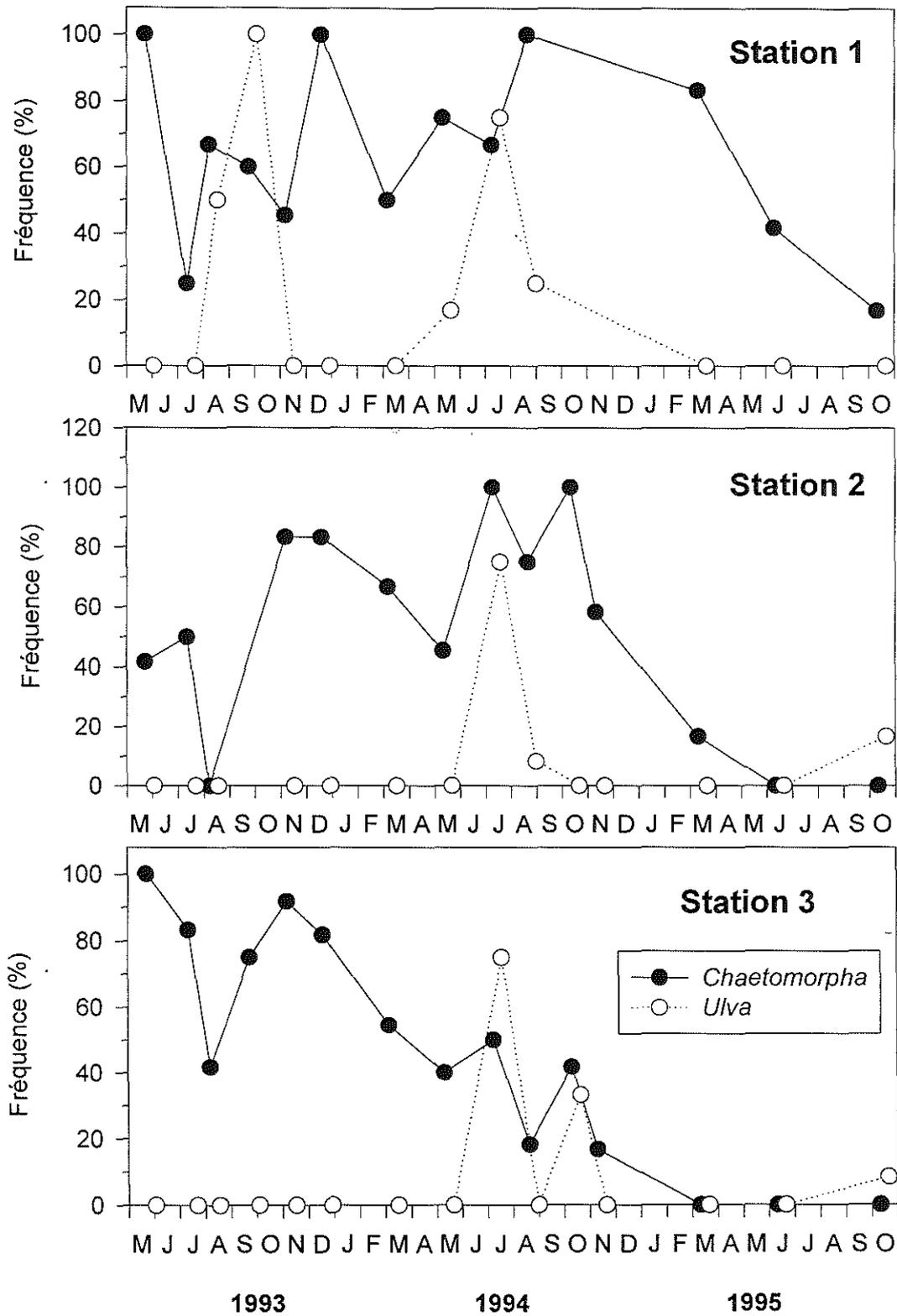


Figure 10 : Evolution saisonnière de la fréquence des ulves et des chaetomorphes entre 1993 et 1995.

3.2. Populations végétales

3.2.1. Macroalgues (Figures 9, 10 et 11)

Il n'existe pas de recensement exhaustif des espèces macroalgales de l'étang du Vaccarès. Toutefois, les observations réalisées au cours de ces dernières années ont permis d'y distinguer un certain nombre de taxons parmi lesquels des Charophytes (*Chara aspera* et *Lamprothamnium papulosum*), dont les populations sont localement bien développées, et d'autres Chlorophycées (une ou des espèces d'*Enteromorpha*, *Chaetomorpha linum*, *Ulva* sp. (sans doute *lactuca* ou *rigida*¹)).

Dans la zone est de l'étang, nous n'avons observé pour l'instant que ces deux derniers genres.

Les **chaetomorphes** sont apparues sur le transect en 1990. En automne de cette année-là, d'après les observations de la RNC, ces algues étaient réparties à peu près également sur l'ensemble du transect. En 1991 et 1992, les chaetomorphes étaient fréquentes surtout autour de la zone centrale du transect. En 1993 et 1994, elles n'apparaissaient plus que sur les premiers 500 m de la ligne, avec un maximum de fréquence dans la zone la moins profonde. En 1995, elles avaient encore régressé dans les zones les plus profondes, disparaissant à partir de 300 m du bord.

Les observations réalisées dans les trois stations indiquent la même tendance à la régression progressive de la fréquence des chaetomorphes dans les zones profondes (Figure 10). D'autre part, on peut remarquer que cette espèce ne présente jamais de fortes biomasses au niveau de la station 3, tandis que dans les deux autres points, les chaetomorphes constituent parfois des tapis relativement importants, atteignant de 80 à 90 g PS.m⁻² en moyenne (Figure 11) et jusqu'à 1900 g PS.m⁻² dans certains échantillons.

Les **ulves** sont observées depuis 1991 sur le transect, dont elles colonisaient alors principalement les 400 premiers mètres. Leur fréquence a augmenté en 1993 (les observations de la RNC ont été réalisées en septembre, période du pic de biomasse), phénomène persistant en 1994 (prélèvements réalisés en mai, avant le pic de biomasse). Au cours de cette dernière année, les ulves étaient également présentes dans les zones les plus profondes de la ligne. Par contre, en 1995, les ulves avaient fortement régressé et n'étaient plus observées que très sporadiquement dans la région proche du bord de l'étang.

¹ Ces deux espèces sont présentes dans les lagunes méditerranéennes. Elles se distinguent par la position des chloroplastes dans la cellule et le nombre de pyrénoides par plaste. En l'absence de matériel pendant la période hivernale, il nous a été, pour l'instant, impossible de déterminer quelle espèce d'ulve colonise le Vaccarès.

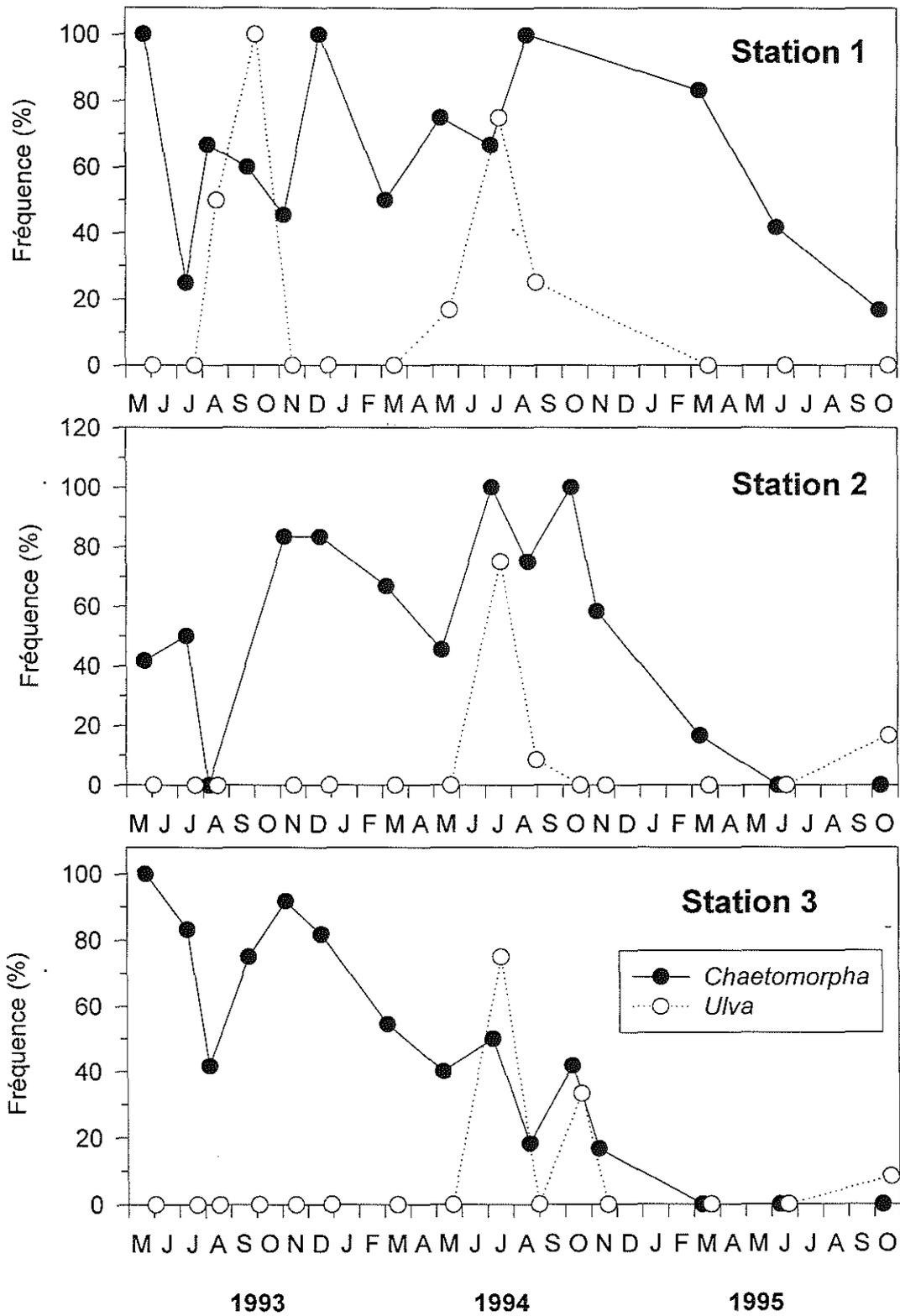


Figure 10 : Evolution saisonnière de la fréquence des ulves et des chaetomorpha entre 1993 et 1995.

Les observations réalisées sur les trois stations coïncident avec cette évolution. En 1993, on observe un fort développement automnal des ulves à la station 1, mais, au niveau des trois points, c'est en 1994 que l'on mesure les plus fortes biomasses pour cette espèce (Figure 11). Dans les stations 2 et 3, les fréquences sont également maximales au cours de cette année (Figure 10).

L'évolution temporelle de ces populations de macrophytes peut être expliquée par différents facteurs, notamment par la diminution de la salinité.

Bien qu'il n'existe, à notre connaissance, aucune étude écophysiological concernant les effets de la salinité sur *Chaetomorpha linum*, un certain nombre d'observations indique que cette espèce supporte mal les dessalures importantes et permanentes. Par exemple, dans l'étang de Berre, Riouall (1977) signale l'absence de cette espèce dans la zone dessalée (salinité sans doute proche de 0 g/l) située au voisinage de l'usine thermoélectrique, tandis qu'elle colonise l'ensemble des rives situées hors de cette région (salinité variant saisonnièrement entre 9 et 18 g/l). De même, dans les réservoirs à poissons de la région d'Arcachon, les chaetomorphes sont absentes des marais dont la salinité est en permanence inférieure à 5 g/l (P.J. Labourg, comm. pers.).

Les ulves, en fonction de l'espèce dont il s'agit, sont moins (*U. lactuca*) ou également (*U. rigida*) sensibles aux faibles salinités. En effet, dans les estuaires islandais, Munda (1978) a observé *Ulva lactuca* dans des zones présentant une salinité proche de 2 g/l. Par contre, d'après Lavery (1989), *Ulva rigida* est affectée par les épisodes de dessalure hivernale de l'estuaire de Peel-Harvey. Lorsque les deux espèces sont présentes dans une même lagune, comme c'était le cas dans l'étang de Verre en 1975 (Riouall, 1977), la salinité influe sur le degré de dominance de l'une ou l'autre des deux taxons : dans cet étang peu salé, *U. lactuca* domine le peuplement.

En plus d'un éventuel effet négatif des faibles salinités sur le développement de ces deux algues, les variations interannuelles de l'éclairement sub aquatique peuvent être mises en cause pour expliquer les fluctuations des populations d'algues.

Comme pour les zostères, la période de production maximale des chaetomorphes et des ulves se situe entre le printemps et l'été (conditions optimales de température et d'insolation). Nous avons déjà vu (chapitres 3.1.1. et 3.1.2.) que l'éclairement sub aquatique pendant cette période de l'année a été globalement plus important en 1994 qu'en 1993, et sans doute très limité en 1995. Ces deux espèces ne sont pas particulièrement bien adaptées à de faibles éclaircissements. En effet, les travaux de Latala (1995) ont montré que les intensités de saturation

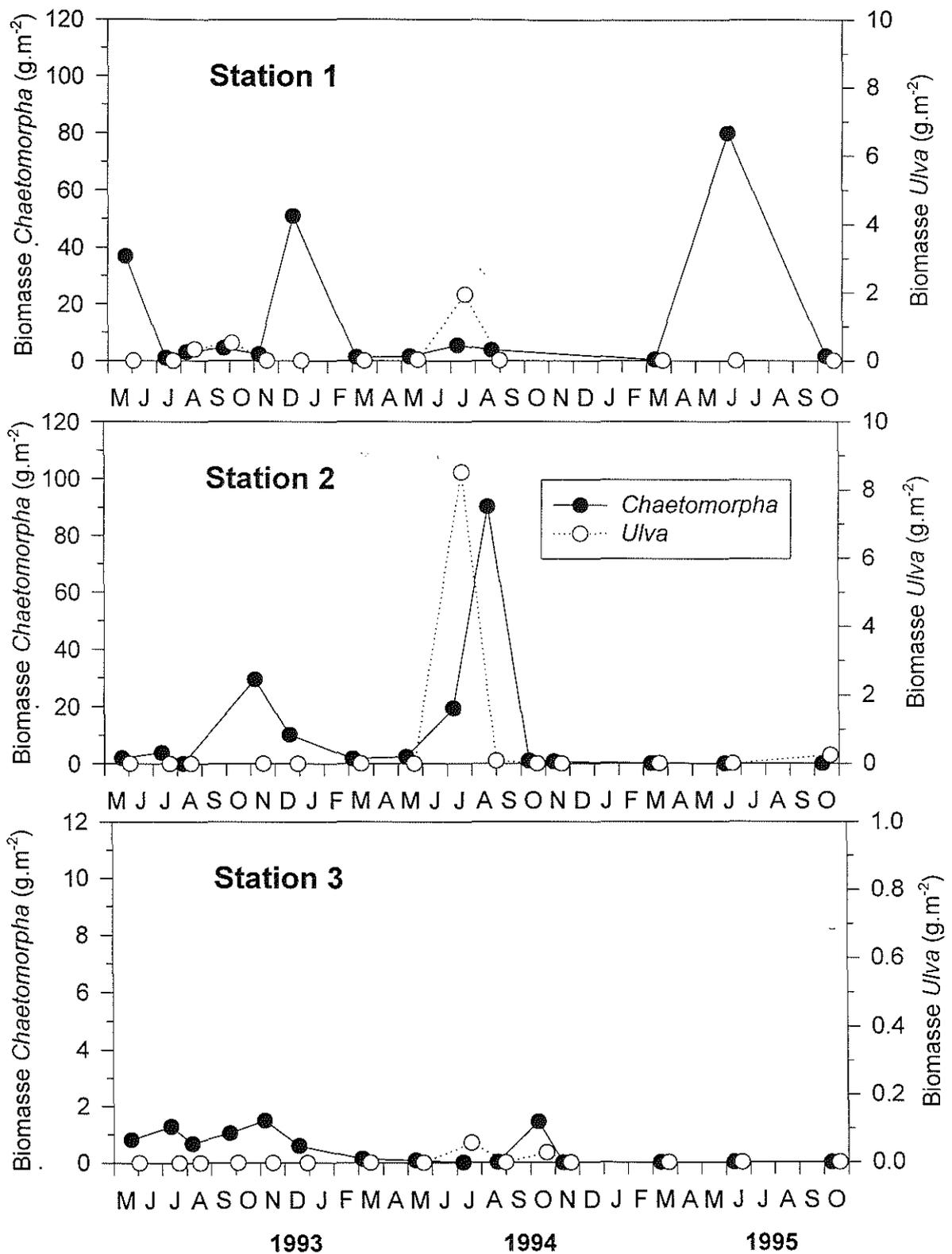


Figure 11 : Evolution saisonnière de la biomasse en poids sec des ulves et des chaetomorphes entre 1993 et 1995.

Auteur	<i>Chaetomorpha linum</i>			<i>Ulva rigida</i>		
	Ic	Ik	Pm	Ic	Ik	Pm
Arnold et Murray (1980)	9,8	81,9	3,5	9,4	50,3	6,5
Lavery et al. (1991)	10-20	150	3,2	10-20	200-300	5,1
Ramachadran et al. (1991)			3,46			
Pedersen (1995)			1,07			1,36*
Latala (1995)	4	45	1,38	5	35-40	3,29

* *Ulva lactuca*

Tableau 3 : Caractéristiques photosynthétiques des chaetomorphes et des ulves provenant de différents milieux. (Ic : intensité de compensation et Ik : intensité de saturation en $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Pm : production maximale en mg C.g PS.h^{-1})

	5°C	10°C	15°C
Ic ($\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	3,8	4,9	5,5
Ik ($\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	18,1	22,1	22,3
R (mg C.g PS.h^{-1})			
feuilles	0,34	0,51	0,71
rhizomes + racines	0,09	0,23	0,29
R feuilles / R rhizomes + racines	3,78	2,22	2,45
Pm (mg C.g PS.h^{-1})	1,26	1,81	2,33
P:R (feuilles)	3,68	3,55	3,28

Tableau 4 : Caractéristiques photosynthétiques des *Zostera noltii* de l'étang du Vaccarès (plantes récoltées en hiver) testées à trois températures (Ic : intensité de compensation et Ik : intensité de saturation en $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Pm : production maximale, R : respiration en mg C.g PS.h^{-1} ; P:R : rapport photosynthèse / respiration).

Espèce	Localisation	Capteur	T°C	Ic	Ik	Rf	Pm	P:R (feuilles)	Auteur
<i>Z. noltii</i>	Pays-Bas intertidal	4II	20°C mai juillet sept janvier	134 98 170 300	390 379 222 375	0,70 1,11 0,66 0,64	1,89 4,25 1,36 0,98	2,7 3,8 2,06 1,53	Vermaat et Verhagen (1996)
<i>Z. noltii</i>	Pays-Bas intertidal	?	20°C - sept				4		Leuschner et Rees (1993)
<i>Z. noltii</i>	Sud Espagne intertidal	?	hiver été	30 - 35 30 - 35	~ 300		3 6		Jimenez et al. (1987)
<i>Z. noltii</i>	Bassin de Thau 'subtidal'	2II	20°C - été	6	25	0,81	1,16	1,43	Latala (1995)
<i>C. nodosa</i>	Nord Espagne 'subtidal'	?	20°C 4 saisons	10 - 36	69 - 238	0,05 - 0,34	0,79 - 1,49	3,22 - 18,86	Pérez et Romero (1992)
<i>C. nodosa</i>	Sud Espagne 'subtidal'	2II	10 à 30°C 4 saisons	7 - 116	22 - 401	0,11 - 0,84	0,87 - 14,02	2,12 - 9,25	Terrados et Ros (1995)

Tableau 5 : Caractéristiques photosynthétiques des *Zostera noltii* et des *Cymodocea nodosa* provenant de différents milieux. (Ic : intensité de compensation et Ik : intensité de saturation en $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; Pm : production maximale, Rf : respiration des feuilles en $\text{mg C}\cdot\text{g PS}\cdot\text{h}^{-1}$, P:R : rapport production / respiration)

de *C. linum* et *U. rigida* sont plus élevées que celles, mesurées selon la même méthode, des deux espèces de zostères (Tableaux 3 et 4). Il est probable que les mauvaises conditions d'éclairement en 1995 aient limité le développement de ces macroalgues au cours de cette saison.

Le fait que les chaetomorphes n'aient pas présenté de développement particulièrement important au cours de cette même année peut se justifier de deux manières.

Les résultats de Latala (1995), d'Arnold et Murray (1980) et de Lavery et al. (1991) indiquent que les ulves et les chaetomorphes provenant d'un même milieu présentent des intensités de compensation similaires et des intensités de saturation supérieures pour l'une ou l'autre des deux espèces, selon les expériences, mais que, dans tous les cas, la croissance des chaetomorphes est environ deux fois moins rapide que celle des ulves (Tableau 3). Ainsi, pour un niveau similaire d'éclairement supérieur à leur intensité de compensation, les ulves peuvent atteindre un niveau de production supérieur à celui des chaetomorphes et développer rapidement une biomasse plus importante. Par ailleurs, il faut considérer que la localisation des deux espèces dans la masse d'eau est différente, les chaetomorphes étant proches du fond, tandis que les ulves peuvent se distribuer dans l'ensemble de la colonne d'eau. Les ulves sont donc plus aptes à profiter des radiations lumineuses pénétrant dans l'eau que les chaetomorphes.

