

THESE de DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 6

Spécialité:

OCEANOLOGIE BIOLOGIQUE ET ENVIRONNEMENT MARIN

Présentée

par M. Martin PLUS

pour obtenir le grade de DOCTEUR de l'UNIVERSITE PARIS 6

Sujet de la thèse:

**Etude et modélisation des populations de macrophytes dans la
lagune de Thau (Hérault, France).**

Soutenue le 24 janvier 2001

Devant le jury composé de:

Annie CHAPELLE (Examineur)
Jean-Marc DESLOUS-PAOLI (Examineur)
Aline FIALA-MEDIONI (Présidente)
Joao GOMES FERREIRA (Rapporteur)
Paul NIVAL (Directeur)
Gérard PERGENT (Rapporteur)

Con el palo y la vela va mi barquito, cruzando la bahía, mu' de'pacito
Y q' airoso cuando el viento la sopla, y corre garboso, corre garboso

« Pueblos de la tierra mía », Alegrías
(Pepe de Lucía / guitarra: Tomatito)

A mes parents,

A Laura.

Les choix réalisés au début de ce travail l'ont placé à l'intersection de plusieurs disciplines telles que l'écologie lagunaire, la modélisation mathématique, la physiologie végétale ... Cette thèse n'aurait donc pu être menée sans les collaborations, discussions et rencontres que j'ai pu avoir avec de nombreuses personnes d'horizons bien souvent différents. Je voudrais ici toutes les remercier.

Je voudrais tout d'abord remercier Monsieur le professeur Paul NIVAL, pour m'avoir accordé sa confiance et accepté d'être directeur de cette thèse, et Monsieur Jean-Claude SAUVAGNARGUES pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et toujours permis de travailler dans les meilleures conditions.

Madame Aline FIALA et Messieurs Joao GOMES FERREIRA et Gérard PERGENT ont accepté de lire et juger ce manuscrit, qu'ils en soient remerciés.

Annie CHAPELLE et Jean-Marc DESLOUS-PAOLI ont été, dès mon stage de DEA et durant ces trois années de thèse, mes tuteurs et m'ont toujours soutenu et dirigé avec une infinie gentillesse. Annie a partagé avec moi ses connaissances étendues dans le domaine de la modélisation en particulier des écosystèmes lagunaires, et Jean-Marc a su me faire saisir toute la complexité d'un milieu naturel fascinant, n'hésitant jamais à me donner de son temps pour effectuer des sorties, toujours agréables, sur et sous la surface de la lagune de Thau. C'est avec admiration que j'ai pu constater leur infime patience lors de mes errements scientifiques. Ils leur restent certainement bien des choses à m'apprendre, j'espère donc pouvoir garder le contact aussi longtemps que possible. Qu'ils trouvent en ces quelques lignes toute ma gratitude et mon amitié.

Je voudrais exprimer aussi toute ma reconnaissance à Alain MENESGUEN, pour les discussions que nous avons pu avoir lors de mes passages au laboratoire DEL/EC de l'IFREMER à Plouzané. Ces moments se sont révélés à chaque fois extrêmement fructueux pour mon travail.

Je suis également particulièrement redevable à Isabelle AUBY de m'avoir fait pénétrer le monde (merveilleux ?) des phanérogames marines et en particulier de m'avoir transmis une partie de ses connaissances sur une petite zostère bien attachante. Sa générosité et sa manière d'envisager le travail de recherche scientifique sont et resteront pour moi, un exemple.

Au sein du laboratoire IFREMER de la DEL à Sète, Philippe SOUCHU et Claude LE BEC ont toujours su répondre rapidement à mes questions aussi nombreuses que subites, je les en remercie vivement. Françoise DAGAULT, qui doit être au beau milieu de l'Océan Atlantique en ce moment, a participé à une part importante des mesures de terrains. Sa disponibilité et ses compétences en chimie marine m'ont été d'un grand secours, un grand

merci et bon vent Françoise. Je voudrais aussi remercier Claude JUGE, le maître es-Corel de la station, dont certaines illustrations pourront être contemplées dans cet ouvrage. Le laboratoire ne pourrait pas fonctionner sans Colette SOSPEDRA et Geneviève GUILLOUET, merci à toutes les deux pour leur gentillesse et leur efficacité.

Jean-Marc FROMENTIN et Philippe GROS, ont très aimablement contribué à combler certaines de mes lacunes en statistiques, n'hésitant jamais, à chaque demande à me consacrer un temps précieux. Qu'ils reçoivent ici, toute ma reconnaissance.

Mes (trop rares) entretiens avec Pascal LAZURE, du laboratoire IFREMER DEL/AO à Plouzané, m'ont à chaque fois été grandement profitables, me permettant d'observer avec moins de craintes la partie physique hydrodynamique du modèle de Thau. Au-delà de ses compétences, je voudrais le remercier pour sa gentillesse et sa jovialité.

J'adresse aussi mes plus vifs remerciements à Thierry LAUGIER, pour les discussions que nous avons eues sur les herbiers de la lagune de Thau. Ses données m'ont été en outre, d'une grande utilité pour la calibration et la validation du modèle "Zostères".

Au sein de la station IFREMER de Sète, tous m'ont accueilli avec une grande gentillesse, je voudrais leur exprimer à tous mes vifs remerciements, et en particulier à Gildas LE CORRE et Ysabelle CHERET pour l'aide qu'ils m'ont apporté à chaque fois que les inévitables petits pépins informatiques survenaient. Ysabelle est sans aucun doute celle qui a le plus de fois passé le seuil de ma "cave", là bas, tout au bout du couloir ... Un grand merci pour ses encouragements. Isabelle LA JEUNESSE a su me supporter durant deux années dans cet "antre doctoral", je l'en félicite et lui transmets tous mes vœux de réussite.

Je n'oublierai pas non plus l'atelier de graphisme Mine de Rien, qui voue sans doute maintenant un culte à la déesse Zostère, et j'en suis peut-être pour quelque chose ... Merci pour leurs conseils, merci pour tes dessins, Frangin !

Je ne peux terminer ces remerciements sans adresser toute mon affection à ma famille pour leur soutien sans faille, ainsi qu'à ma seconde famille espagnole et mes amis pour leurs encouragements de chaque instant. J'aurais une pensée particulière pour Laura, qui a supporté mon caractère irascible et mes fréquentes absences de fin de thèse ... Gracias a ti, Murcianica.

Cette étude n'aurait pu être menée sans les soutiens financiers de la Région Languedoc Roussillon et de l'IFREMER.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	13
PREMIERE PARTIE: ETUDE DES PROCESSUS LIES A LA PRODUCTION DES PHANEROGAMES	33
Introduction	35
Photosynthèse et respiration: Observation <i>in situ</i> de la production primaire d'herbier à <i>Zostera noltii</i> à l'aide de cloches benthiques	37
2.1 Site d'étude	37
2.2 Matériel et méthodes	39
2.3 Résultats	47
2.4 Discussion	57
2.5 Conclusion	63
Croissance des feuilles de <i>Z. noltii</i>	65
3.1 Etude de la croissance <i>in situ</i> par la technique de SAND-JENSEN (1975)	65
3.1.1 Matériel et méthodes	65
3.1.2 Résultats	73
3.1.3 Discussion	75
3.2 Etude de la limitation par l'ammonium de la croissance en mésocosmes	81
3.2.1 Introduction	81
3.2.2 Avril 1998, première expérimentation, matériel et méthodes	81
3.2.3 Résultats	87
3.2.4 Discussion	93
3.2.5 Août 1998, deuxième expérimentation, améliorations apportées	96
3.2.6 Résultats	101
3.2.7 Discussion	105
Variations saisonnières d'un herbier à <i>Z. marina</i> , étude d'un cas particulier: suivi de recolonisation d'un site perturbé par une crise anoxique.	109
4.1 Introduction	109
4.2 Site d'étude, matériel et méthodes	111
4.3 Résultats	119
4.3.1 Biomasses et densités	119
4.3.2 Recrutement (végétatif) et mortalité	125
4.3.3 Croissance de l'hypogée	127
4.4 Discussion et conclusion	129
DEUXIEME PARTIE: MODELISATION DE LA CROISSANCE D'UN HERBIER A <i>ZOSTERA NOLTII</i> . MODELE MEZO-1D	137
1. Modélisation de la production primaire. Description des variables d'état et des processus liés à la photosynthèse et à la respiration	141
1.1 La photosynthèse des zostères	142