Un autre facteur, touchant à la physiologie nutritionnelle de ces deux algues, peut être invoqué pour expliquer la différence de production des deux algues en 1994. En effet, les travaux de Lavery et McComb (1991) ont montré qu'*Ulva rigida* a besoin, pour assurer sa croissance, de stocks internes d'azote environ deux fois plus élevés que *Chaetomorpha linum*, alors qu'elle incorpore les nutriments deux fois moins vite que les chaetomorphes. Dès lors, comme cela a été démontré à maintes reprises, les ulves sont généralement limitées par l'azote dans les zones côtières ou les lagunes, à l'inverse des chaetomorphes (Lavery et al., 1991) et sont donc plus dépendantes que les chaetomorphes de l'enrichissement du milieu en azote pendant leur période de développement (à partir du début du printemps). On peut alors se demander si les conditions nutritionnelles consécutives aux crues du Rhône (apports massifs d'azote au Vaccarès en hiver 1993-94) ne sont pas responsables de cette prolifération des ulves pendant la saison suivante, l'effet de cet apport étant par ailleurs inopérant sur les populations de chaetomorphes, moins susceptibles d'être limitées par l'azote.

3.2.2. Zostères

3.2.2.1. Mesures de photosynthèse

Les résultats des mesures de production primaire réalisés en février 1996 sont réunis dans le tableau 4. On peut comparer ces données avec les résultats obtenus sur la même espèce provenant d'autres milieux (Tableau 5). Toutefois, la variété des méthodologies adoptées pour réaliser ces mesures (type d'éclairage, plante entière ou fragment, température, méthode de calcul des seuils d'intensité) rend ces comparaisons parfois un peu délicates, au moins en ce qui concerne le problème des seuils d'éclairement. Par ailleurs, on peut déplorer qu'aucun des auteurs qui ont étudié la production de *Zostera noltii* ne se soit intéressé à la respiration des organes souterrains.

La population de zostères du Vaccarès présente une production maximale intermédiaire entre ce qui est observé aux Pays-Bas (0,98 mg C.g PS.h⁻¹ en janvier, 1,89 mg C.g PS.h⁻¹ en mai) et dans le sud de l'Espagne (3 mg C.g PS.h⁻¹ en hiver). La respiration des feuilles est très proche de ce qu'ont mesuré Vermaat et Verhagen (1996) chez les zostères de la Zandkreek (0,64 mg C.g PS.h⁻¹ en janvier, 0,70 mg C.g PS.h⁻¹ en mai). Par ailleurs, les organes souterrains présentent un taux de respiration de 2,2 à 3,8 fois plus faible que les feuilles, comme l'ont observé Zimmermann et al (1989) chez *Zostera marina* et Masini et al. (1995) chez *Posidonia sinuosa*. Pour cette raison, selon ces derniers, les plantes soumises à un stress énergétique tel qu'un déficit en lumière, ont intérêt à privilégier leur organes souterrains par rapport à leurs feuilles. Une telle adaptation a été observée chez des populations de phanérogames soumises à une réduction chronique de la lumière (Gordon et al., 1994) ou le long d'un gradient de profondeur (West, 1990). Cette assertion doit toutefois être relativisée à la lumière des expériences réalisées par Vermaat et Verhagen (1996) sur *Zostera noltii*. En effet, ces auteurs ont montré que des fragments de rhizomes privés de feuilles ne présentent aucune croissance et ne produisent pas de nouvelles pousses. Par ailleurs, lorsque les feuilles sont excisées à 1 cm de leur base, les plantes présentent une forte mortalité, puis un taux de croissance nettement inférieur aux témoins.

Le rapport P/R des feuilles est compris entre 3,3 et 3,7, valeurs supérieures à ce qui est mesuré chez les populations de *Z. noltii* des Pays-Bas (1,53 en janvier et 2,7 en mai) et du même ordre que le rapport mesuré pendant l'hiver sur les populations espagnoles de *Cymodocea nodosa* (Perez et Romero, 1992; Terrados et Ros, 1995).

Les intensités de compensation et de saturation mesurées chez la population de zostères du Vaccarès sont faibles et du même ordre que celles qui ont été mesurées, pendant l'hiver, pour les populations espagnoles de *Cymodocea nodosa* immergées en permanence (Perez et Romero, 1992; Terrados et Ros, 1995) et des *Zostera noltii* de la lagune de Thau (Latala,

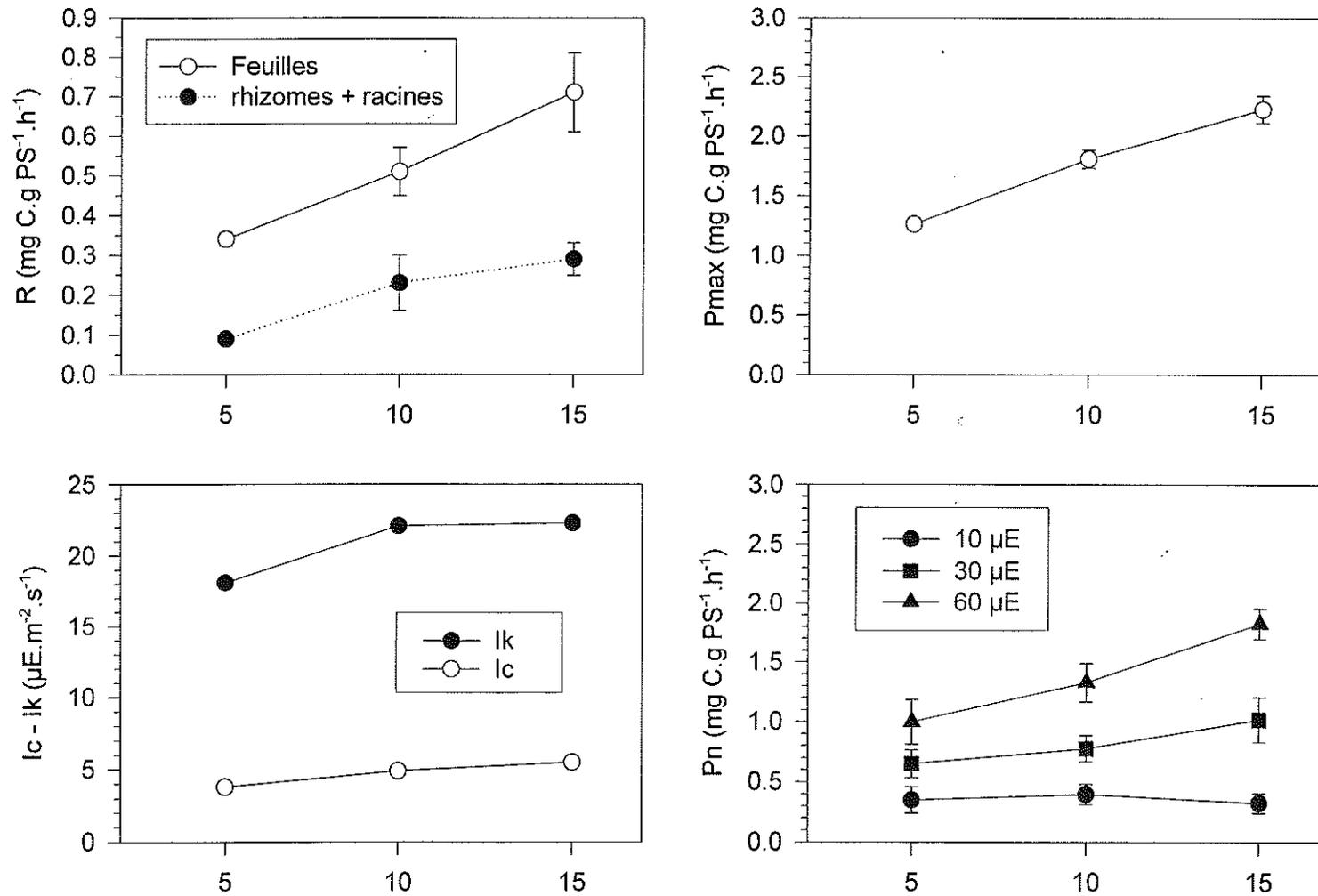


Figure 12 : Influence de la température sur les caractéristiques photosynthétiques des *Zostera noltii* de l'étang du Vaccarès. a : respiration - b : photosynthèse nette maximale- c : Ic et Ik - d : photosynthèse nette à de faibles éclaircements.

1995). De même, Masini et al. (1995) ont mesuré des intensités de compensation et de saturation également faibles chez des Posidonies australiennes subtidales. Les populations intertidales de Zostères néerlandaises (Vermaat et Verhagen, 1996) et espagnoles (Jimenez et al. (1987) présentent, pour leur part, des valeurs de I_c et I_k beaucoup plus élevées, caractéristiques d'espèces adaptées à de forts éclaircements (Madsen et al., 1991, Hootsmans et Vermaat, 1994).

L'examen de ces données amène à deux conclusions. Tout d'abord, on constate que la productivité des zostères du Vaccarès n'est pas affectée par la faible salinité (4 à 5 g/l) qui règne actuellement dans ces eaux. D'autre part, il apparaît que ces zostères sont adaptées à des conditions d'éclaircissement faible (caractéristiques de plantes d'ombre) au même titre qu'un certain nombre de populations de phanérogames immergées en permanence. Néanmoins, cette adaptation présente des limites, et ces limites ne pourront être définies que lorsque les conditions d'éclaircissement parvenant aux herbiers seront précisément connues.

Effet de la température sur la photosynthèse (Figures 12 a à d)

D'une façon générale, on peut considérer que la température n'influence pas la 'réaction lumineuse' de la photosynthèse, c'est-à-dire la pente initiale de la courbe P/I, dans la mesure où l'évolution de cette portion de la courbe est directement dépendante de l'éclaircissement. Par contre, la température agit sur le niveau de la 'réaction sombre', soit dans la partie de la courbe P/I indépendante de l'éclaircissement ainsi que sur la respiration, de la même façon que ce paramètre influence toutes les réactions biochimiques (Bulthuis, 1987).

La respiration des feuilles de zostères du Vaccarès augmente d'un facteur 2,1 entre 5 et 15°C (Figure 12d), valeur similaire à ce qu'ont observé Perez et Romero (1992) et Terrados et Ros (1995) sur les populations de *Cymodocea nodosa* et un peu plus élevée que la mesure réalisée par Zimmermann et al. (1989) chez *Zostera marina*. L'augmentation de la respiration des rhizomes dans la même gamme de température (Figure 12d) est plus importante (facteur 3,2), mais cette différence s'explique principalement par la forte augmentation observée entre 5 et 10°C. On peut remarquer que, chez *Cymodocea nodosa*, la saison d'expérimentation n'influe ni sur la valeur absolue de la respiration ni sur le rapport entre l'augmentation de la température avec la respiration.

Le taux de photosynthèse nette maximal s'élève d'un facteur 1,85 entre 5 et 15°C (Figure 12 b), augmentation plus importante que celle qui a été observée chez *Cymodocea nodosa* (Perez et Romero; 1992; Terrados et Ros, 1995) et *Zostera marina* (Zimmermann et al., 1989). Par ailleurs, comme l'ont mis en évidence Bulthuis (1987) chez *Heterozostera*

Localité	Densité max PG (m ⁻²)	Densité PG/Densité totale (%)	Auteurs
Baie de Naples (Italie)	57	5,3	Buia et Mazzella (1991)
Lagune de Venise (Italie)	33 111 390	2,7 2,8 7,3	Curiel et al. (1996)
Côte d'Azur (France)	220*		Loquès <i>et al.</i> (1988)
Etang du Vaccarès (France)	1993 69 98 83 1994 309 969 0	0,8 1,9 1,7 4,1 12,22 0	Présente étude
Bassin d'Arcachon (France)	696 962 2600 651	3,6 5,3 16,6 5,1	Auby et Labourg (1996)
Zandkreek (Pays-Bas)	1000 300 40	9,1 3,8 1,3	Hootmans <i>et al.</i> (1987)

* valeur maximale PG = pousses génératives (portant des inflorescences)

Tableau 6 : Comparaison de l'intensité de la floraison chez *Zostera noltii* dans différents herbiers européens.

tasmanica et Masini et al. (1995) chez *Posidonia sinuosa* (1995), l'effet positif de l'augmentation de température sur la production des zostères du Vaccarès est moins sensible à de faibles niveaux lumineux qu'en éclairement saturant (Figure 12d). Selon ces auteurs, les plantes immergées se développant en conditions d'éclairement faible présentent souvent une photosynthèse maximale à des températures plus basses que la température optimale définie à partir de P_{max} . De plus, Bulthuis (1987) insiste sur le fait que la température optimale pour la photosynthèse ne doit pas être confondue avec la température optimale pour la croissance des plantes, celle-ci dépendant également de l'effet de la température sur l'absorption des nutriments et sur la sénescence.

Nos mesures indiquent que la respiration de *Zostera noltii* est plus sensible à la température que sa production nette. Ceci signifie que l'accroissement de la température accroît le coût métabolique de la maintenance des plantes. Ces résultats s'accordent avec les mesures de Marsh et al. (1986) sur *Zostera marina* et de Perez et Romero (1992) sur *Cymodocea nodosa*. Cependant, il faut souligner que les travaux de Zimmermann et al. (1989) et de Terrados et al. (1995), concernant également ces deux espèces, indiquent à l'inverse que P_{max} s'élève plus vite que la respiration.

Enfin, comme l'ont observé tous les auteurs qui ont étudié l'effet de la température sur la photosynthèse des phanérogames immergées, I_c et I_k augmentent en fonction de l'élévation de la température (Figure 12c). Toutefois, cette augmentation est, pour les températures testées, relativement insignifiante.

Ces mesures de production en fonction de l'éclairement et de la température seront complétées à la fin du mois de juin 1996. Connaissant les conditions de lumière et de température s'appliquant aux herbiers, ces données serviront de base à la modélisation de la production des herbiers de *Zostera noltii* du Vaccarès.

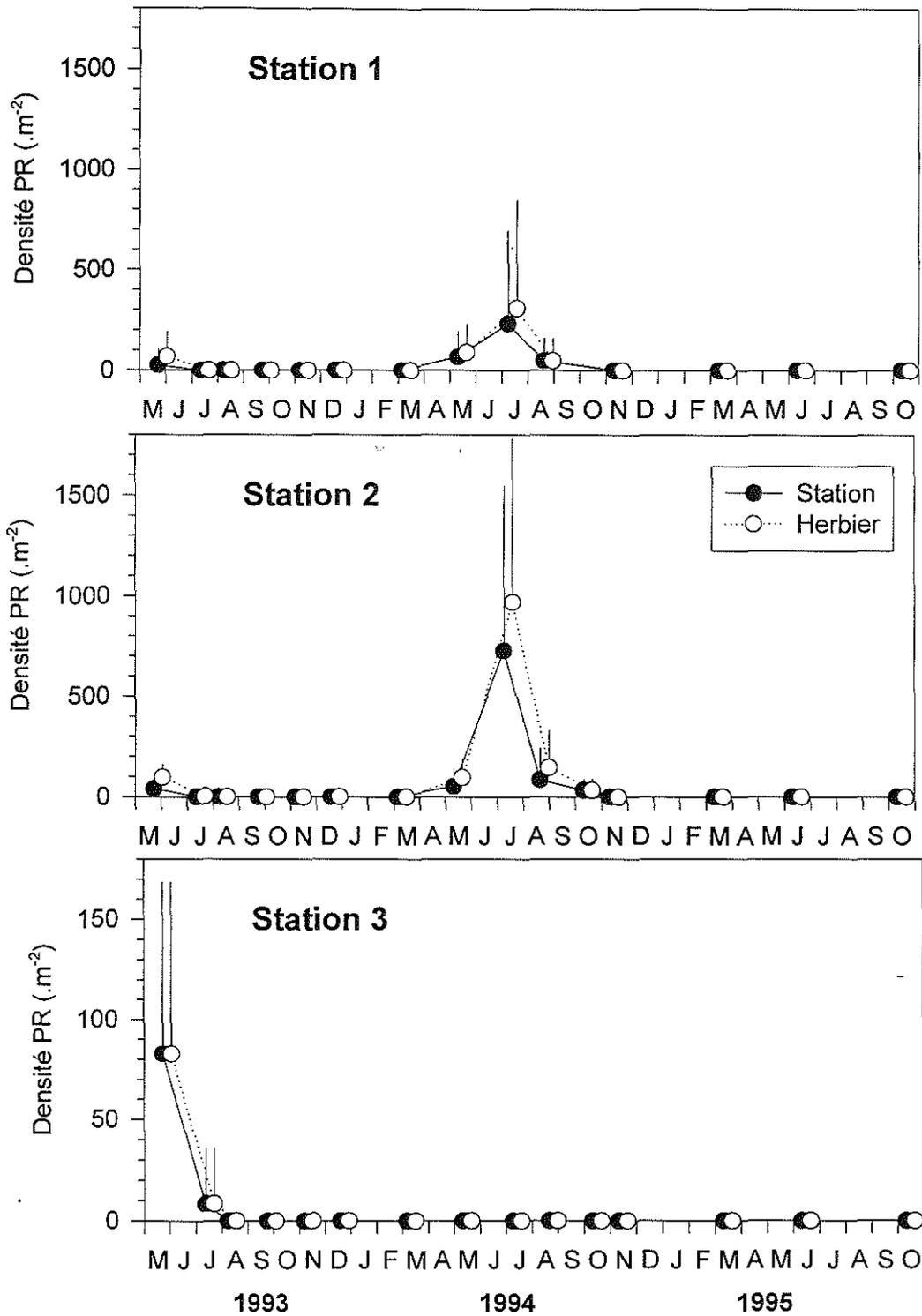


Figure 13 : Evolution saisonnière de la densité des pousses reproductrices de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

3.2.2.2. Suivi des populations de zostères du Vaccarès

3.2.2.2.1. Reproduction sexuée (Figure 13)

Floraison (Tableau 6)

Dans la région nord de la Méditerranée, la floraison de *Zostera noltii* débute entre les mois de mai (Curiel et al., 1996) et de juin (Caye et Meinesz, 1984; Buia *et al.*, 1985; Buia et Mazzella, 1991), et se poursuit généralement jusqu'en août, sauf dans la lagune de Venise, où Curiel et al. (1996) observent encore des pousses génératives au début du mois d'octobre. Dans l'étang du Vaccarès, la floraison de *Zostera noltii* se déroule également entre les mois de mai et d'octobre, au moins si l'on se réfère aux observations de l'année 1994, au cours de laquelle les densités maximales de pousses reproductrices ont été mesurées en juillet (Figure 13). En 1993, la floraison s'est terminée beaucoup plus tôt : en juin dans les stations 1 et 2, et au mois de juillet à la station 3. Par ailleurs, en 1995, nous n'avons observé aucune floraison dans les herbiers des trois stations.

Ces différences peuvent s'expliquer par plusieurs causes.

Les travaux de Backman et Barilotti (1973) et McRoy (1970) concernant *Zostera marina* ont montré que la reproduction sexuée de cette espèce est affectée par de faibles éclaircissements, les plantes colonisant les zones les plus profondes présentant une moindre proportion de pousses génératives. Le même type de phénomène a été observé chez *Zostera noltii* par Hootmans et al. (1987) et Auby et Labourg (1996). Toutefois, ce type de gradation n'apparaît pas entre les trois stations échantillonnées dans le Vaccarès. Au contraire, il semble même que le pourcentage de pousses génératives augmente avec la profondeur. Si l'on compare les trois années d'observations, il apparaît que l'insolation globale est peu différente au cours des trois saisons de floraison. Par contre, comme l'indique le tableau 2, les jours de vents forts ($>6 \text{ m.s}^{-1}$) de direction 'efficace' avant et pendant la période de floraison ont été plus nombreux en 1993 et 1995 qu'en 1994. De ce fait, l'éclaircissement parvenant aux herbiers de *Zostera noltii* a sans doute été plus important au cours de cette dernière année.

Les conditions de vent, et l'agitation de l'eau qu'ils induisent sont également responsables de l'arrachement des pousses génératives, comme l'ont remarqué Loquès et al. (1988) et Curiel et al. (1996). Les nombreux coups de vent des mois de juillet 1993, et de juin-juillet 1995 ont ainsi pu participer de façon notable à la diminution du stock de fleurs dans les herbiers. D'après Loquès et al. (1988), l'embryogenèse des graines de *Zostera noltii* s'effectue en un mois environ, si bien qu'on peut penser qu'une partie des axes arrachés contiennent des

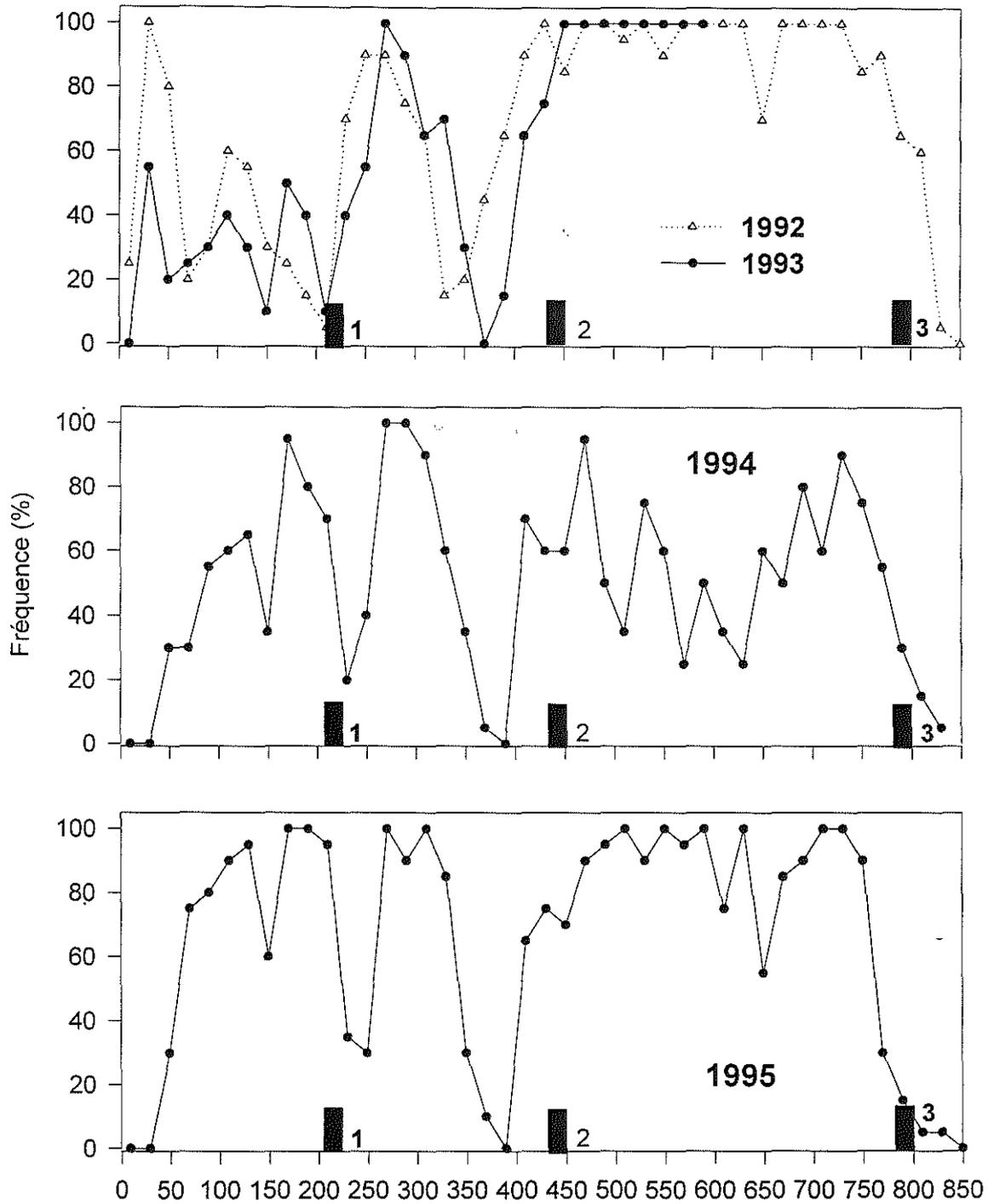


Figure 14 : Fréquence de *Zostera noltii* dans les observations réalisées sur le transect..

graines mures, et que ce processus apparemment destructif pourrait, en fait, favoriser la dispersion de l'espèce.

Germinations des graines

Un certain nombre d'expériences ont montré que la germination des graines² et la survie des germinations de *Zostera noltii* sont favorisées par des conditions de faible salinité. Pour cette espèce, Loques et al. (1990) observent l'absence de germination pour des salinités supérieures à 10 g/l, ainsi qu'un taux de survie dès germinations optimal à cette salinité. Les résultats de Hootmans et al. (1987) indiquent un effet plus nuancé de la salinité sur la germination, au moins si l'on considère les expériences réalisées à des températures comprises entre 20 et 30°C. En effet, le pourcentage de germination est effectivement maximal (proche de 50%) de 10 à 20 g/l, mais, à 30 g/l, 15 à 30% des graines germent encore. Toutefois, à 10°C, ils n'observent de germination que pour la salinité la plus faible (1 g/l). Par ailleurs, ces auteurs ont montré que la survie des germinations est favorisée dans les eaux de faible salinité (inférieure à 20 g/l), aucun recrutement n'étant observé au dessus de cette limite.

Sur le terrain, les observations concernant l'effet de la salinité sur la germination des zostères sont assez contradictoires. Ainsi, Harrisson (1993) n'a pas observé de germinations de *Zostera noltii* dans la Zandkreek (Pays-Bas), où la salinité est moyenne (17 g/l), alors que les graines de *Zostera marina* y germent en abondance. Par contre, des germinations de *Z. noltii* ont été rencontrées, notamment en Méditerranée (Golfe Juan, Etang de Diana en Corse), dans des eaux de salinité relativement élevée. Dans l'étang de Diana, où la salinité varie entre 33 et 40 g/l, Goubin et Loquès (1991) expliquent la présence de germinations de zostères par l'existence d'une nappe profonde d'eau douce. Néanmoins, en ce qui concerne les herbiers de Golfe Juan, Loquès et al. (1990) n'évoquent aucun phénomène de ce type.

A priori, on peut donc estimer que les conditions halines auxquelles ont été soumises les zostères lors des premiers temps de leur présence dans le Vaccarès (15 à 20 g/l) n'étaient pas particulièrement favorables à leur colonisation par voie sexuée, mais qu'elles n'étaient pas de nature à l'entraver totalement. Par contre, au milieu des années 1980, lorsque la salinité était élevée, il est probable que les herbiers se sont étendus principalement par voie végétative. A l'heure actuelle, les conditions de salinité dans le Vaccarès sont parfaitement favorables à la germination des graines de *Zostera noltii* ainsi qu'à la survie de ces germinations.

² graines préalablement vernalisées

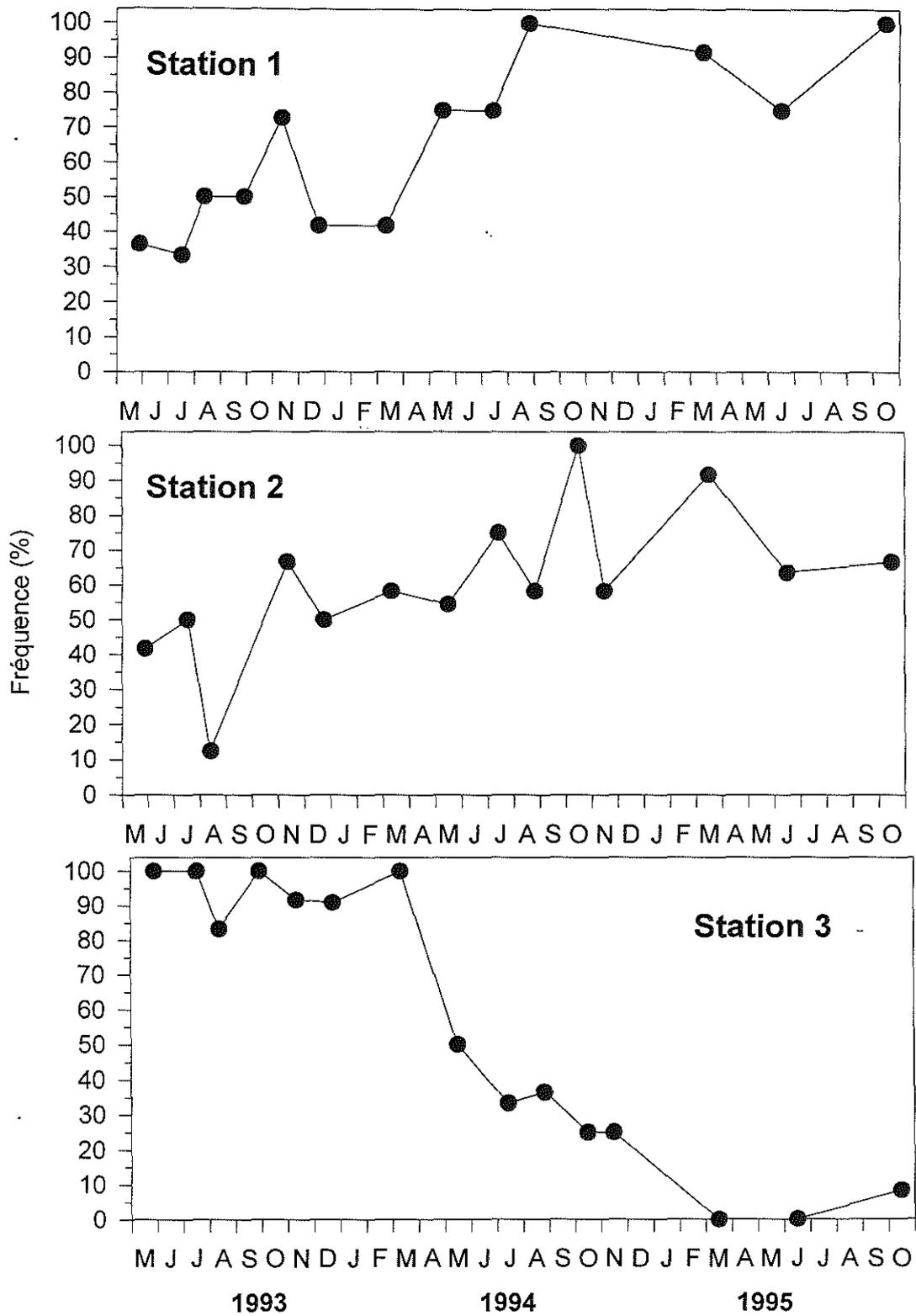


Figure 15 : Evolution saisonnière de la fréquence de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

3.2.2.2.2. Fréquence (Figures 14 et 15)

Le suivi réalisé par la RNC sur la ligne de 850 m (Figure 14) permet de réaliser les observations suivantes :

- Sur la première partie de la ligne (0 à 400 m), on observe un certain nombre de discontinuités dans l'herbier, que l'on retrouve d'une année sur l'autre. On peut imaginer que ces interruptions correspondent à des zones où le substrat est peu favorable à 'l'ancrage' des racines de zostères.

- En 1992 et 1993, l'herbier était présent sur le tout début de la ligne (0 à 50 m) et a disparu de cette zone à partir de 1994. Il est probable que cette disparition puisse être imputée à l'important développement de macroalgues dans cette partie de la ligne à partir du printemps de 1994. Un processus identique d'étouffement de l'herbier par *Enteromorpha radiata* a été mis en évidence par Den Hartog (1994) dans un herbier néerlandais. A l'exception de cette zone, les fréquences d'herbier dans la première moitié de la ligne ont eu tendance à s'accroître entre 1993 et 1995.

- L'année 1994 a été marquée par un déclin des fréquences sur toute la seconde moitié de la ligne (400 à 850 m), tandis que l'herbier s'est maintenu entre 50 et 350 m. En 1995, les fréquences se sont de nouveau élevées entre 450 et 700 m.

- A l'extrémité de la ligne, l'herbier a régressé progressivement au cours de la période d'observation. Sa fréquence diminue au-dessous de 50% à partir de 830 m en 1992, 790 m en 1994 et 770 m en 1995

Les observations réalisées sur les trois stations (Figure 15) coïncident avec les résultats des mesures sur la ligne. Dans les deux stations les moins profondes, les fréquences se sont élevées entre 1993 et 1995, phénomène particulièrement marqué à la station 1. Par contre, l'herbier de la station 3 a connu une importante et brutale diminution de fréquence à partir du printemps 1994, suivie de sa quasi-disparition au cours de l'hiver 1995.

Par ailleurs, on peut remarquer que la fréquence ne présente pas de cycle saisonnier marqué.

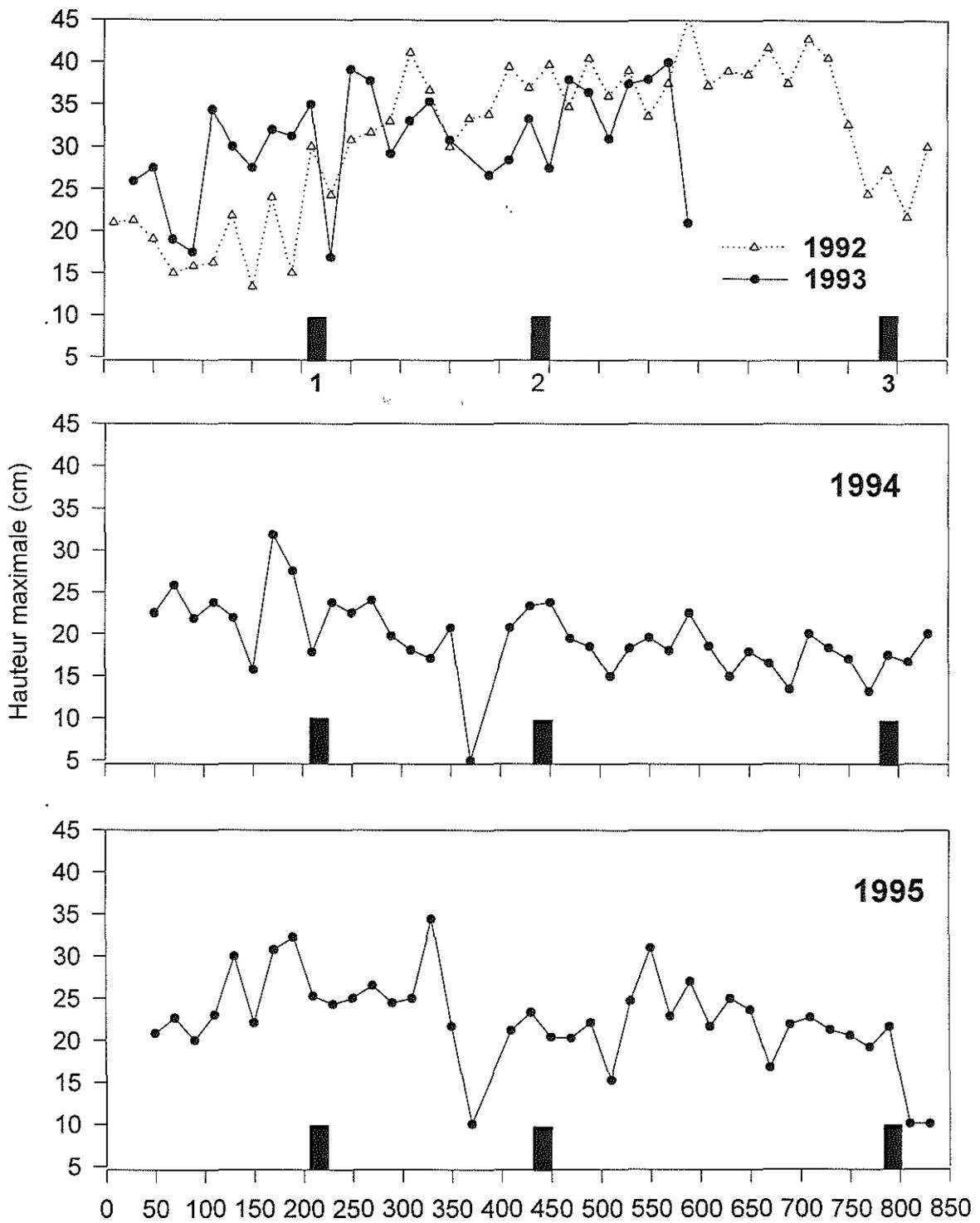


Figure 16 : Hauteur maximale des pousses de *Zostera noltii* dans les observations réalisées sur le transect.

3.2.2.2.3. Hauteurs (Figures 16 et 17)

Comme c'est le cas chez la majorité des phanérogames aquatiques, les feuilles de *Zostera noltii* présentent une adaptation aux conditions de profondeur et d'éclairement auxquelles elles sont soumises, leur élongation étant inversement proportionnelle à la quantité de lumière disponible pour les plantes (Jacobs, 1984; Perez-Llorens et Niell, 1993). Les processus métaboliques qui régissent cette élongation ne sont pas encore totalement élucidés. D'après Duncan et Foreman (1980), le système phytochrome (l'un des systèmes pigmentaires engagés dans la collecte de la lumière chez les plantes) serait impliqué dans ces mécanismes chez les algues brunes. En ce qui concerne *Zostera noltii*, Perez-Llorens et Niell (1993) mettent également en cause un contrôle pigmentaire, sous la dépendance du rapport Rouge/Infrarouge, qui augmente avec la profondeur.

Ce polymorphisme est particulièrement évident lorsque l'on compare des populations immergées en permanence avec des plantes se développant sur les replats de marée. Ainsi, dans sa monographie sur les Phanérogames, Den Hartog (1970) signalait déjà que les populations de *Zostera noltii* colonisant les plans d'eau sans marée (Méditerranée, Fjords du Danemark) présentent des feuilles plus longues que les populations intertidales. En effet, dans l'étang du Vaccarès, les pousses de *Zostera noltii* peuvent atteindre 55 cm, cependant que les populations intertidales du Bassin d'Arcachon, par exemple, présentent des hauteurs maximales de 35 cm (Auby, 1991).

Cette adaptation est également sensible au niveau de populations de zostères distribuées sur des gradients bathymétriques, aussi bien dans l'étage intertidal (Perez-Llorens et Niell, 1993, Vermaat et al., 1993) que dans le subtidal (Jacobs, 1979). Néanmoins, plusieurs auteurs évoquent pour *Zostera marina* l'existence d'un seuil inférieur de profondeur (et d'irradiance) à partir duquel les longueurs commencent à décroître avec la profondeur (Moody, 1978; Bayer, 1979).

L'examen des données réunies sur les figures 16 (hauteurs maximales) et 17 (hauteurs moyennes) et la comparaison statistique des données de longueur dans les trois stations semblent indiquer qu'un tel seuil de profondeur existe effectivement dans le Vaccarès et qu'il a évolué au cours du temps.

En effet, jusqu'en septembre 1993, la hauteur moyenne des pousses de zostères s'élève progressivement de la station la moins profonde (3) à la plus profonde (1). A partir du mois de novembre 1993, juste après les inondations, et jusqu'au moins de juin 1995, les hauteurs mesurées à la station 2 restent, dans la majorité des cas, plus élevées que celles de la station 1.

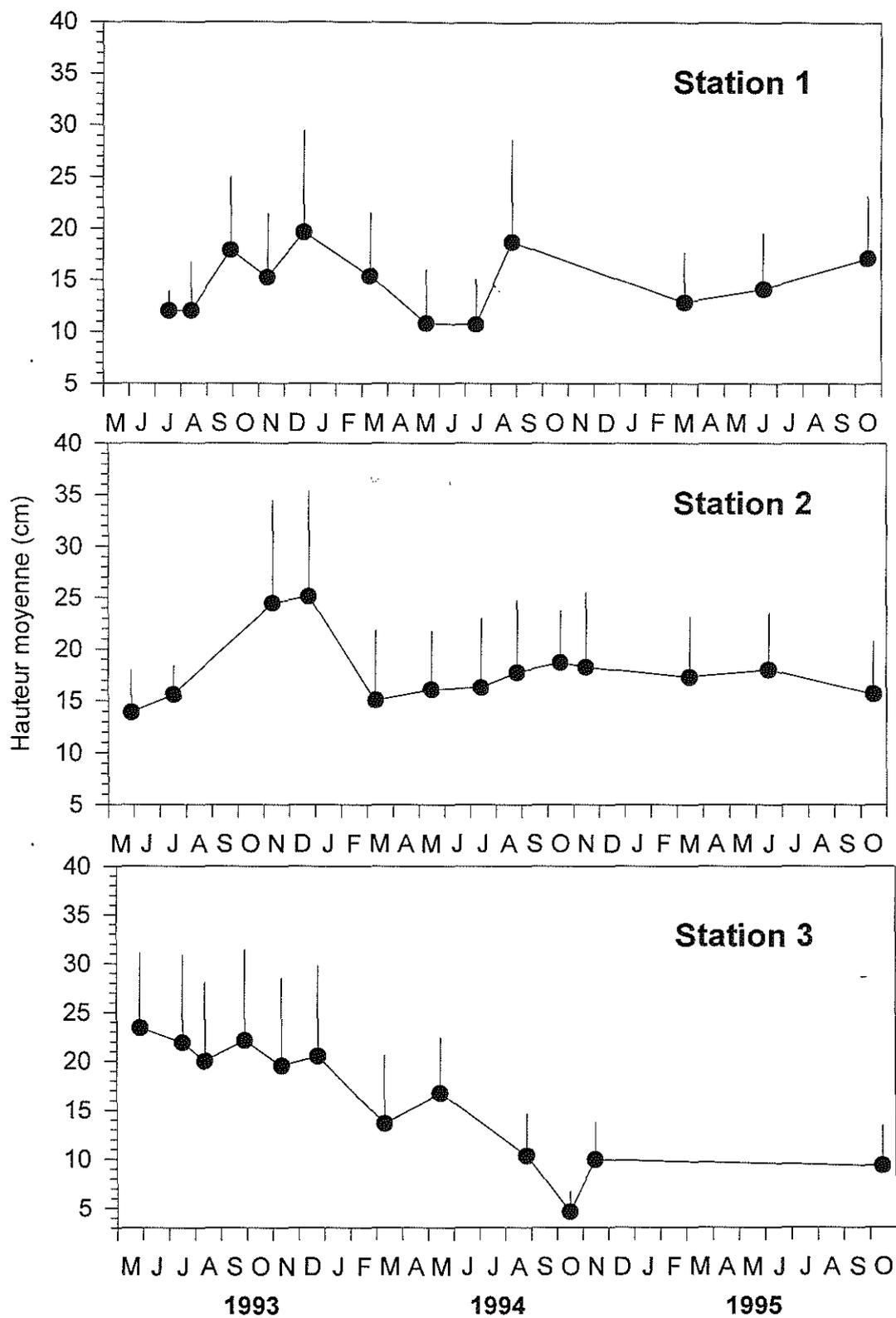


Figure 17 : Evolution saisonnière de la hauteur moyenne des pousses de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

Par contre, la station 3 présente en permanence des hauteurs significativement plus faibles que celles de la station 2. Le seuil 'd'adaptabilité' de la longueur des feuilles se serait donc déplacé à partir de l'automne 1993, passant du large de la station 3 à la zone comprise entre les stations 2 et 3, ce phénomène traduisant l'effet d'une diminution de l'irradiance parvenant aux herbiers. On peut même se demander si ce seuil n'est pas inférieur à cette profondeur. En effet, à plusieurs reprises (mars et août 1994), les hauteurs mesurées dans les stations 1 et 2 n'étaient pas significativement différentes. Par ailleurs, en octobre 1995, les hauteurs mesurées à la station 1 étaient significativement ($p < 0,05$) plus élevées que celles de la station 2. Cette tendance demande toutefois à être confirmée par l'examen des données plus récentes.