1.2	La respiration des zostères	145
1.3	La photosynthèse et la respiration des épiphytes	146
2.	Calibration du modèle de production primaire sur les mesures « cloches benthiques »	149
2.1	Conditions aux limites et caractéristiques géométriques du système	149
2.2	Conditions initiales	151
2.3	Variables forçantes et discrétisation des équations	151
2.4	Calibration du modèle	153
2.5	Résultats du modèle de production primaire et validation	155
2.6	Discussion	157
3.	Prise en compte du cycle de l'azote: Description du modèle à quotas MEZO-1D	163
3.1	Schéma conceptuel	163
3.2	Description des processus élémentaires	165
3.2.1	La croissance des zostères	165
3.2.2	La dynamique de l'azote	167
3.2.3	La mortalité des feuilles	169
3.2.4	La mortalité des rhizomes et des racines	171
3.2.5	Le recrutement	172
3.2.6	Les épiphytes	173
3.3	Caractéristiques géométriques du système et couplage au modèle de CHAPELLE <i>et al.</i> (2000)	175
3.4	Variables d'état et équations différentielles	177
3.5	Les conditions aux limites	181
3.6	Les données météorologiques	181
3.7	Calibration du modèle sur l'année 1994	185
4.	Résultats et validation sur l'année 1995	189
5.	Analyse de sensibilité du modèle	199
5.1	Méthode	199
5.2	Résultats et discussion	201
6.	Exploitation du modèle: contributions relatives des phanérogames et du phytoplancton dans la production primaire	205
6.1	Caractéristiques de la simulation	205
6.2	Résultats	207
7.	Conclusions et perspectives	214
TROISIEME PARTIE: MODELISATION DE L'IMPACT DES MACROPHYTES SUR LES CYCLES DE L'AZOTE ET DE L'OXYGENE DANS LA LAGUNE DE THAU		217
Description du modèle 3D couplé physique-biologie de P. Lazure et A. Chapelle		219
1.1	Le modèle hydrodynamique	220
1.2	Le modèle biologique	221
1.3	Le couplage des deux modèles	225

Analyse spatiale des peuplements phytobenthiques et proposition d'une cartographie simplifiée des macrophytes de la lagune de Thau	225
2.1 Introduction	225
2.2 Les espèces retenues	227
2.3 Etude statistique	233
2.4 Analyse de la végétation de la lagune de Thau	235
2.5 Proposition d'une cartographie simple	242
Initialisation des variables représentant les macrophytes	245
3.1 Initialisation des biomasses dans le plan horizontal	247
3.2 Répartition des biomasses dans le plan vertical	249
Les paramètres de la photosynthèse et de la respiration des macrophytes	251
4.1 Méthode de mesure	253
4.2 Effet de la température	255
Mise en équation des processus liés aux macrophytes	258
5.1 Calcul de la lumière disponible	258
5.2 Effet des macrophytes sur l'oxygène dissous	259
5.3 Effet des macrophytes sur l'azote inorganique dissous	263
5.4 Effet des macrophytes sur l'azote organique détritique	267
Simulations et exploitation: importance des macrophytes sur les cycles de l'azote et de l'oxygène	269
6.1 Les conditions initiales et les données météorologiques	271
6.2 Résultats des simulations du mois de janvier 1996	273
6.2.1 La colonne d'eau	275
6.2.2 Le compartiment sédimentaire	283
6.3 Résultats des simulations du mois de juin 1996	291
6.3.1 La colonne d'eau	291
6.3.2 Le compartiment sédimentaire	298
6.4 Estimation de la production totale annuelle	301
Conclusions et perspectives	303
CONCLUSION GENERALE	307
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	319
INDEX DES FIGURES ET DES TABLES	349
ANNEXES	355