Même si cette hypothèse de déplacement d'un tel seuil est relativement séduisante, on peut avancer un autre argument pour expliquer la régression des hauteurs de l'herbier à la station 3. En effet, les fluctuations de la hauteur des pousses résultent non seulement des mécanismes de croissance des feuilles et de recrutement de nouvelles pousses, mais également du taux d'exportation des feuilles. Or, ce dernier processus est dépendant des conditions hydrodynamiques qui s'appliquent sur les herbiers, elles-mêmes régulées par l'état (fréquence, densité) de ces herbiers plus ou moins aptes à freiner les courants qui s'exercent à sa surface. La diminution drastique des fréquences (chapitre 3.2.2.3.) et des densités (3.2.2.5.) à la station 3 à partir de l'hiver 1993 ont probablement permis (et permettent encore) que les courants arrachent plus facilement que par le passé les feuilles les plus âgées, c'est-à-dire les plus longues.

3.2.2.2.4. Densités des pousses végétatives (Figure 18)

Dans les stations 1 et 2, les densités de pousses végétatives présentent un cycle saisonnier unimodal assez bien marqué, lié à l'évolution de la température et de l'insolation (Figure 4). Les maxima sont atteints à la fin de l'été et les valeurs minimales sont observées en fin d'hiver. Les densités hivernales sont plus faibles en 1995 qu'en 1994 mais, au contraire de ce qui est noté dans certains herbiers néerlandais (Jacobs et al., 1983, Vermaat et al., 1987), bretons (Denis et Maheo, 1982) et méditerranéens (Riouall, 1972), les herbiers de ces 2 stations conservent des pousses végétatives pendant toute la saison froide. Une telle persistance hivernale des pousses végétatives est également observée dans certains herbiers littoraux français (Auby et Labourg, 1996) et espagnols (Pérez et Camp, 1986; Perez-Llorens et Niell, 1993).

La population de zostères de la station 3 présente ces mêmes caractéristiques jusqu'au printemps 1994. Toutefois, à partir de cette date, les pousses végétatives ne sont plus

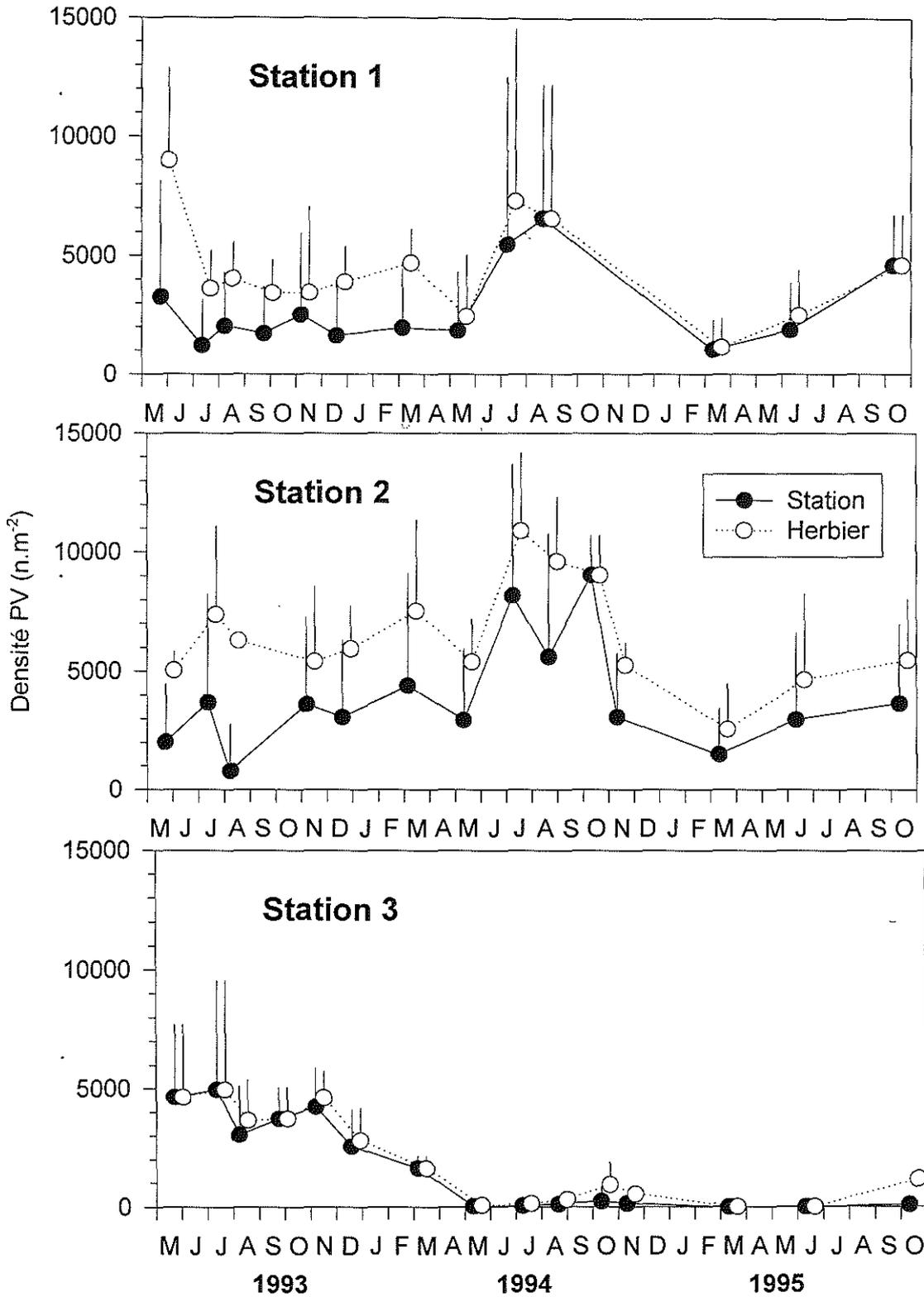


Figure 18 : Evolution saisonnière de la densité des pousses végétatives de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

observées qu'entre l'été et l'automne. Les conditions auxquelles sont actuellement soumises les herbiers de cette zone pendant l'hiver (faible irradiance due à la profondeur et/ou faible opposition aux courants favorisant l'arrachement des feuilles et la remise en suspension du sédiment fin) ne permettent donc pas le maintien des feuilles pendant cette saison. A cette station, comme c'est le cas dans les herbiers de la Mer des Wadden (Jacobs et al., 1983, Phillipart, 1995), la survie hivernale de l'herbier dépend donc principalement des rhizomes.

Les herbiers des 3 stations présentent des densités différentes, avec une gradation qui varie au cours du temps.

En 1993, la moyenne annuelle des densités s'élève entre la station 1 (station : 2056 pousses.m⁻² ±300), la station 2 (2632 pousses.m⁻² ±550) et la station 3 (3852 pousses.m⁻² ±382). L'analyse statistique des données automnales de cette année-là confirme ce classement, mais les différences entre stations ne sont pas significatives.

Si l'on considère maintenant l'ensemble de la période d'observation, on observe que les densités moyennes s'élèvent de la station 1 (station : 2745 ± 482 pousses.m⁻² - herbier : 4359 ± 595 pousses.m⁻²) à la station 2 (station : 3890 ± 621 pousses.m⁻² - herbier : 6458 ± 593 pousses.m⁻²), et diminuent entre la station 2 et la 3 (station : 1692 ± 503 pousses.m⁻² - herbier : 1941 ± 493 pousses.m⁻²). L'analyse statistique des données 'herbier' correspondant aux pics de densité des années 1994 et 1995 indique la même gradation mais les différences entre stations ne sont pas significatives. Par contre, lorsqu'on prend en compte l'ensemble des observations de ces mêmes période de pic de densité, on observe un classement différent (densités station 1 > densités station 2 > densités station 3), les différences étant cette fois significatives (Kruskall-Wallis - 1994 : p < 0,05; 1995 : p < 0,01).

Cette gradation est à mettre en relation avec les nombreuses observations réalisées sur les phanérogames immergées, synthétisées par Jacobs (1984). Comme c'est le cas pour la hauteur des pousses, les densités augmentent avec la profondeur jusqu'à un certain seuil à partir duquel elles décroissent, en réponse à une diminution de l'irradiance (Short, 1975; Backman et Barilotti, 1976). Comme nous l'avons observé pour les hauteurs, ce seuil s'est apparemment déplacé depuis 1993 vers des zones moins profondes que par le passé.

Les densités maximales présentent des variations interannuelles marquées. Dans les stations 1 et 2, que l'on considère l'ensemble des observations ou uniquement les valeurs différentes de 0 sur les pics annuels de densité, les densités mesurées en 1994 sont supérieures à celles de 1995 et les densités maximales les plus faibles sont observées en 1993 (Kruskall-

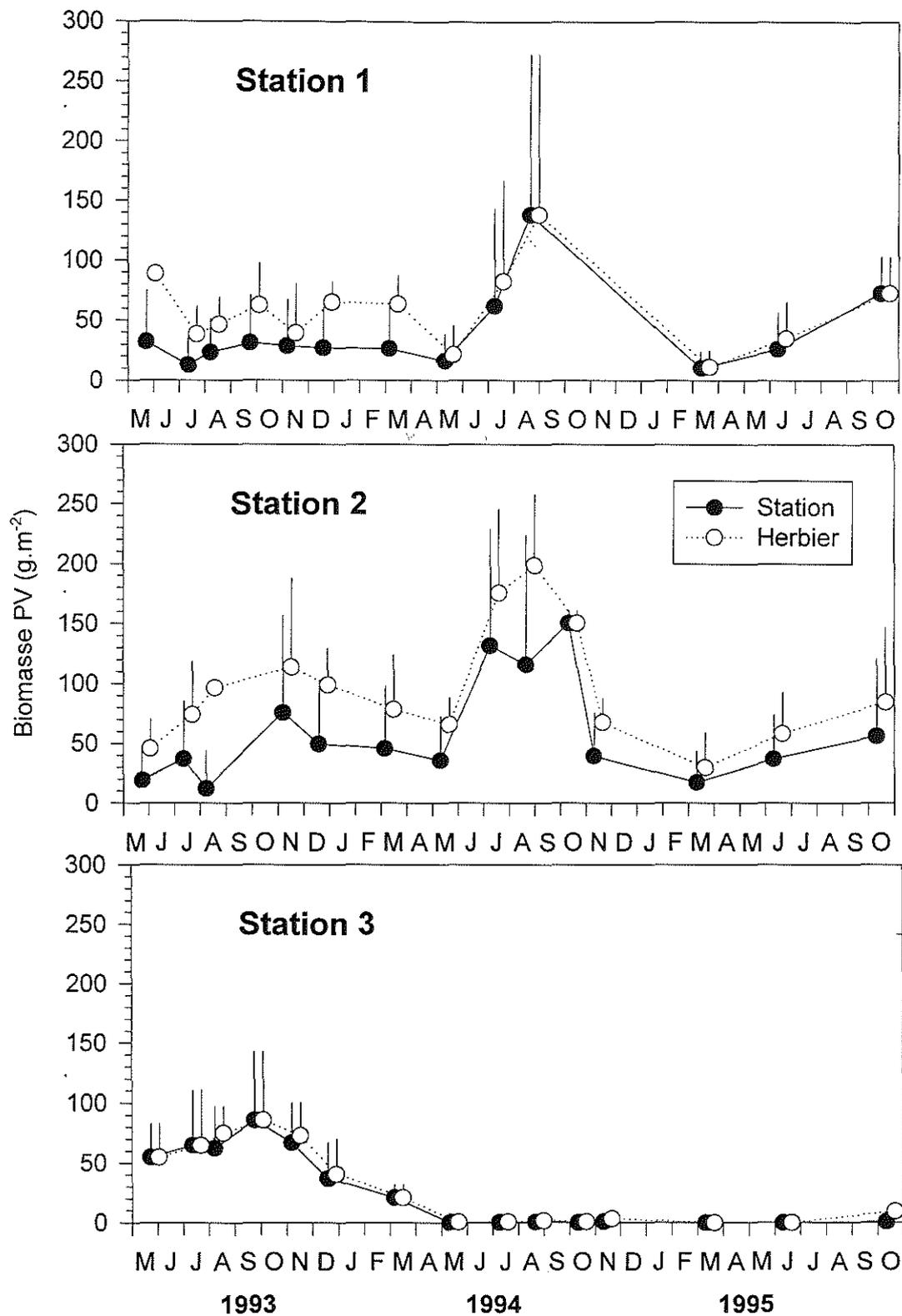


Figure 19 : Evolution saisonnière de la biomasse en poids sec des pousses végétatives de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

Wallis - station 1 : n.s.; station 2 : $p < 0,05$). A la station 3, par contre, les densités diminuent graduellement entre 1993 et 1995 (Kruskall-Wallis : $p < 0,01$)

3.2.2.2.5. Biomasses (Figures 19, 20 et 21)

Zostera noltii présente ici un cycle annuel de biomasse unimodal analogue à celui observé dans d'autres herbiers de zostères. Ce cycle est caractérisé globalement par des valeurs minimales en hiver ou au printemps et un maximum au début de l'automne (Figures 19 et 20).

Les biomasses des trois zones d'herbier étudiées présentent d'importantes fluctuations interannuelles. Entre 1993 et 1994, les biomasses de feuilles et d'organes souterrains (rhizomes + racines) diminuent fortement à la station 3, et cette régression se poursuit jusqu'en 1995 (Kruskall-Wallis - feuilles : $p < 0,001$; organes souterrains : $p < 0,001$). Par contre, dans les deux autres sites, les zostères atteignent en 1994 des biomasses épi- et hypogées particulièrement élevées par rapport à l'année précédente. A la station 2, en septembre 1994, on observe des biomasses foliaires (environ 200 g PS.m⁻²) du même ordre que les valeurs les plus hautes mesurées dans l'ensemble des herbiers européens (Tableau 7). Comme dans le cas des densités, les biomasses de rhizomes des stations 1 et 2 sont significativement plus faibles en 1993 qu'en 1995 ($p < 0,005$ aux deux stations). Par contre, les maxima de biomasse foliaire ne sont pas significativement différents entre ces deux années.

Sur l'ensemble de la période d'observation, que l'on prenne en compte l'ensemble des observations ou simplement les échantillons d'herbier, les biomasses moyennes épigées et hypogées s'élèvent de la station 1 (bio. épi. station : 39,0 g PS.m⁻² ± 9,6 - bio épi. herbier : 58,9 g PS.m⁻² ± 9,2 - bio hypo. station : 43,8 g PS.m⁻² ± 12,0 - bio hypo. herbier : 56,2 g PS.m⁻² ± 10,6) à la station 2 (bio. épi. station : 58,8 g PS.m⁻² ± 11,7 - bio épi. herbier : 95,6 g PS.m⁻² ± 13,1 - bio hypo. station : 120,1 g PS.m⁻² ± 31,2 - bio hypo. herbier : 138,1 g PS.m⁻² ± 28,6), et la station 3 présente les biomasses minimales (bio. épi. station : 26,4 g PS.m⁻² ± 8,3 - bio épi. herbier : 28,8 g PS.m⁻² ± 8,5 - bio hypo. station : 37,0 g PS.m⁻² ± 4,2 - bio hypo. herbier : 38,9 g PS.m⁻² ± 4,4).

En 1993, les biomasses foliaire et hypogée des herbiers des trois stations ne présentent pas de différences significatives. Par contre, lors des pics de biomasses des deux années suivantes, on retrouve, pour les biomasses hypogées, la même gradation que celle définie à partir des biomasses moyenne ($2 > 1 > 3$, $p < 0,001$). Au niveau des biomasses foliaires, si l'on considère l'ensemble des observations, l'ordre est inversé entre les stations 1 et 2 ($1 > 2 > 3$ - 1994 : $p < 0,05$; 1995 : $p < 0,001$) et, si l'on ne prend en compte que les observations herbier, l'ordre $2 > 1 > 3$ n'est établi et significatif ($p < 0,005$) qu'en 1994.

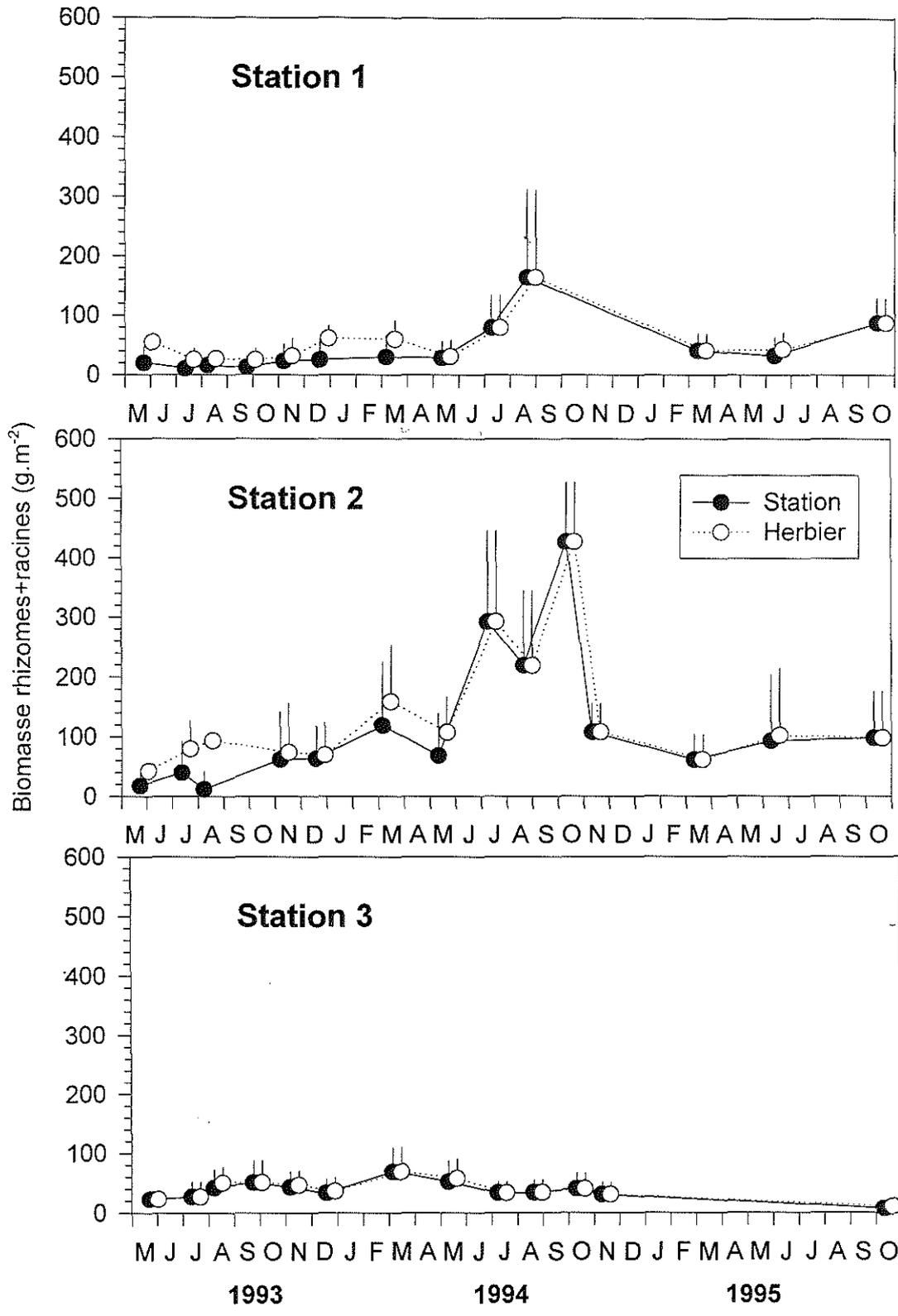


Figure 20 : Evolution saisonnière de la biomasse en poids sec des organes souterrains (rhizomes + racines) de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

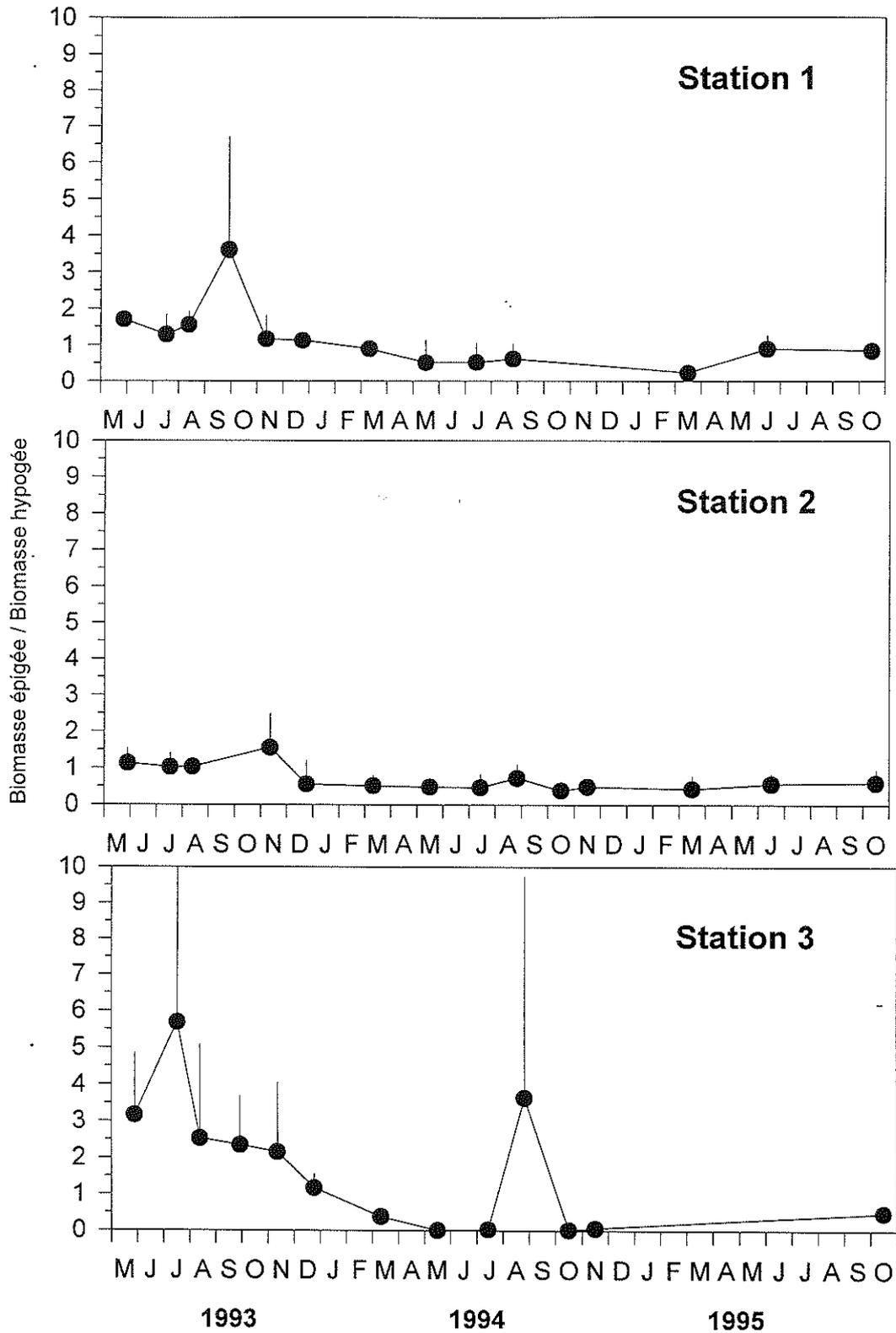


Figure 21 : Evolution saisonnière du rapport de la biomasse épigée (pousses végétatives + pousses génératives) sur la biomasse hypogée (rhizomes + racines) de *Zostera noltii* entre 1993 et 1995.