INTRODUCTION GENERALE

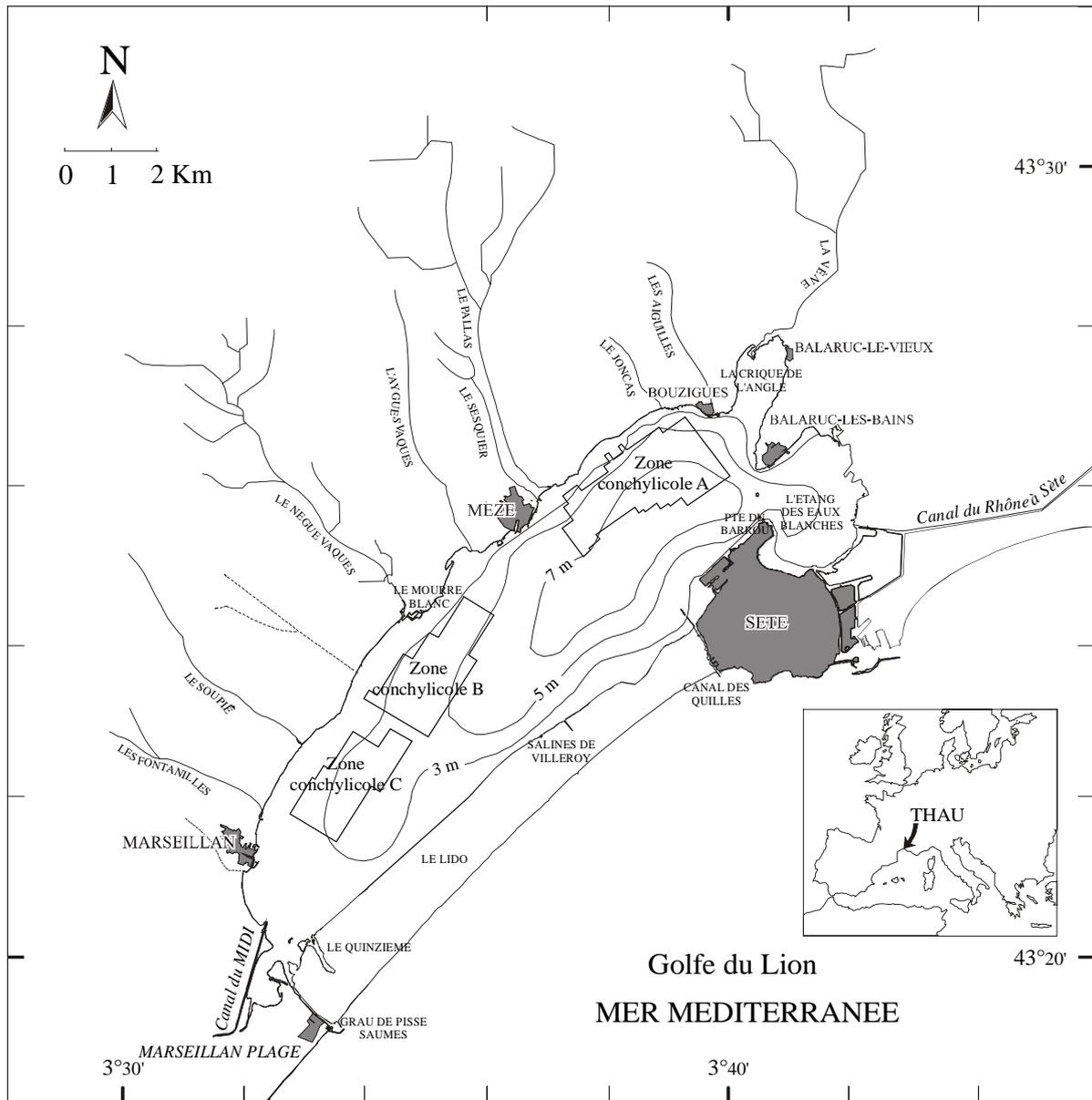


Figure 0.1: La lagune de Thau et son bassin versant, aspect général.

Les zones côtières représentent une portion très faible de la surface des océans (moins de 1 %). La proximité des continents et de leurs apports terrigènes en fait cependant une zone particulièrement productive ayant une importance considérable tant du point de vue écologique, que socio-économique. Au sein de ces zones côtières, les lagunes représentent un secteur de transition entre le monde continental et le monde marin, sous l'influence conjuguée des eaux continentales et des entrées maritimes. En distance linéaire, elles représentent environ 13 % des côtes mondiales et 50 % des côtes du Languedoc Roussillon (ANONYME, 2000). Ces chiffres soulignent l'importance de ces milieux dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers de cette région.