Localisation	Latitude	Biomasse épigée maximale (g PS. m ⁻²)	Biomasse hypogée maximale (g PS. m ⁻²)	Bio. épi. / Bio hypo	Référence
Mer des Wadden (Pays-Bas)	53°N	80	100	toujours > 1	Jacobs <i>et al.</i> (1983)
Mer des Wadden (Pays-Bas)	53°N	≈ 100		mai à sept : > 1 janvier : < 1	Philippart (1995)
Zandkreek (Pays-Bas)	51°N	94	41	mai à sept : > 1	Vermaat <i>et al.</i> (1987)
Golfe du Morbihan (Nord-ouest France)	47°N	70-120			Denis (1980)
Bassin d'Arcachon (Sud-ouest France)	44°N	110 - 150	200	presque toujours : < 1	Auby et Labourg (1996)
Etang du Vaccarès (Sud-est France)	43°N	Station 1 : 138* - 62** Station 2 : 199* - 132** Station 3 : 86* **	Station 1 : 164* ** Station 2 : 238* ** Station 3 : 69* **	1993 : > 1 1994 - 95 : < 1	Présente étude
Baie de Fangar (Nord de l'Espagne)	41°N	130	340	toujours : < 1	Pérez et Camp (1986)
Estuaire de Palmones (Sud de l'Espagne)	36°N	200	75	toujours > 1	Perez-Llorens et Niell (1993)

* : observations 'herbier' ** : observations 'station'

Tableau 7 : Comparaison de l'intensité de la biomasse de *Zostera noltii* dans différents herbiers européens.

Le rapport biomasse épigée/biomasse hypogée n'est pas significativement différent entre les trois stations à une date donnée (étude sur les période de pic de biomasse). On n'observe pas ici l'augmentation de ce rapport en fonction de la profondeur tel que West (1990) l'a mis en évidence chez *Posidonia*. Par contre, dans les trois stations, on observe pour ce paramètre la même gradation (1993>1995>1994), avec des différences significatives pour les trois stations (stations 1 et 3 : $p < 0,05$ - station 2 : $p < 0,005$).

4. Conclusion

Le résultat des trois années d'observation sur les populations de zostères du Vaccarès permettent d'établir les constatations suivantes.

Les conditions physico-chimiques (faible salinité, forte turbidité) qui règnent actuellement dans l'étang du Vaccarès pourraient être considérées, *a priori*, comme défavorables au développement des populations de *Zostera noltii*. En effet, cette espèce peuple le plus souvent les zones intertidales ou les étangs peu turbides (où s'applique une irradiance forte) des milieux marins ou saumâtres (de salinité élevée). Si des conditions de ce type étaient réunies à l'époque de son installation dans le Vaccarès, elles sont à présent très éloignées de son *preferendum* apparent.

Les populations de *Zostera noltii* du Vaccarès ne sont apparemment pas affectées par la faible salinité qui règne actuellement dans ses eaux (5 à 7 g/l, localement 3 g/l). L'innocuité de ces conditions halines est mise en évidence par le résultat des mesures de photosynthèse, qui montre que la production potentielle de ces zostères est du même niveau que celle des populations peuplant les eaux salées. Elle est confirmée par les observations de terrain. En effet, les biomasses maximales atteintes dans les zones les moins profondes de l'étang sont équivalentes ou supérieures à celles que l'on observe dans les herbiers de latitude proche. Par ailleurs, en favorisant la germination des graines, la faible salinité est favorable à la propagation des zostères par voie sexuée.

Si la salinité semble ne pas avoir eu d'effet direct sur la productivité des zostères, il est probable qu'elle ait affecté leur extension par le biais de son influence sur la turbidité. Si l'on observe l'évolution des populations de zostères entre 1993 et 1995, plusieurs signes indiquent l'intensification récente de cette limitation par la lumière : régression et quasi-disparition de l'herbier dans la zone la plus profonde (station 3), déplacement progressif des seuils de hauteur et de densité maximale vers les zones les moins profondes (station 1).

En raison de l'impact important du régime des vents sur la turbidité, les variations inter annuelles de la fréquence et de l'intensité des vents auquel l'étang est soumis influent sur le

développement des populations de zostères, non seulement par le biais de la mise en suspension des particules agissant sur la quantité de lumière parvenant aux herbiers, mais également par l'effet de l'hydrodynamisme qu'il impose aux populations elles-mêmes. En effet, les vents forts sont susceptibles de générer des courants qui provoquent l'arrachement des feuilles et des inflorescences. Ce dernier facteur permet sans doute d'expliquer les différences de temps et d'intensité de floraison dans les herbiers pendant les trois années : période de floraison longue pendant l'année la moins venteuse (1994), inexistante au cours de l'année la plus venteuse (1995) et écourtée au cours de l'année où les conditions de vent ont été intermédiaires (1993). Les différences inter annuelles du régime des vents pourraient également expliquer que 1994 soit l'année où l'on a mesuré les densités et les biomasses foliaires les plus élevées dans les stations les moins profondes. Les conditions de vent, déterminés selon nos critères de choix (qui ne sont que provisoires en attendant les résultats de la modélisation), pourraient donc expliquer la forte croissance de l'herbier en 1994.

Toutefois, le fait que ce soit au cours de cette même année que l'on a observé des proliférations d'ulves (témoins d'un enrichissement en azote) dans l'étang amène à se poser la question d'un éventuel effet des apports de nutriments liés à la crue sur le développement des zostères pendant la saison de croissance suivante. En effet, un certain nombre de travaux ont montré que les zostères sont parfois limitées par l'azote. Notamment, une étude récente de Van Lent et Verschuure (1994) a mis en évidence qu'en dépit de concentrations importantes en azote inorganique dans l'eau interstitielle des sédiments, les teneurs en N et P de populations de *Zostera marina* fluctuent en fonction des teneurs en nutriments dans la masse d'eau. Dans ce cas, pendant une partie de l'année, le contenu en azote des zostères diminue au dessous du seuil critique (témoin d'une limitation par l'azote) défini par Duarte (1990) pour les phanérogames. Ainsi, même si les réserves sédimentaires en nutriments sont élevées, les zostères peuvent être dépendantes des concentrations de ces éléments dans la masse d'eau, ce qui sous-entend que les feuilles sont, au moins dans certains cas, les organes préférentiels de l'assimilation des nutriments. A cet égard, il faut remarquer que les faibles éclaircissements influent sur la participation des différents organes des phanérogames à l'assimilation de l'azote, en augmentant celle des feuilles et en réduisant celle des organes souterrains (Pregnall et al., 1984, 1987). Il n'est donc pas exclu que les zostères du Vaccarès aient pu être limitées par l'azote (et/ou par le phosphore) avant 1994, et que cette limitation ait été levée au cours de cette année-là.

Comparativement à *Zostera noltii*, les *Potamogeton* et les *Ruppia* présentent des capacités d'élongation de leurs axes beaucoup plus importantes, capacité qui confère à ces dernières un avantage certain en terme de compétition pour l'éclairement. Ces deux espèces étaient d'ailleurs extrêmement bien développées au cours des années 1960, lorsque le Vaccarès était très turbide. Pour cette raison, on peut se demander si elles ne supplanteront pas les zostères dans un avenir plus ou moins proche. Néanmoins, il faut considérer que les facteurs régissant la compétition entre espèces sont multiples, relatives à la fois à la physiologie (absorption et stockage des nutriments, par exemple) et à la résistance des différentes espèces aux contraintes physiques et chimiques du milieu, ainsi qu'aux relations entre les différentes espèces (y-compris bactériennes et animales) qui peuplent le milieu. Pour cette raison il est encore difficile de prévoir quel sera l'avenir des populations de zostères dans l'étang du Vaccarès.

Les mesures en cours des paramètres physico-chimiques influant sur les zostères permettront dans les mois qui viennent de développer un modèle de production des herbiers qui sera spatialisé. Un tel modèle pourra être validé par des données terrain. Il sera utilisé pour simuler différents modes de gestion de la lagune afin de préciser leur impact sur les herbiers.

Bibliographie

- Arnold K.E., Murray S.N.**, 1980. Relationships between irradiance and photosynthesis for marine benthic green algae (Chlorophyta) of differing morphologies. *J. Exp. Biol. Ecol.*, **43**, 183-192.
- Auby I., Labourg P.J.**, 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in the Bay of Arcachon (France). *Neth. J. Sea Res.* (A paraître).
- Auby I., Manaud F., Maurer D., Trut G.**, 1994. Etude de la prolifération des algues vertes dans le Bassin d'Arcachon. *Rapport IFREMER - CEMAGREF - SSA - SABARC* (Contrat Syndicat Intercommunal du Bassin d'Arcachon), 163 pp.
- Auby I.**, 1991. Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon : Dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. Thèse Doctorat, Université Bordeaux I, 234 pp.
- Backman T.W., Barilotti D.C.**, 1976. Irradiance reduction : effects on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Mar. Biol.*, **34**, 33-40.
- Bayer R.**, 1979. Intertidal zonation of *Zostera marina* in the Yaquina estuary, Oregon. *Syesis*, **12**, 147.
- Boström B., Andersen J.M., Fleischer S., Jansson M.**, 1988. Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia*, **170**, 229-244.
- Boutière H., de Bovée F., Delille D., Fiala M., Gros C., Jacques G., Knoepfler M., Labat J.P., Panouse M., Soyer J.**, 1982. Effet d'une crise dystrophique dans l'étang de Salses-Leucate. *Oceanologica acta*, volume spécial, 231-242.
- Bowling L.C., Steane M.S., Tyler P.A.**, 1986. The spectral distribution and attenuation of underwater irradiance in Tasmanian inland waters. *Freshwater Biology*, **16**, 313-335.
- Brocero L., Calvet L.** (1994). Mise en place d'un modèle numérique bidimensionnel horizontal de circulation dans l'étang de Vaccarès. Application à la dynamique de remise en suspension du sédiment. *Rapport Centre d'Océanologie de Marseille - Station Biologique de la Tour du Valat - Réserve Nationale de Camargue*, 47 pp + annexes.

Buia, M.C., L. Mazzella, 1991. Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. and *Zostera noltii* Hornem.. *Aquat. Bot.*, **40**, 343-362.

Buia, M.C., L. Mazzella, H. Pirc, G.F. Russo, 1985. Fioritura di *Zostera noltii* Hornem. a Ischia (Golfo di Napoli). *Oebalia*, **11**, 861-862.

Bulthuis D.A. (1987). Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquat. Bot.*, **27**, 27-40.

Caye, G., A. Meinesz, 1984. Floraison et fructification des Phanérogames marines *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson et *Zostera noltii* Hornemann à Port-Cros. *Trav. Sci. Parc Natl. Port-Cros*, **10**, 153-156.

Chauvelon P., 1996. Hydrologie quantitative d'une zone humide méditerranéenne aménagée : le bassin de Fumemorte en Grande Camargue, delta du Rhône. Thèse Université Montpellier II, 254 pp.

Curiel D., Bellato A., Rismondo A., Marzocchi M., 1996. Sexual reproduction of *Zostera noltii* Hornemann in the lagoon of Venise (Italy, north Adriatic). *Aquat. Bot.*, **52**, 313-317.

Day J.W.JR, Hall C.A.S., Kemp W.M., Yanez-Arancibia A., 1989. Estuarine Ecology. J. Wiley and sons (Eds.), New York. 558 pp.

De Groot C.J. (1992). Flux et transformations du phosphate et de l'azote dans les zones humides : La Camargue (Delta du Rhône). *Thèse Université C. Bernard Lyon I*, 68 pp + articles.

Den Hartog C., 1970. The seagrasses of the world. North Holland Publ., Amsterdam, 275 pp.

Den Hartog C., 1994. Suffocation of a littoral *Zostera* bed by *Enteromorpha radiata*. *Aquat. Bot.*, **47**, 21-28.

Denis P., 1980. Les herbiers de zostères et leur importance écologique au sein des zones humides littorales. Exemple du Golfe du Morbihan (Sud-Bretagne). *Bull. Spec. O.N.C.*, Actes coll. Zones humides littorales, aquaculture et faune sauvage, Montpellier 17-19 juin 1980, 75-82.

Denis, P., R. Mahéo, 1982. Etude de la réactivité des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan aux concentrations du milieu en constituants chimiques exogènes (nitrates et phosphates). *Rapport Ministère de l'Urbanisme et du Logement*, 58 pp.

- Duarte C.A.** (1990). Seagrass nutrient content. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **67**, 201-207.
- Duarte C.A.** (1991). Seagrass depth limits. *Aquat. Bot.*, **40**, 363-377.
- Duncan M., Foreman R.E.**, 1980. Phytochrome-mediated stipe elongation in the kelp *Nerocystis* (Phaeophyceae). *J. Phycol.*, **16**, 138-142.
- Edwards G., Walker D.**, 1983. C3, C4 Mechanisms and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis. Blackwell Scientific, Oxford, 524 pp.
- Fogg G.E.**, 1966. The extracellular products of algae. In : H. Barnes (Ed.). *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* George Allen and Unwin Ltd, London, Vol. 4, pp 195-212.
- Gerbal M., Verlaque M.** (1995). Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés. *Oceanologica acta*, **18**(5), 557-571.
- Gordon D.M., Chase S.C., Grey K.A., Simpson C.J.**, 1994. Changes to the structure and productivity of a *Posidonia sinuosa* meadow, during and after imposed shading. *Aquat. Bot.*, **47**, 265-275.
- Goubin, C., F. Loquès**, 1991. Germinating *Zostera noltii* Hornemann found in the Etang de Diana, Corsica. *Aquat. Bot.*, **42**, 75-79.
- Grillas P., Lescuyer F., Charpentier A.**, 1994. Etude des herbiers de *Zostera noltii* dans le Vaccarès en 1993 et 1994. *Rapport Station Biologique de la Tour du Valat*, 13 pp.
- Grime (1979) voit thèse
- Harrison P.G.**, 1993. Variations in demography of *Zostera marina* and *Zostera noltii* on an intertidal gradient. *Aquat. Bot.*, **45**, 63-77.
- Henley W.J., Levavasseur G., Franklin L.A., Osmond C.B., Ramus J.**, 1991. Photoacclimatation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta*, **184**, 235-245.
- Holtan H., Kamp-Nielsen L., Stuanes A.O.**, 1988. Phosphorus in soil, water and sediment : an overview. *Hydrobiologia*, **170**, 19-34.
- Hootmans M.J.M.**, 1994. A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L.. In : W. Van Vierssen, M.J.M. Hootmans and J.E. Vermaat (Eds.), *Lake Veluwe, A Macrophyte*

dominated System under Eutrophication Stress. *Geobotany* 21. Kluwer, Netherlands, pp 250 - 286.

Hootmans M.J.M., Vermaat J.E., 1994. Light-response curves of *Potamogeton pectinatus* L. as a function of plant age and irradiance level during growth. In : W. van Vierssen, M.J.M. Hootsmans and J.E. Vermaat (Eds.), Lake Veluwe, A Macrophyte dominated System under Eutrophication Stress. *Geobotany* 21. Kluwer, Netherlands, pp 62-117.

Hootsmans, M.J.M., J.E. Vermaat, W. van Vierssen, 1987. Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrasses from the Netherlands: *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem.. *Aquat. Bot.*, **28**, 275-285.

Jacobs (1982) voir thèse

Jacobs R.P.W.M., 1984. Biomass potential in eelgrass (*Zostera marina* L.). *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, **2**(1), 49-80.

Jacobs, R.P.W.M., T.M.P.A. Noten & E. Claassen, 1983. Populations and growth characteristics of the seagrass *Zostera noltii* Hornem in the Dutch Wadden Sea. Proc. In: International Symposium on Aquatic Macrophytes, 18-23 September: 95-100.

Jacobs, R.P.W.M., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, **7**, 151-172.

Jassby A.D., Platt T., 1976. Mathematical formulation of the relation ship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 540-547.

Jimenez C., Niell F., Algarra P., 1987. Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* Hornem., *Aquat. Bot.*, **29**, 217-226.

Kirk J.T.O., 1983. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press.

Kirk J.T.O., Tyler P.A. (1986). The spectral absorption and scattering properties of dissolved and particulate components in relation to the underwater light field on some tropical Australian freshwaters. *Freshwater Biology*, **16**, 573-583.

Latala A., 1995. Photosynthetic light-response curves in marine benthic plants from the Thau lagoon. In : Photosynthesis : from light to Biosphere. P. Mathis (Ed.). Kluwer Academic Publishers. Vol. V, 849-852.

- Lavery P.S., 1989. Factors controlling the abundance and dominance of macroalgae species in eutrophic estuaries. *Ph. D. Thesis*, University of Western Australia, 115 pp.
- Lavery P.S., Lukatelitch R.J., McComb A.J., 1991. Changes in composition of Macroalgae in a eutrophic estuary. *Estuar. coast. mar. Science*, **33**, 1-22.
- Lavery P.S., McComb A.J., 1991. The nutritional eco-physiology of *Chaetomorpha linum* and *Ulva rigida* in Peel Inlet, Western Australia. *Bot. Mar.*, **34**, 251-260.
- Lebo M.E., 1991. Particle-bound phosphorus along an urbanized coastal plain estuary. *Mar. Chem.*, **34**, 225-246.
- Leuschner C., Rees U., 1993. CO₂ gas exchange of two intertidal seagrass species, *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem., during emersion. *Aquat. Bot.*, **45**, 53-62.
- Lieutaud A., Burtin C., 1995. Apports en azote et phosphore d'un bassin versant méditerranéen. Impact sur le complexe lagunaire récepteur. *Rapport CEMAGREF - Division ALA*, 90 pp + Annexes.
- Littler M.M., Murray S.N., Arnold K.E., 1979. Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. *Aquat. Bot.*, **7**, 35-46.
- Loquès, F., G. Caye, A. Meinesz, 1988. Flowering and fruiting of *Zostera noltii* in Golfe Juan (French Mediterranean). *Aquat. Bot.*, **32**, 341-352.
- Loquès, F., G. Caye, A. Meinesz, 1990. Germination in the marine phanerogam *Zostera noltii* Hornemann at Golfe Juan, French Mediterranean. *Aquat. Bot.*, **38**, 249-260.
- Madsen J.D., Hartleb C.F., Boylen C.W., 1991. Photosynthetic characteristics of *Myriophyllum spicatum* and six submersed aquatic macrophyte species native to lake George, New York. *Freshwater Biol.*, **26**, 233-240.
- Marsh J.A., Dennison W.D., Alberte R.S., 1986. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **101**, 257-267.
- Masini R.J., Cary J.L., Simpson C.J., McComb A.J. (1995). Effects of light and temperature on the photosynthesis of temperate meadow-forming seagrasses in western Australia. *Aquat. Bot.*, **49**, 239-254.
- McRoy C.P., 1970. Standing stocks and other features of eelgrass (*Zostera marina* L.) populations on the coast of Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 1811-1821.

- Mercier A.** (1973). Etude écologique de la végétation du complexe lagunaire de Bages-Sigean. Biomasse et production primaire des macrophytes. *Thèse 3^o cycle, Université Paris VI*, 105 pp + 120 p non numérotées.
- Moody R.**, 1978. Habitat, population and leaf characteristics of seagrass (*Zostera marina* L.) on Roberts Bank, British Columbia. M. Sc. Thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- Munda L.M.**, 1978). Salinity dependent distribution of benthic algae in estuarine areas of Icelandic fjords. *Bot. mar.*, **21**, 451-468.
- Pedersen M.F.**, 1995. Nitrogen limitation of photosynthesis and growth : Comparison across aquatic plant communities in a Danish estuary (Roskilde Fjord). *Ophelia*, **41**, 261-272.
- Penhale P., Smith W.O.**, 1977. Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 400-407.
- Pérez M., Romero J.**, 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquat. Bot.*, **43**, 51-62.
- Pérez, M., J. Camp**, 1986. Distribucion espacial y biomasa de las fanerogamas marinas de las bahias del delta del Ebro. *Inv. Pesq.*, **50**, 519-530.
- Pérez-Llorens, J.L., F.X. Niell**, 1993. Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. from Palmones River Estuary, Spain. *Aquat. Bot.*, **46**, 49-66.
- Philippart C.J.M.**, 1995. Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **33**, 205-218.
- Pichot P., Ximenes M.C., Deslous-Paoli J.M, Juge C.**, 1994. Bilan de l'azote et du phosphore dans le système lagune-bassin versant de Thau. Rapport IFREMER DEL / 94.11, 84 pp.
- Pregnall A., Smith R.D., Alberte R.S.**, 1987. Glutamine synthetase activity and free amino acids pools of eelgrass (*Zostera marina* L.) roots. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **106**, 211-226.
- Pregnall A., Smith R.D., Kursar T.A., Alberte R.S.**, 1984. Metabolic adaptation of *Zostera marina* (eelgrass) to diurnal period of root anoxia. *Mar. Biol.*, **83**, 147-147.
- Ramachandran S., Balasubramanian T., Venugopalan V.K.**, 1991. Photosynthesis, respiration and exudation of organic matter by some marine macro-algae. *J. Mar. Biol. Ass. India*, **1 et 2**, 379-384.