Les lagunes du Languedoc-Roussillon sont issues de la formation d'un cordon littoral sableux à l'Eocène puis, sous l'effet d'un réchauffement climatique au Quaternaire, de la submergence d'une partie du continent en amont du cordon littoral. Par la suite, les actions conjuguées des fleuves (l'Aude, l'Orb, l'Hérault, le Lez, le Vidourle, le Rhône, ...), de la mer Méditerranée et des constructions humaines ont peu à peu façonné les lagunes pour aboutir aux paysages que nous connaissons (FRISONI *et al.*, 1990).

Présentation de l'étang de Thau:

Parmi les quelques 35 étangs du littoral français méditerranéen, la lagune de Thau (figure 0.1) est la plus grande (les estimations de surface varient entre 6800 et 7500 ha, GERBAL, 1994) et la plus profonde avec une profondeur moyenne de l'ordre de 4 m (MILLET, 1989, LAZURE, 1992). Séparée de la mer par un long cordon littoral sableux (le lido), elle communique avec celle-ci par ses deux extrémités, le canal de Sète à l'est et le grau de Pisse Saumes à l'ouest. L'essentiel des échanges, contrôlés par la marée barométrique et la marée astronomique (LAZURE, 1992), se fait au niveau des canaux de Sète (AMANIEU *et*

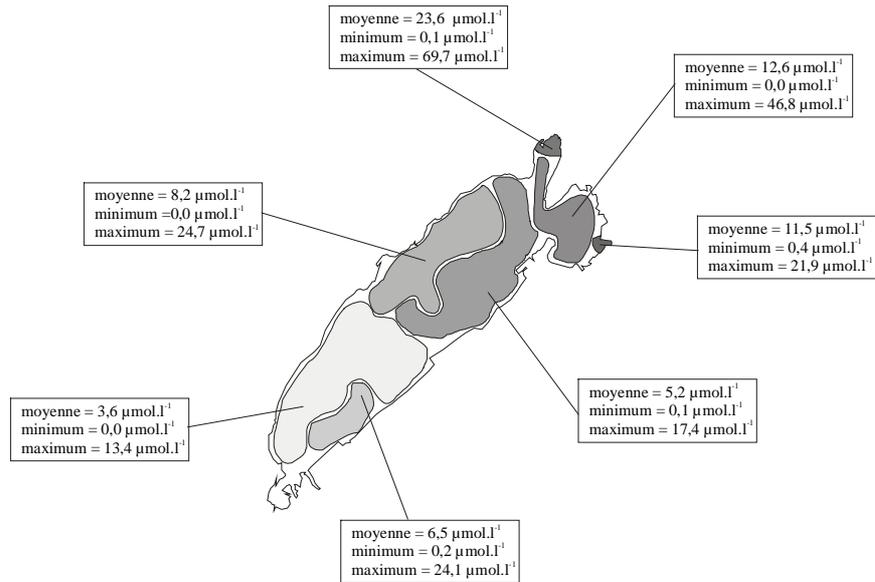


Figure 0.2 a: Répartition des grands groupes homogènes de concentrations en nitrates dans la lagune de Thau définis par CASELLAS *et al.* (1990).

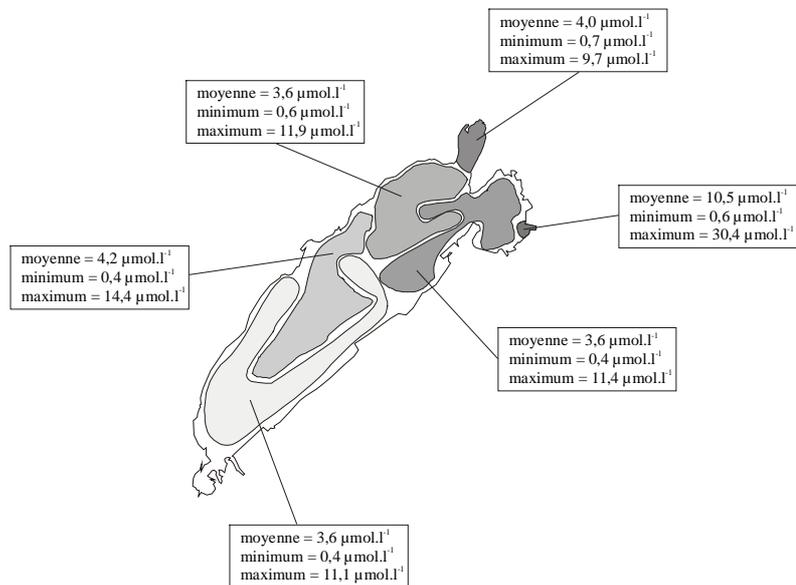


Figure 0.2 b: Répartition des grands groupes homogènes de concentrations en ammonium dans la lagune de Thau définis par CASELLAS *et al.* (1990).

al., 1989). La lagune peut-être séparée en deux bassins principaux: l'étang des Eaux Blanches à l'est, d'une surface d'environ 560 ha, et le Grand Etang à l'ouest, beaucoup plus vaste (environ 6800 ha). A l'ouest, entre les villages de Balaruc et de Bouzigues, le grand étang se termine par un secteur de faible profondeur (à l'exception d'un trou à 25 m de profondeur où surgit une résurgence d'eau douce, la Vise) appelé Crique de l'Angle.

Outre son intérêt écologique, l'étang de Thau est le siège de la plus grande production conchylicole méditerranéenne avec une production annuelle estimée à 13 000 tonnes d'huîtres *Crassostrea gigas* et 2 500 tonnes de moules *Mytilus edulis*. Le stock de coquillages en élevage est par ailleurs estimé à entre 19 000 et 24 000 tonnes (GAGNERY, 1999). Ce stock est réparti sur trois secteurs nommés A (le plus important, entre Bouzigues et Mèze), B et C (entre Mèze et Marseillan) qui recouvrent environ 1/5 de la surface totale de la lagune. Leurs positions respectives sont reportées sur la carte présentée sur la figure 0.1.

➤ ***Le bassin versant:***

Le bassin versant de Thau, occupé principalement par la garrigue et la viticulture, est d'une superficie de 280 km² (AMANIEU *et al.*, 1989). Il est drainé par de nombreux petits ruisseaux de débits très variables (certains ne coulent pas pendant les saisons sèches). Les deux principaux apports d'eau douce sont la Vène et le Pallas et constituent environ 50 % de la totalité des apports pluviaux de l'étang (ANONYME, 1997). Les apports du bassin versant ont fait l'objet d'un suivi par l'Université de Montpellier II dans le cadre du contrat pour l'Etang de Thau (ANONYME, 1997). Les apports de nutriments sont hautement corrélés aux phases de crues et maximaux durant la première onde de crue suivant une période d'assez. Ils sont alors majoritairement entraînés sous forme particulaire pour le phosphore, liés aux

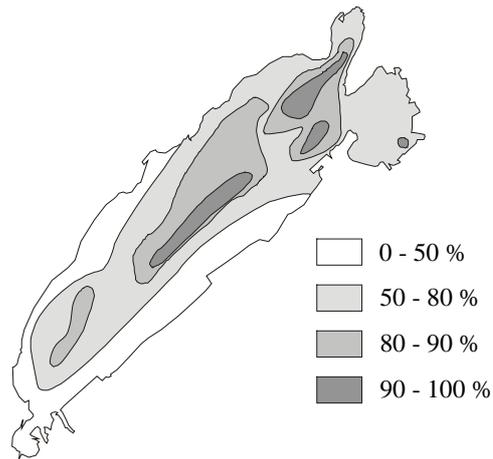


Figure 0.3 a: Granulométrie des sédiments de la lagune de Thau. % de la fraction fine (diamètre des grains $< 63 \mu\text{m}$) des sédiments superficiels de la lagune de Thau. D'après PENA et PICOT (1991).