- Riouall R.**, 1972. Contribution à l'étude de la flore des étangs de Berre et de Vaine (Bouches du Rhône). *Thèse de spécialité*, Université de Marseille, 528 pp.
- Riouall R.**, 1979. Evolution de la flore benthique des étangs de Berre et de Vaine (Bouches-du-Rhône) de 1971 à 1975. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **37**, 141-147.
- Short F.T.**, 1975. Eelgrass production in Charlestown Pond : an ecological analysis and numerical simulation model. M. Sc. Thesis, University of Rhode Island, Kingston, R.I.
- Sieburth J.**, 1969. Studies on algal substances in the sea. III. Production of extracellular organic matter by littoral marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3**, 290-309.
- Talling J.F.**, 1957. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, **56**, 29-50.
- Terrados J., Ros J.D.**, 1995. Temperature effects on photosynthesis and depth distribution of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in a Mediterranean coastal lagoon : the Mar Menor (SE Spain). *P.S.Z.N.I. : Marine Ecology*, **16**(2), 133-144.
- Van Lent F., Verschuure J.M.** (1994). Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. *Aquat. Bot.*, **48**, 31-58.
- Van Lent F., Verschuure J.M.** (1994). Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. II. Relation with environmental factors. *Aquat. Bot.*, **48**, 59-75.
- Vaquer A., Heurteaux P.**, 1989. Modifications récentes de la végétation aquatique de l'étang du Vaccarès (Camargue, France) liées aux perturbations anthropiques. *Annls Limnol.*, **25**(1), 25-38.
- Verhoeven J.T.A., Van Vierssen W.**, 1978. Structure of macrophyte dominated communities in two brackish lagoons and the island of Corsica, France. *Aquat. Bot.*, **5**, 217-241.
- Vermaat, J.E., J.A.J. Beijer, R. Gijlstra, M.J.M. Hootsmans, C.J.M. Philippart, N.W. van den Brink, W. van Vierssen**, 1993. Leaf dynamics and standing stocks of intertidal *Zostera noltii* Hornem. and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson on the Banc d'Arguin (Mauritania). *Hydrobiologia*, **258**, 59-72.
- Vermaat, J.E., M.J.M. Hootsmans, P.H. Nienhuis**, 1987. Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem, a perennial intertidal seagrass. *Aquat. Bot.*, **28**: 287-299.

- Vermaat. J.E., Verhagen F.C.A.**, 1996. Seasonal variation in the intertidal *Zostera noltii* Hornem. : coupling demographic and physiological patterns. *Aquat. Bot.*, **52**, 259-281.
- Webb W.L., Newton M., Starr D.**, 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra* : a mathematical model. *Oecologia*, **17**, 281-291.
- Weller G., Durel F.**, 1995. Modèle numérique de la remise en suspension du sédiment dans l'étang de Vaccarès. *Rapport Centre d'Océanologie de Marseille - Station Biologique de la Tour du Valat - Réserve Nationale de Camargue*, 31 pp + annexes.
- West R.J.**, 1990. Depth-related structural and morphological variations in an Australian *Posidonia* seagrass bed. *Aquat. Bot.*, **36**, 153-166.
- Ximenes M.C., Sagliocco M.**, 1989. Etude écologique des étangs centraux de la Camargue : le Vaccarès et les Impériaux. *Rapport CEMAGREF - Parc Naturel de Camargue*, 76 pp.
- Zieman J.C, Wetzel R.G.**, 1980. Productivity in seagrasses : methods and rates. *In* : Handbook of Seagrass Biology : An Ecosystem perspective, Phillips R.C and McRoy C.P. (Eds), Garland, New York, 87.
- Zimmermann R.C., Smith R.D., Alberte R.S.**, 1989. Thermal acclimation and whole plant carbon balance in *Zostera marina* L. (Eelgrass). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **130**, 93-109.

Annexe I :
Données de vent et de relations vent-turbidité
au cours des années 1994 et 1995

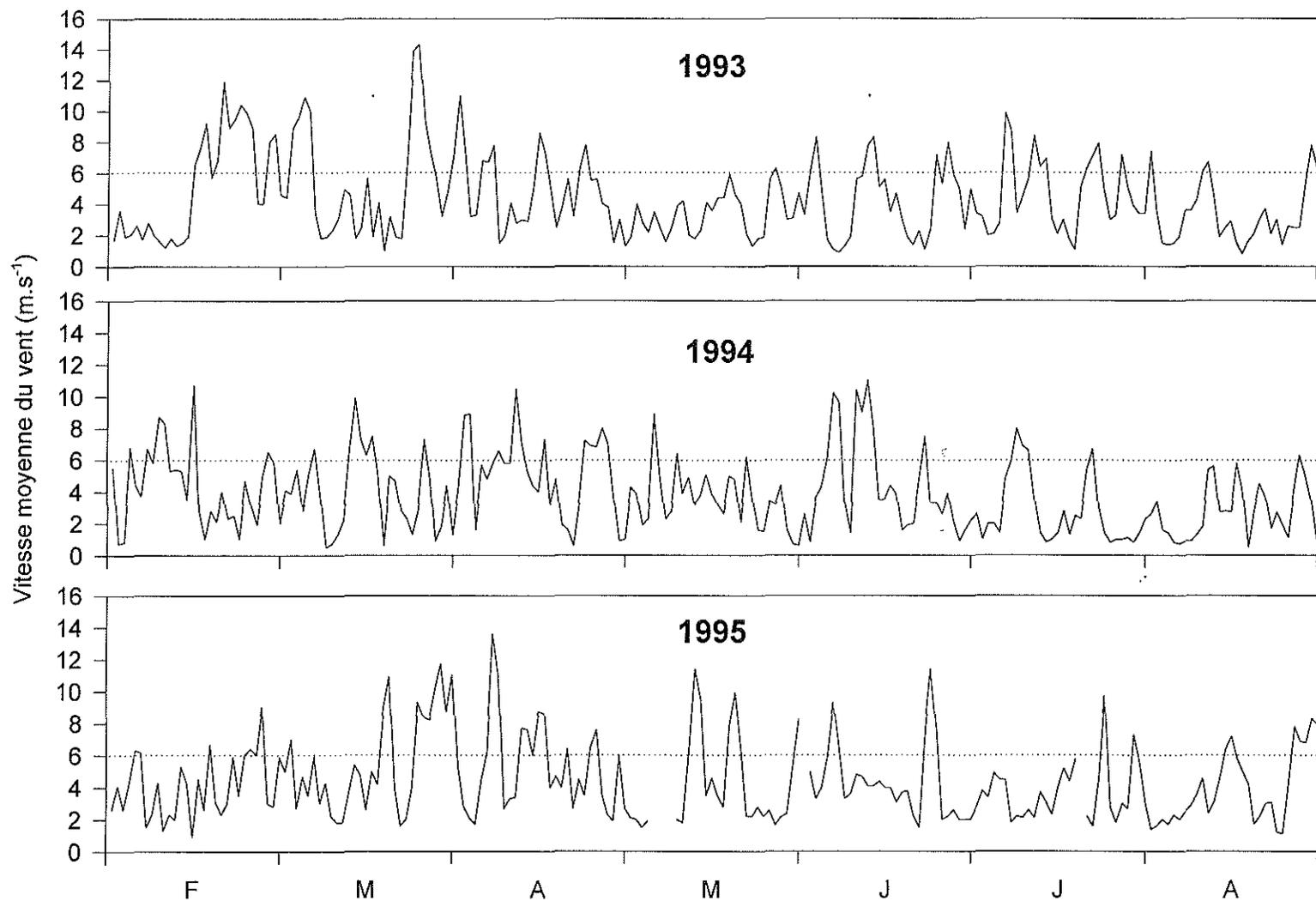


Figure A : Vitesse moyenne journalière du vent à la station météorologique de la Tour du Valat entre les mois de février et d'août de 1993, 1994 et 1995.

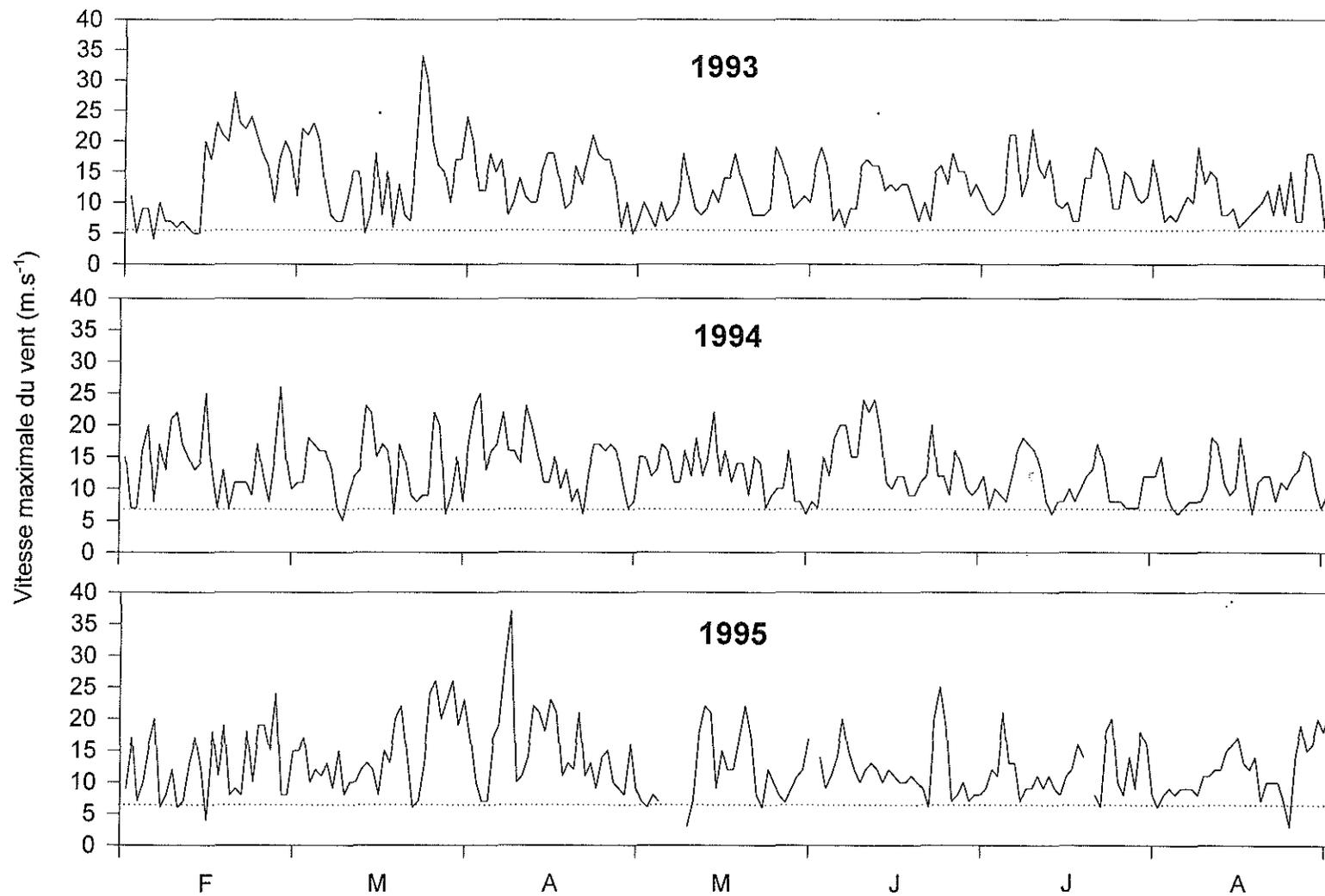


Figure B : Vitesse maximale journalière du vent à la station météorologique de la Tour du Valat entre les mois de février et d'août de 1993, 1994 et 1995.

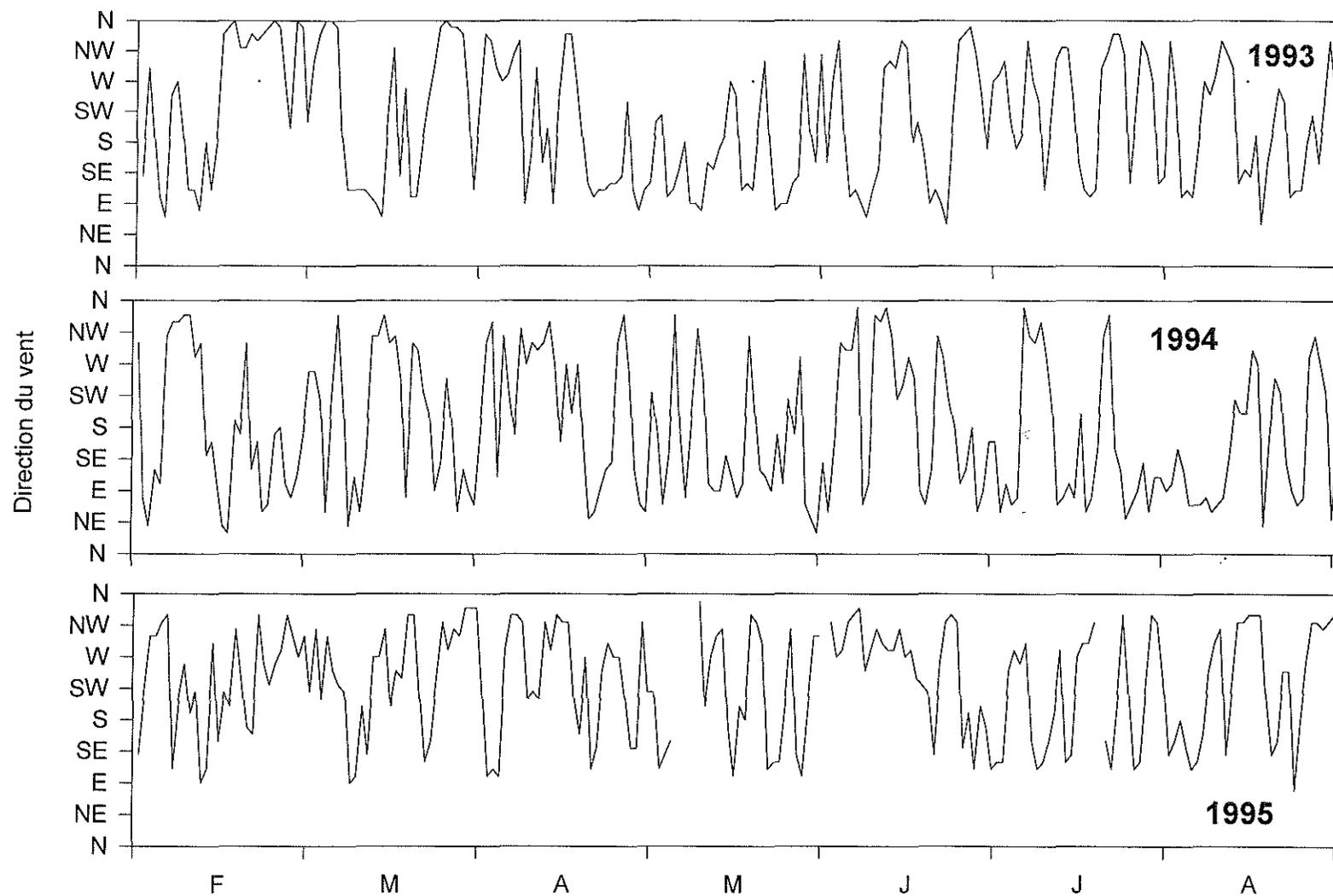


Figure C : Direction du vent maximal journalier à la station météorologique de la Tour du Valat entre les mois de février et d'août de 1993, 1994 et 1995.

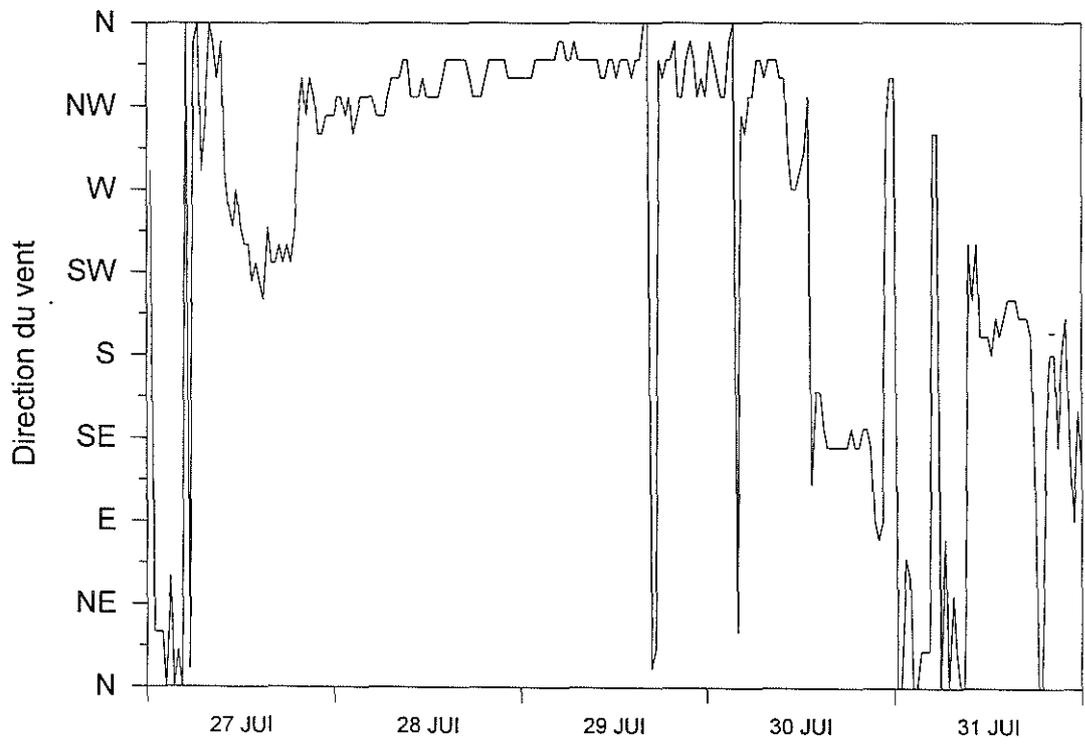
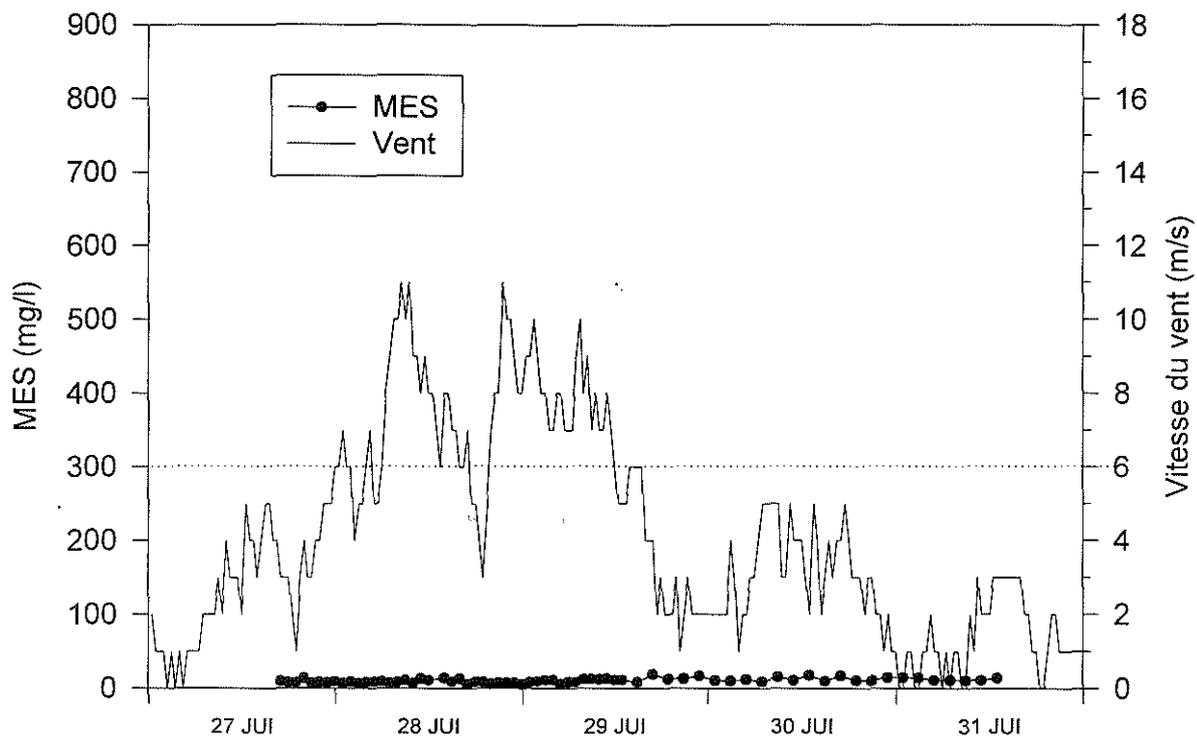


Figure D : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité à la station 2 en juillet 1995.