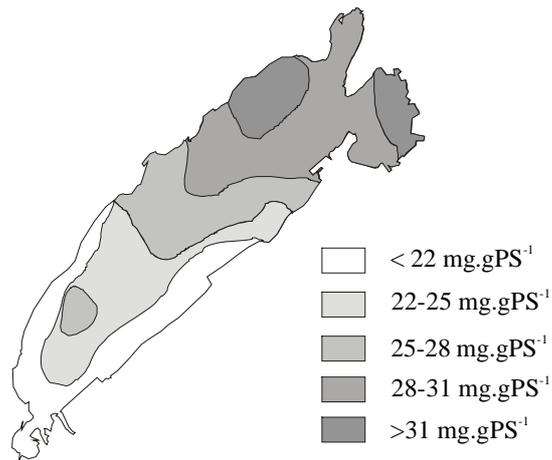


Figure 0.3 b: Distribution des teneurs en carbone organique dans les sédiments superficiels de la lagune de Thau. D'après PENA et PICOT (1991).

matières en suspension, et sous forme dissoute pour l'azote. Les précipitations sont très variables d'une année sur l'autre. La pluviométrie relevée à Sète, est en moyenne de 635 mm par an (minimum 324 mm et maximum 1113 mm, données calculées sur trente années de 1951 à 1980) et est caractérisée par de fortes pluies sur de courtes périodes (en général à l'automne). La distribution des apports est par conséquent hautement variable selon les saisons ainsi que suivant les années.

➤ ***Caractéristiques hydrologiques:***

Le climat de type méditerranéen impose de fortes et rapides variations de température et de salinité à la lagune. L'été, la température atteint son maximum en août (environ 28 °C) pour des salinités proches de 40 et l'hiver, les températures peuvent descendre jusqu'à 4-5 °C et les salinités jusqu'à 28 en certains points de l'étang (DESLOUS-PAOLI, 1995).

CASELLAS *et al.* (1990) et PICOT *et al.* (1990) ont pu caractériser, par des mesures réalisées au cours des années 1986 et 1987, la structure et la répartition spatiale des nutriments dans l'étang de Thau (voir figures 0.2 a et b). L'hiver, les concentrations en nitrates et en ammonium sont fortes en raison des apports du bassin versant qui structurent la lagune selon un gradient nord-est sud-ouest (CASELLAS *et al.*, 1990). L'été, en revanche la consommation par le phytoplancton et les macroalgues fait chuter les concentrations en ammonium et en nitrates de la lagune, sauf dans les secteurs conchylicoles où les flux en provenance du sédiment riche en matière organique (4 à 5 fois plus importants qu'en dehors des zones conchylicoles d'après GRENZ, 1989) et l'excrétion des mollusques cultivés compensent cette consommation (CASELLAS *et al.*, 1990). Le phosphore, même si l'on observe des variations de concentrations en phosphates au cours de l'année (maximum en été et minimum en hiver), reste relativement homogène au niveau spatial et en excès dans la lagune (gamme de variation 0,11 à 10,39 $\mu\text{mol.l}^{-1}$, CASELLAS *et al.*, 1990, PICOT *et al.*, 1990). Cependant, une tendance

à la baisse du niveau maximum des concentrations en phosphates depuis les années 70 a été mise en évidence sur Thau (vers des maxima estivaux proches de $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$) et reliée à l'amélioration de l'assainissement des eaux usées sur le pourtour de la lagune (DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998, SOUCHU *et al.*, 1998 b).

➤ ***Le phytoplancton:***

Les concentrations en chlorophylle *a* rencontrées dans la lagune ($1,3$ à $7,3 \text{ mg.m}^{-3}$, selon PICOT *et al.*, 1990), varient globalement en fonction des concentrations en azote inorganique dissous selon un gradient décroissant est-ouest. Les phosphates en revanche, relativement stables et à de fortes concentrations (voir ci-dessus), n'affectent en aucune façon la distribution des concentrations en chlorophylle *a* rencontrées dans la lagune. La production phytoplanctonique est donc clairement limitée par l'azote dans la lagune de Thau (PICOT *et al.*, 1990). Cette caractéristique pourra cependant être remise en question dans le cas où la baisse des niveaux moyens de concentrations en phosphates de la lagune (DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998, SOUCHU *et al.*, 1998 b) se poursuit.