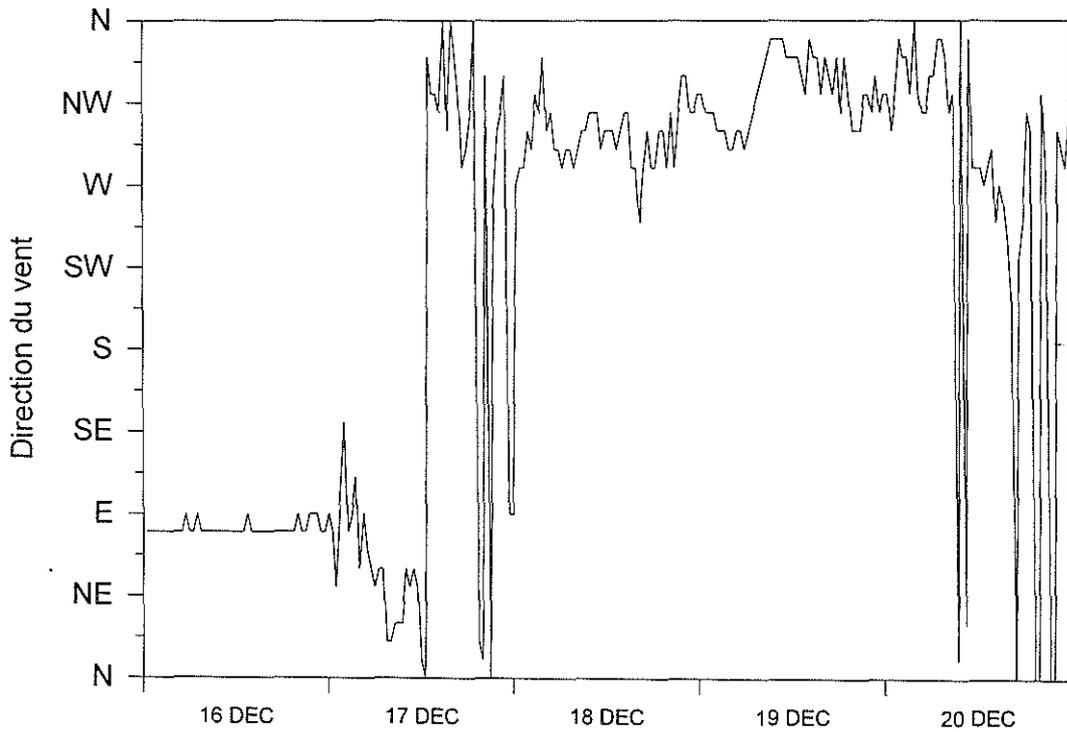
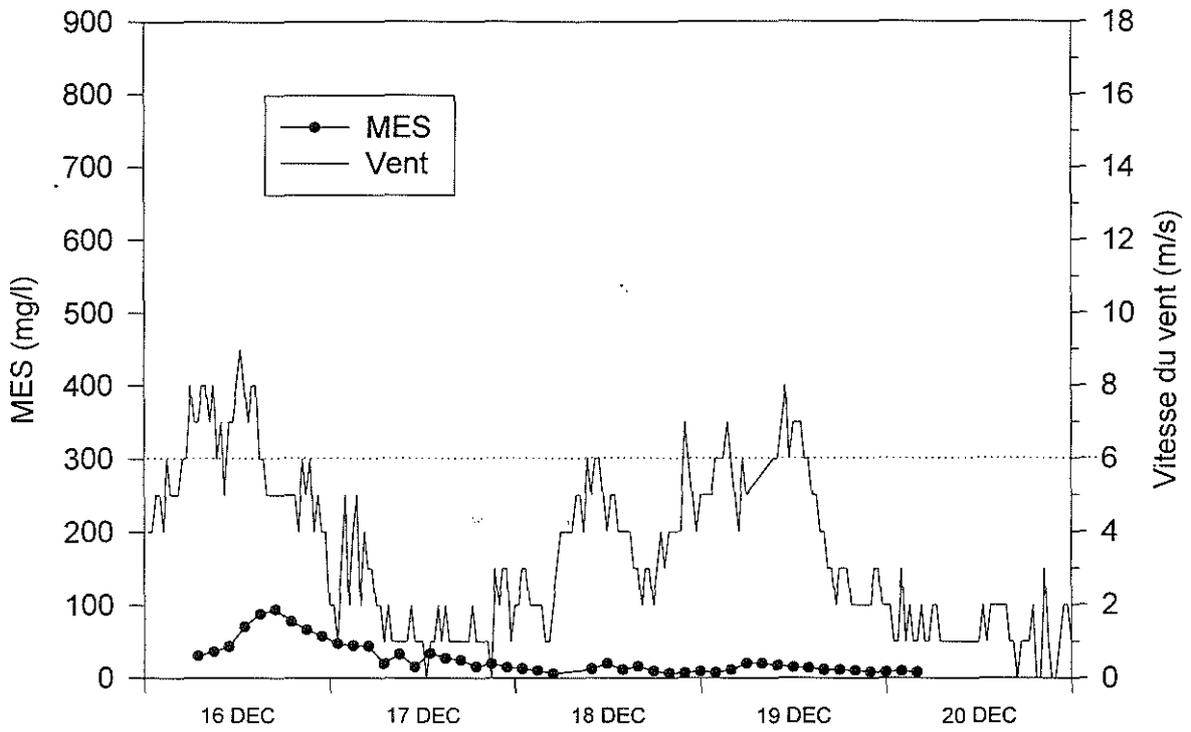


Figure E : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité à la station 2 en décembre 1995.

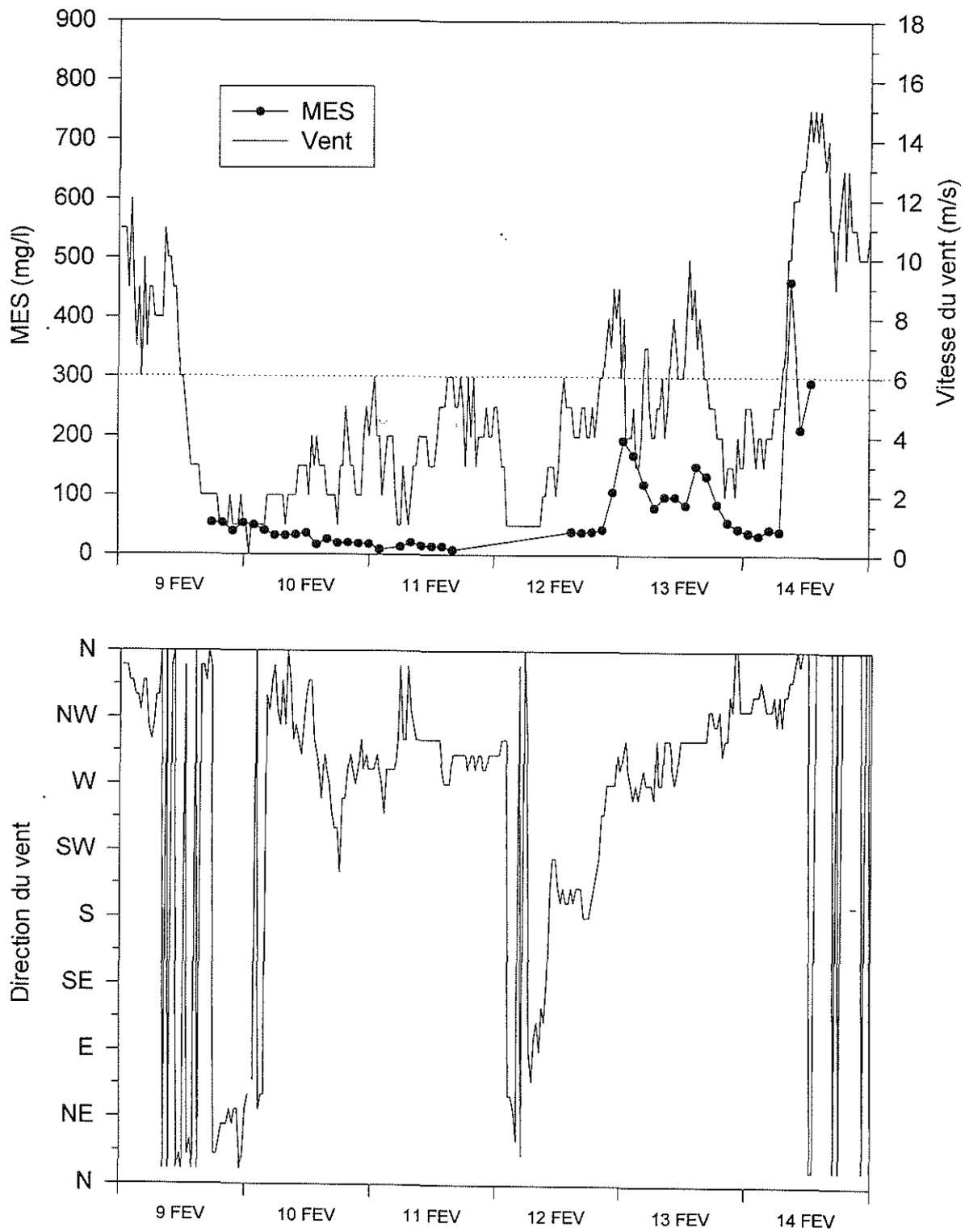


Figure F : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité à la station 2 en février 1995.

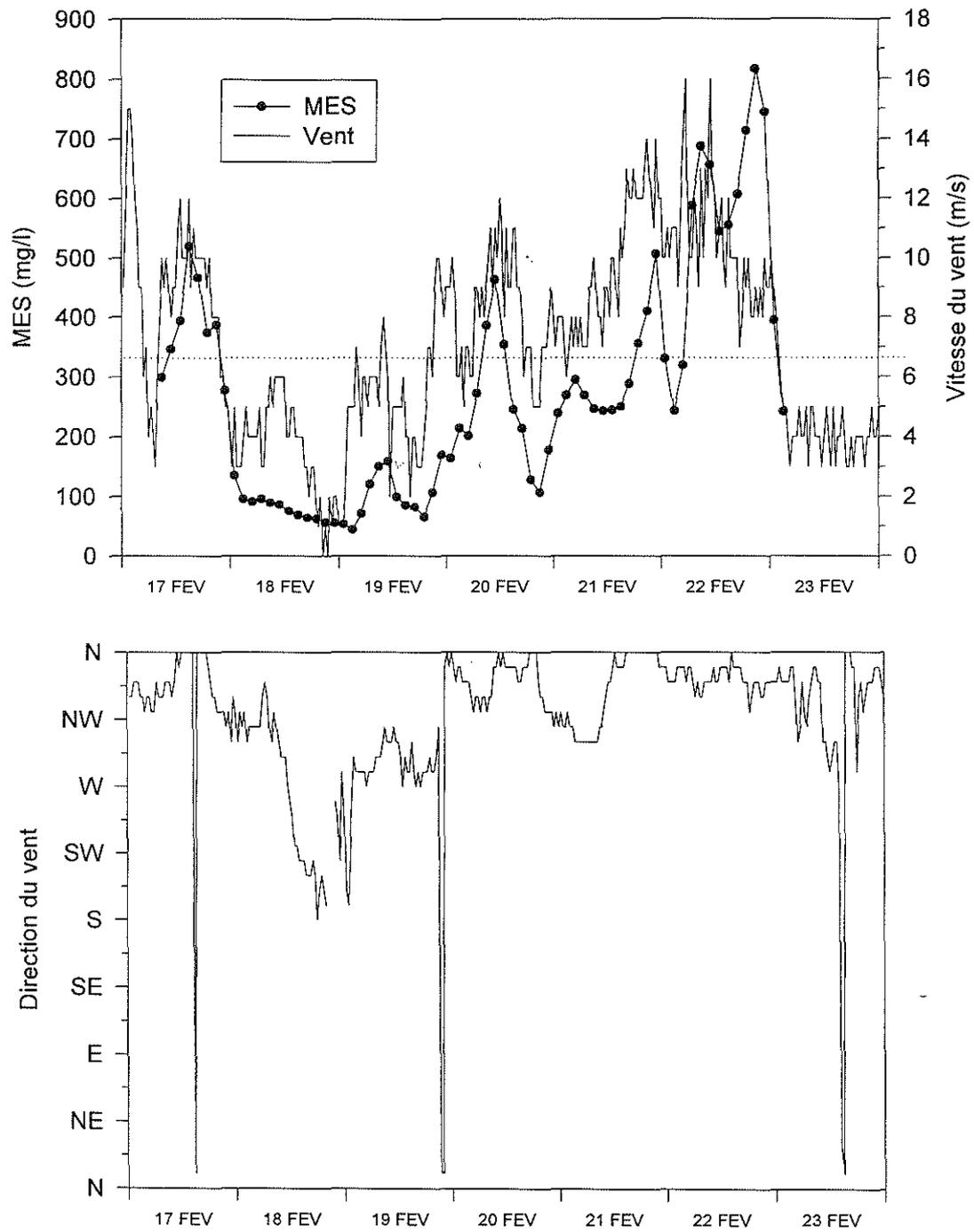


Figure G : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité à la station 2 en février 1995.

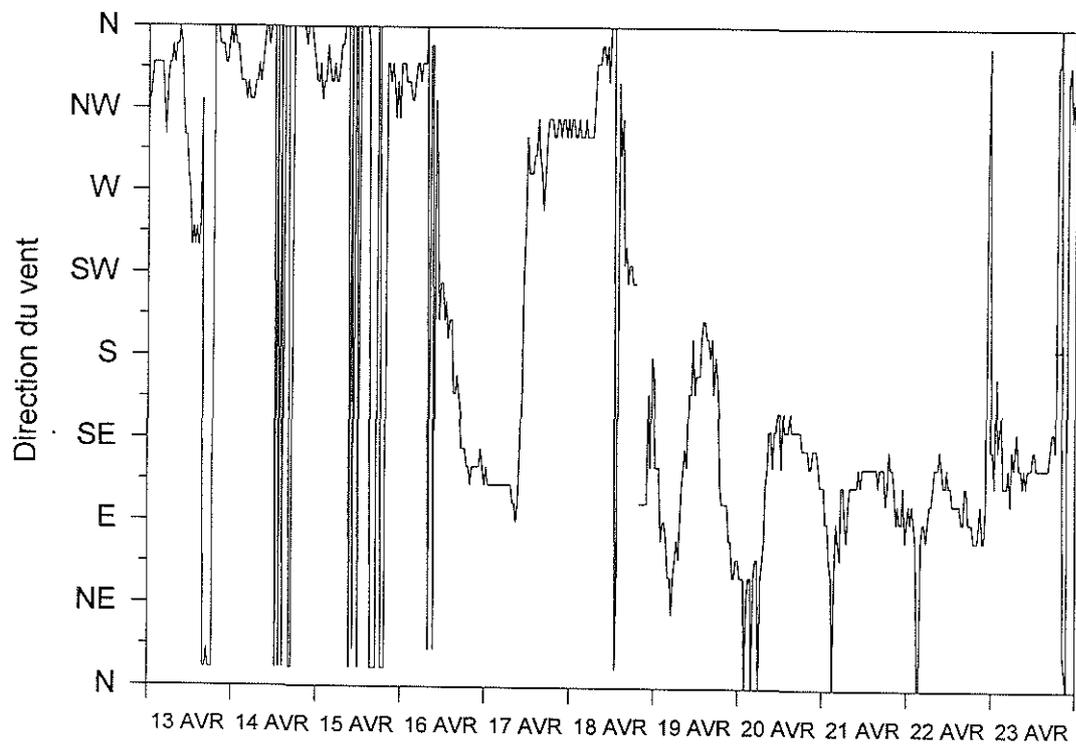
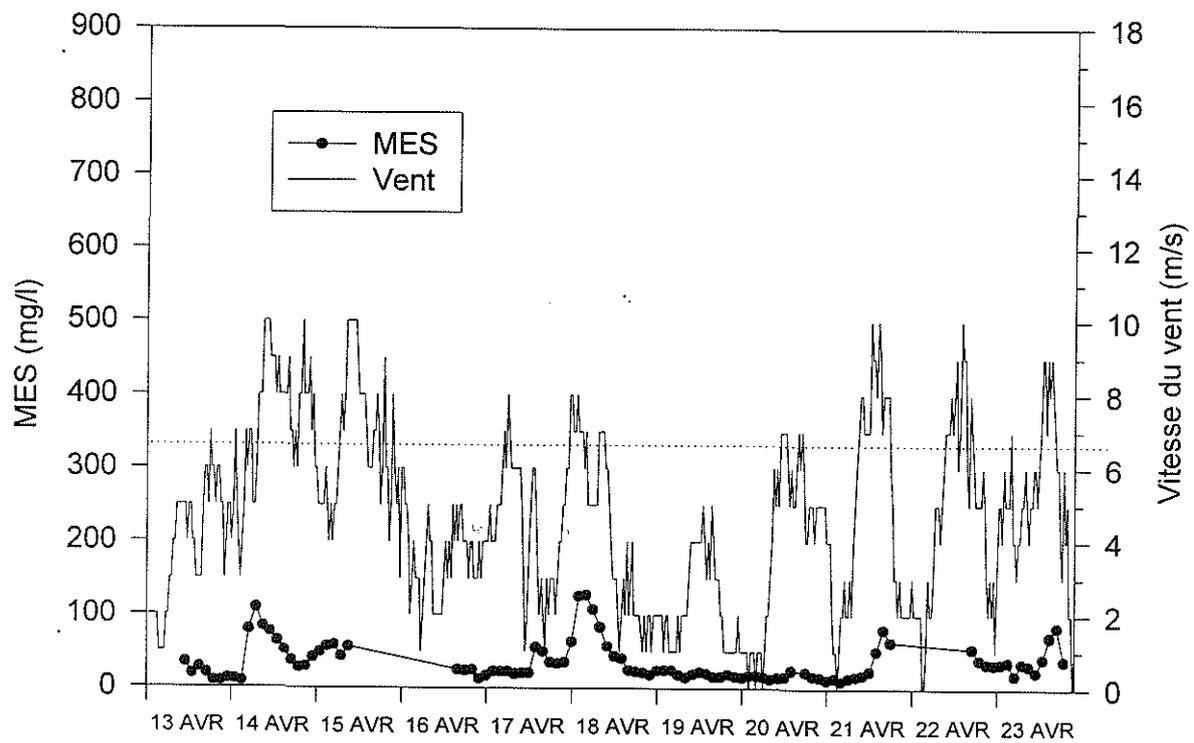


Figure H : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité à la station 2 en avril 1995.

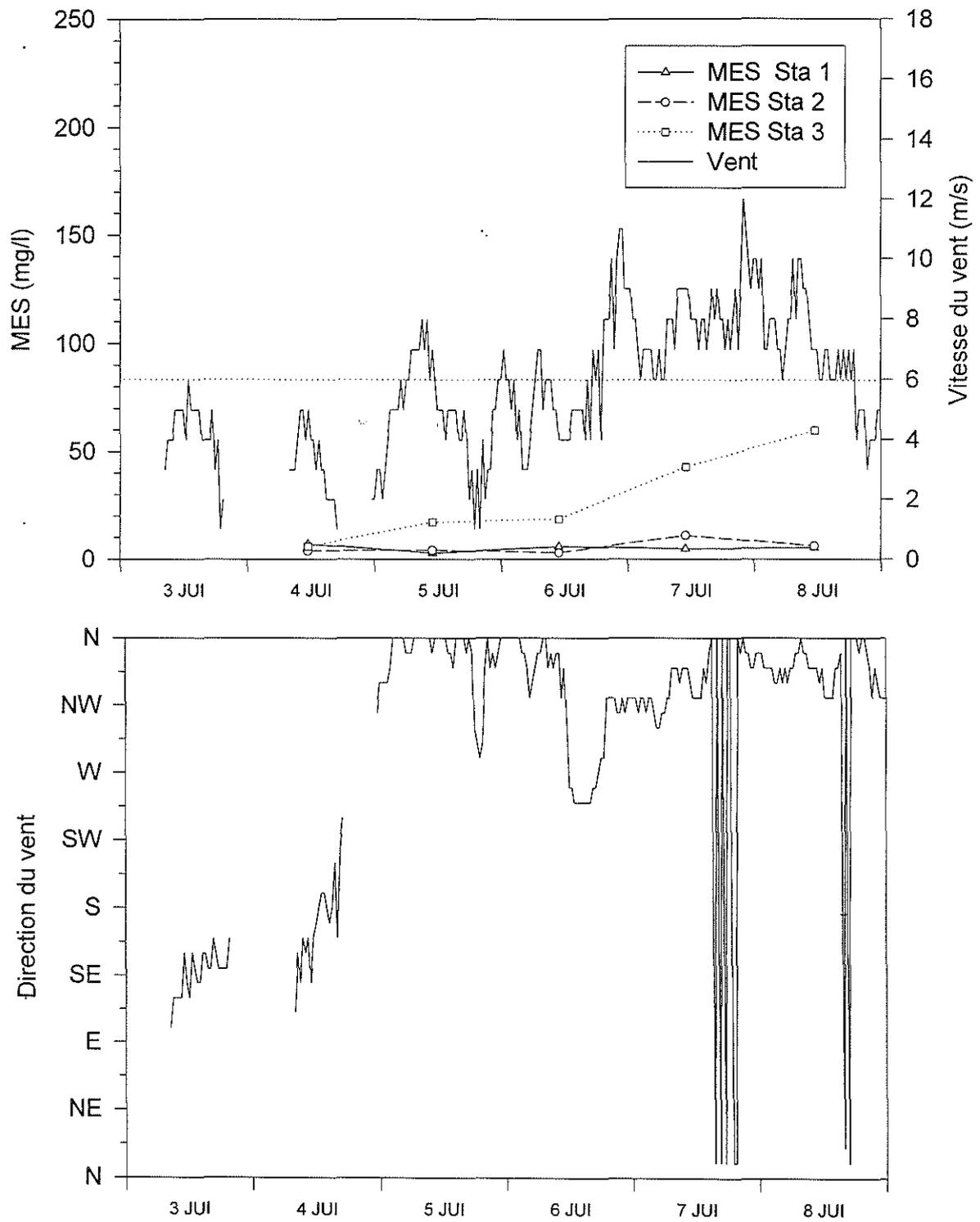


Figure I : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité aux stations 1, 2 et 3 en juillet 1994.

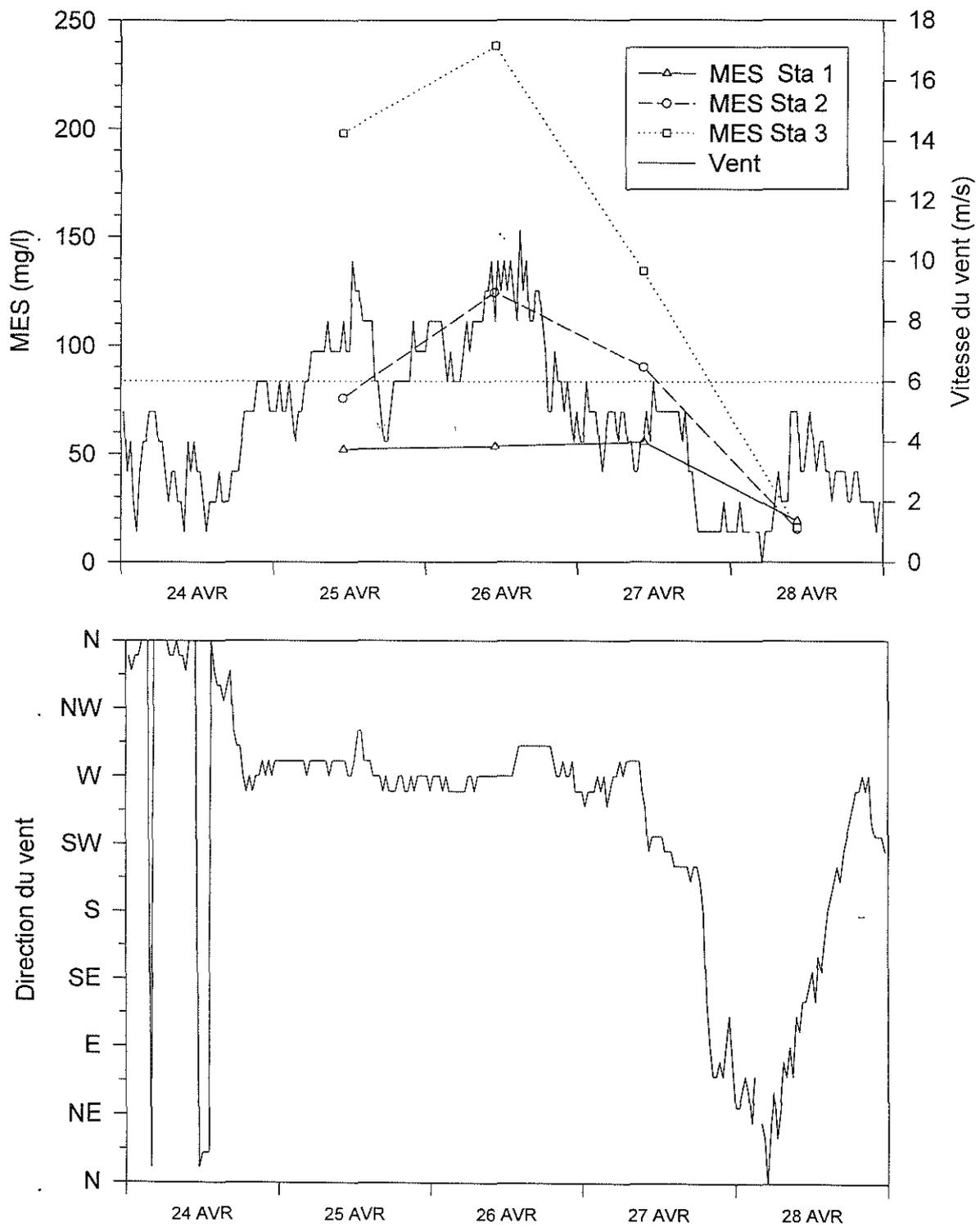


Figure J : Relation entre les caractéristiques du vent (vitesse et direction) et la turbidité aux stations 1, 2 et 3 en avril 1995.

Annexe 2 :
Synthèse des données concernant les teneurs en nutriments
dans les eaux de l'étang du Vaccarès

1. Données disponibles

Les mesures de nutriments (azote et phosphore inorganiques) dans l'Etang du Vaccarès ne concernent que la période récente (1988-1994).

- La première série de mesures a été réalisée par le CEMAGREF entre les mois de février et d'avril 1989 (Ximenes et al., 1989). Cinq stations situées à l'intérieur de l'étang ont été échantillonnées mensuellement. Des dosages de nitrate et de phosphate étaient réalisés dans les échantillons.

- De mai 1990 à mai 1991, De Groot (1992) a effectué des prélèvements bimensuels sur certaines des stations définies par le CEMAGREF (1, 7 et 8), correspondant aux zones est, centre et ouest de l'étang. Dans ces échantillons, De Groot (1992) dosait le phosphate et les formes inorganiques de l'azote (nitrate, nitrite et ammonium). Malheureusement, les résultats concernant l'azote ne donnent pas le détail des concentrations de ces trois formes mais leur somme.

- Enfin, on dispose des résultats d'une campagne de mesures réalisée en mars 1994 par P. Heurteaux (Chauvelon, com. pers.) dans les mêmes trois stations du Vaccarès. Dans ces échantillons, le phosphate et les différentes formes de l'azote inorganique ont été dosés. On trouve ici les premières et les seules valeurs de concentration en ammonium dans les eaux de l'étang.

Quoique ces données soient relativement disparates, on peut tenter de les synthétiser afin d'obtenir une vue générale du régime des nutriments dans l'eau de l'étang et de leur éventuelle évolution dans le temps.

2. Résultats

2.1. Phosphate (valeurs exprimées en $\mu\text{mol/l}$ de P-PO_4) (Figure X)

En 1988-89, le phosphate est présent pendant toute l'année dans l'ensemble de l'étang du Vaccarès (Ximenes *et al.*, 1989). Les concentrations en ce nutriment sont plus faibles dans les stations est et centre de l'étang (en moyenne, respectivement 0,81 et 0,71 μMol) que dans la zone ouest (2,2 μMol).

Ces concentrations sont peu importantes en comparaison de celles qui sont mesurées dans d'autres lagunes méditerranéennes. Par exemple, dans l'étang de Thau, Picot *et al.* (1994) indiquent que les teneurs en phosphate dans l'eau fluctuent au cours de l'année entre 1,5 et 4,6 μMol . Les valeurs observées dans les zones néerlandaises abritant des herbiers de zostères (Lac Grevelingen, Zandkreek) sont très similaires à celles de Thau (van Lent *et al.*, 1994).

Les mesures réalisées au cours des années suivantes (1990-91) confirment cette impression de pauvreté en phosphate des eaux du Vaccarès. Un certain nombre de dosages révèlent des quantités de phosphate indétectables à l'analyse. D'autre part, la quasi-totalité des valeurs détectables est inférieure à 0,5 μMol . Au cours de ce cycle annuel, les teneurs en phosphate sont légèrement plus élevées à l'est (0,31 μMol , en moyenne) qu'au centre (0,14 μMol) et à l'ouest (0,16 μMol) de l'étang.

Les dosages réalisés en mars 1994 révèlent, dans les trois stations, des concentrations inférieures au seuil de détection (0,53 μMol).

En 1988-89, Ximenes *et al.* (1989) observent deux pics de phosphate au cours de l'année. L'un de ces maxima, très marqué notamment à l'ouest de l'étang, est estival. Il peut être expliqué par l'accroissement des rejets urbains à cette époque de l'année, ainsi que par les processus de diffusion à partir du stock de phosphate sédimentaire, phénomène conditionné par l'anoxie du sédiment à cette saison. Le second maximum est hivernal et les concentrations sont minimales entre la fin de l'hiver et le début du printemps.

En 1990, De Groot (1992) n'observe pas de pic estival. Dans les trois stations, les concentrations sont plus élevées entre l'automne et le début de l'hiver. Lors de ce suivi, un prélèvement effectué au cours d'un épisode de mistral révèle une teneur en phosphate beaucoup plus forte que les autres. Ce phénomène met en évidence l'impact très important de la remise en suspension des sédiments fins, au niveau desquels est adsorbé le phosphate, sur les teneurs en cet élément dans l'eau de l'étang. En effet, chaque fois que de tels événements se produisent dans le Vaccarès, ils permettent une mise à disposition du

phosphate dans la masse d'eau, qui, même si le phénomène est temporaire, pourra alors être absorbé et stocké par les végétaux.

2.2. Azote (valeurs exprimées en $\mu\text{mol/l}$ de N-NO_3 ou de N inorganique) (Figure X)

En 1988-89, les teneurs en nitrate sont, en moyenne, plus élevées à l'est ($6,3 \mu\text{Mol}$) qu'au centre ($1,3 \mu\text{Mol}$) et à l'ouest ($1,1 \mu\text{Mol}$) de l'étang.

Généralement, le cycle annuel de ce nutriment est caractérisé par un maximum hivernal (apports importants liés au lessivage du bassin versant par les pluies, faible utilisation par les végétaux) et un minimum entre le printemps et l'été.

Dans le Vaccarès, la vidange des rizières apporte brutalement de grandes quantités de nitrate au mois d'août. C'est pendant ce mois que Ximenes et al. (1984) mesurent les concentrations les plus élevées en ce nutriment, notamment au débouché du Fumemorte, à l'est de l'étang. Hormis cet épisode particulier, ces auteurs observent un cycle du nitrate typique, avec des valeurs relativement élevées en hiver (5 à $10 \mu\text{Mol}$, selon les zones) et très faibles entre les mois de mars et de juin. Les concentrations maximales sont ici plus élevées qu'à Thau (Pichot et al., 1994) et à peu près équivalentes à celles du Lac Grevelingen (van Lent et al., 1994). L'absence de données concernant l'ammonium pour cette période est gênante. En effet, cette forme de l'azote, plus directement assimilable par les végétaux que le nitrate, peut atteindre dans l'eau des concentrations similaires à celles de ce dernier. L'ammonium est le produit final de la dégradation de l'azote organique : sa concentration est élevée dans les zones (sédiments, tapis macrophytiques) et pendant les périodes (printemps, été) où ces processus se déroulent majoritairement. Dès lors, il est évident que les concentrations en nitrate et en ammonium présentent des fluctuations qui ne sont pas concordantes.

Ainsi, le fait que le suivi de 1990 prenne en compte globalement les différentes formes de l'azote inorganique explique sans doute l'aspect très chaotique des variations temporelles par rapport au cycle décrit par le CEMAGREF. Les concentrations en azote inorganique mesurées par De Groot (1992) sont plus élevées que les valeurs en nitrate observées deux ans auparavant. Il est impossible de savoir si ce phénomène est imputable à une réelle augmentation des teneurs en nitrate entre 1988-89 et 1990-91, ou à la prise en compte de l'ammonium dans les dosages à cette seconde période. Cette augmentation est particulièrement marquée entre les mois de mars et d'avril. En effet, pendant ces mois,

Ximenes et al. (1989) observent des teneurs nulles (1988) ou très faibles (1989) en cet élément, tandis que De Groot (1992) mesure un pic très important en azote inorganique (jusqu'à 70 μMol). Cet auteur interprète cette forte valeur comme le résultat des processus de reminéralisation de la matière organique. Cela sous-entend que cet azote serait présent sous forme d'ammonium.

Néanmoins, les dosages effectués en mars 1994 font état d'une concentration élevée en nitrate (et non en ammonium) dans l'étang, si on compare ces résultats avec les mesures printanières de 1988 et 1989. Ce phénomène est particulièrement affirmé dans la partie est de l'étang, à proximité du débouché du canal de Fumemorte.

Quoiqu'il soit difficile d'affirmer que les apports d'azote au Vaccarès ont réellement augmenté depuis quelques années, on peut remarquer la coïncidence de ces observations avec l'apparition et la prolifération des Ulves dans la partie est de l'étang depuis 1991. En effet, on sait que le développement de ces algues est conditionné par des concentrations élevées en nutriments.

3. Conclusion

Par rapport à quelques autres lagunes dans lesquelles se développent les zostères, les eaux de l'étang du Vaccarès sont caractérisées par des teneurs relativement élevées en azote inorganique et des concentrations très faibles en phosphate.

Il semble que cette pauvreté en phosphate s'est accentuée récemment. Dans la zone ouest du Vaccarès, où les concentrations estivales étaient les plus élevées, cette diminution pourrait être due à un effort d'assainissement sur cette rive de l'étang. En l'absence de données concernant les concentrations antérieures en ammoniacque (forme azotée majoritaire des rejets domestiques), cette hypothèse est difficile à confirmer. Toutefois, d'un point de vue général, la diminution de la salinité peut également expliquer cette décroissance. En effet, la concentration en phosphate dans l'eau est dépendante des mécanismes d'adsorption-désorption de ces ions sur les particules. Or, il est connu depuis longtemps que les conditions chimiques qui règnent en eau douce, par rapport aux conditions marines, favorisent les phénomènes d'adsorption du phosphate sur les particules, notamment sur le fer et l'aluminium (cf revue bibliographique dans Holtan et al., 1988; Böstrom et al., 1988; Lebo, 1991).

L'enrichissement en nitrate qui semble se dessiner, au moins au printemps, pourrait être dû aux effets conjoints de l'intensification de la rhiziculture sur les bassins versants du Vaccarès et à l'absence de dilution de ces apports par des entrées d'eau de mer. En effet, le nitrate est la forme azotée prépondérante dans les apports de type agricole. Comme nous l'avons déjà souligné, le développement important des ulves à partir du début des années 1990 reflète sans doute cette évolution du Vaccarès vers une situation 'eutrophe', au moins du point de vue de l'azote. On peut néanmoins remarquer que les apports de nutriments au Vaccarès (Chauvelon, 1996) restent très modestes si on les compare avec ceux de lagunes languedociennes telles que le complexe lagunaire palavasien (Lieutaud et Burtin, 1995) ou l'étang de Thau (Pichot et al., 1994).

Quoiqu'il en soit, cette évolution demande à être confirmée par un suivi régulier des concentrations en nutriments dans les eaux de l'étang, suivi qui débutera au cours de l'été 1996.

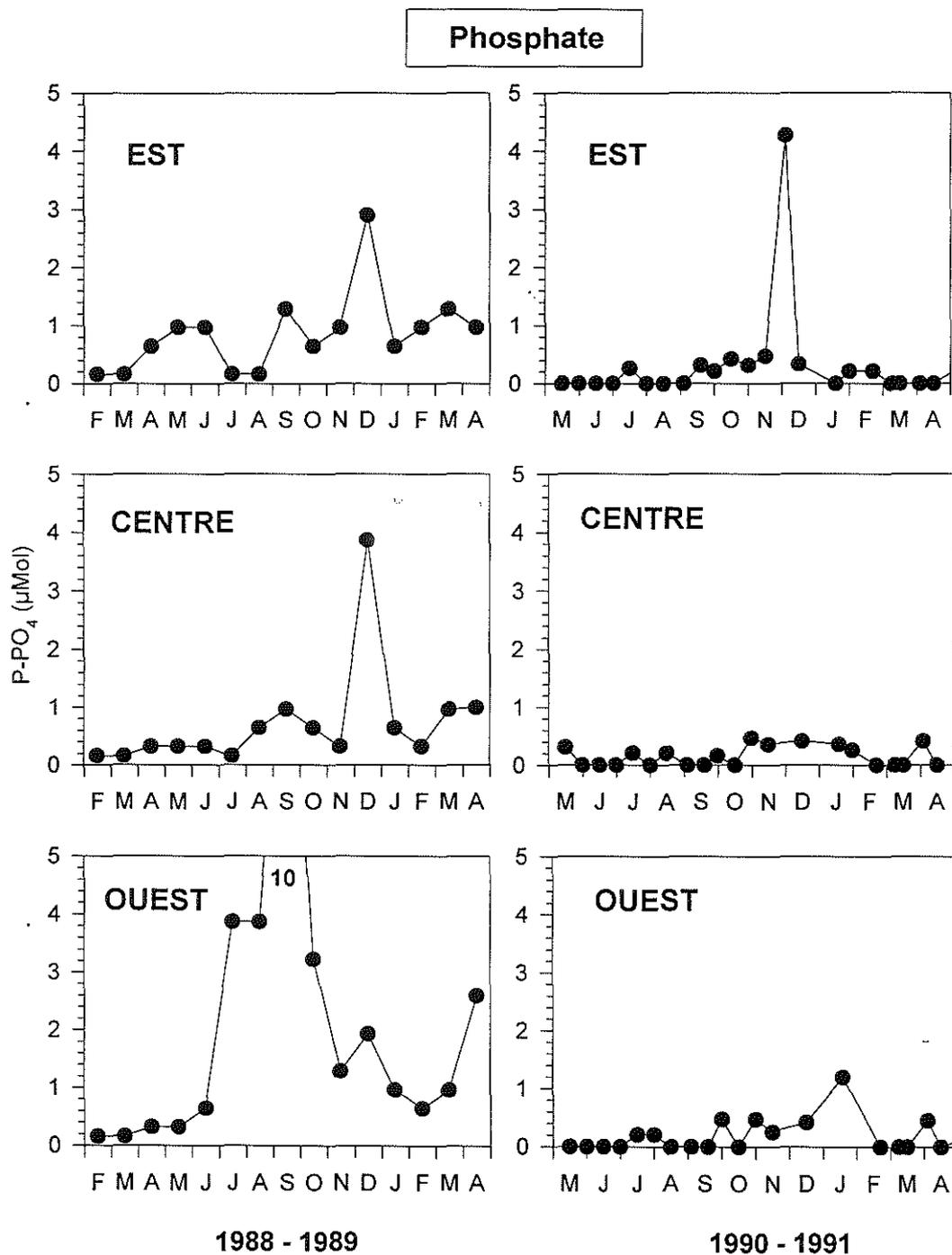


Figure X : Evolution des teneurs en phosphate ($\mu\text{Mol P}$) dans l'eau de l'étang du Vaccarès entre 1988 et 1991.

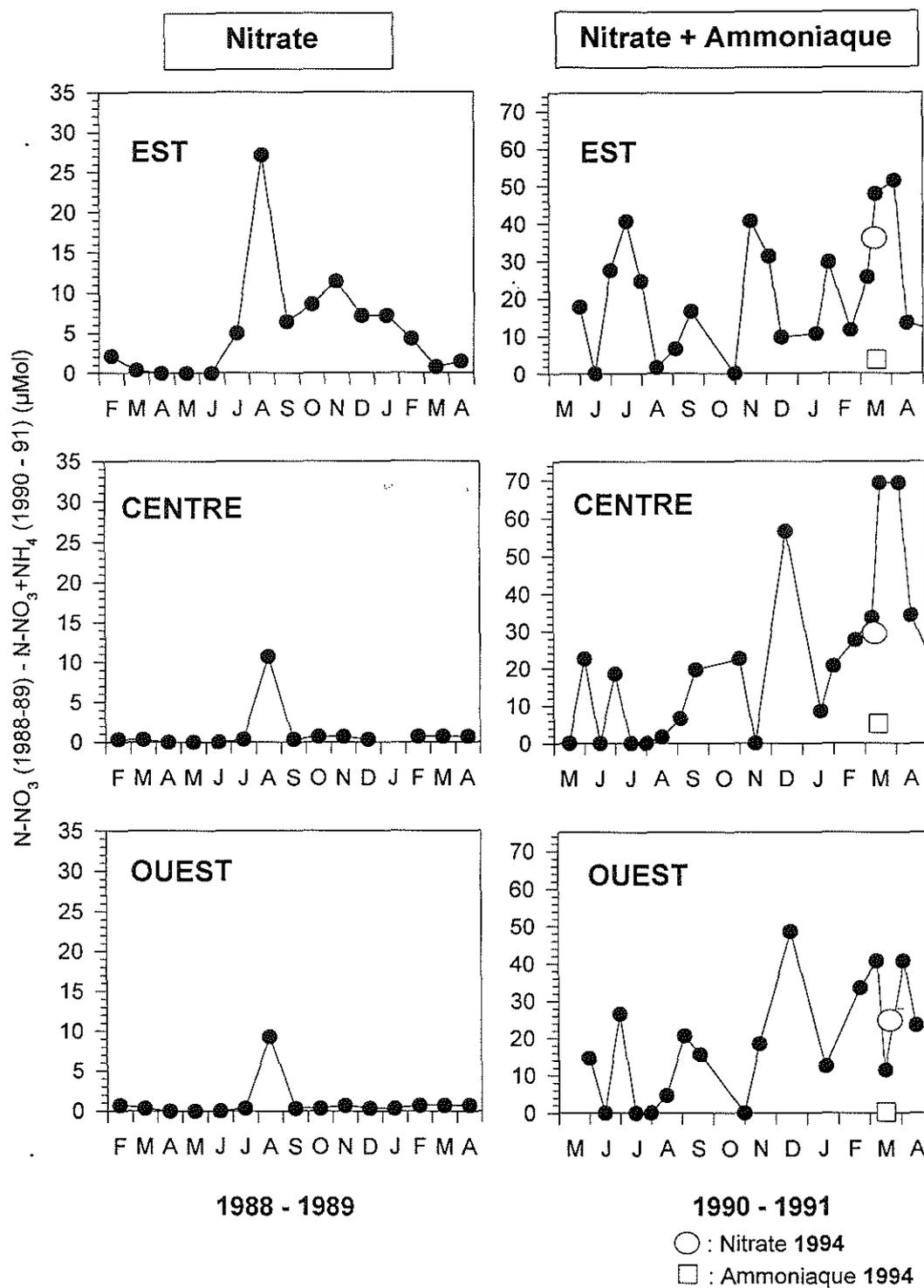


Figure X : Evolution des teneurs en azote inorganique ($\mu\text{Mol N}$) dans l'eau de l'étang du Vaccarès entre 1988 et 1991 (Attention : les échelles des graphes de droite et de gauche sont différentes).