➤ ***Les sédiments:***

Les figures 0.3 a et b présentent les caractéristiques générales des sédiments superficiels de la lagune. Le fond de l'étang est composé principalement de vase et de sables fins. Les sédiments les plus sableux (et les moins riches en matière organique) sont situés dans l'ouest de la lagune près des bordures et en particulier le long du lido. Plus on remonte vers le nord-est et plus les sédiments sont fins et riches en matière organique. L'impact des zones conchylicoles est sensible et se caractérise par des teneurs en matière organique parmi les plus fortes de l'étang. Le centre de la lagune ainsi que le nord-est sont des zones où s'accumulent

les sédiments fins en provenance de la Vène (MILLET 1989). Le secteur de l'étang des Eaux Blanches est caractérisé par des sédiments vaseux à fortes teneurs en matière organique.

➤ *Les macrophytes de Thau, état général des connaissances:*

Plus de 180 espèces différentes ont à ce jour été recensées, faisant de l'étang de Thau certainement la plus riche de toutes les lagunes méditerranéennes (GERBAL, 1994, VERLAQUE et BELSHER, communication personnelle). L'étang de Thau doit certes cette richesse spécifique à sa superficie, sa profondeur, son caractère marin, et une pollution relativement faible (GERBAL, 1994) mais la conchyliculture reste vraisemblablement un vecteur responsable d'introductions accidentelles d'espèces exotiques (plus de 40 espèces au total selon VERLAQUE et BELSHER, campagne de réactualisation de la flore du printemps 1998) des plus "efficaces" (VERLAQUE et LATALA, 1996, VERLAQUE, sous presse). Les structures conchylicoles sont en outre créatrices de substrats durs, et permettent l'installation d'espèces qui n'auraient pas pu se développer en leur absence (ce phénomène à lieu de la même façon dans la baie d'Arcachon, AUBY, communication personnelle).

Les thèses de BEN MAIZ (1986) et de GERBAL (1994) permettent d'avoir une vision globale des peuplements phytobenthiques de la lagune de Thau. Trois secteurs différents semblent pouvoir être différenciés:

- Le secteur oriental est caractérisé par des espèces opportunistes, à durée de vie courte et croissance rapide telles que les espèces *Ulva rigida*, *Monostroma obscurum*, *Gracilaria dura*, *Gracilaria verrucosa*, *Sargassum muticum*. Les conditions de milieu variables (l'alternance des influences maritimes, et continentales, provoquent de grandes variations en sels nutritifs) sont à l'origine d'un peuplement relativement instable et d'une répartition très irrégulière (GERBAL,

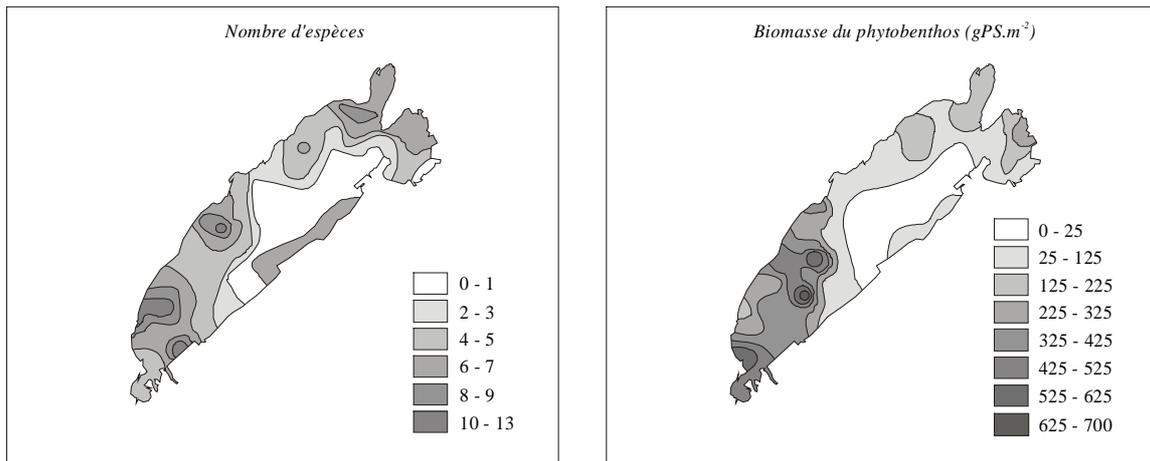


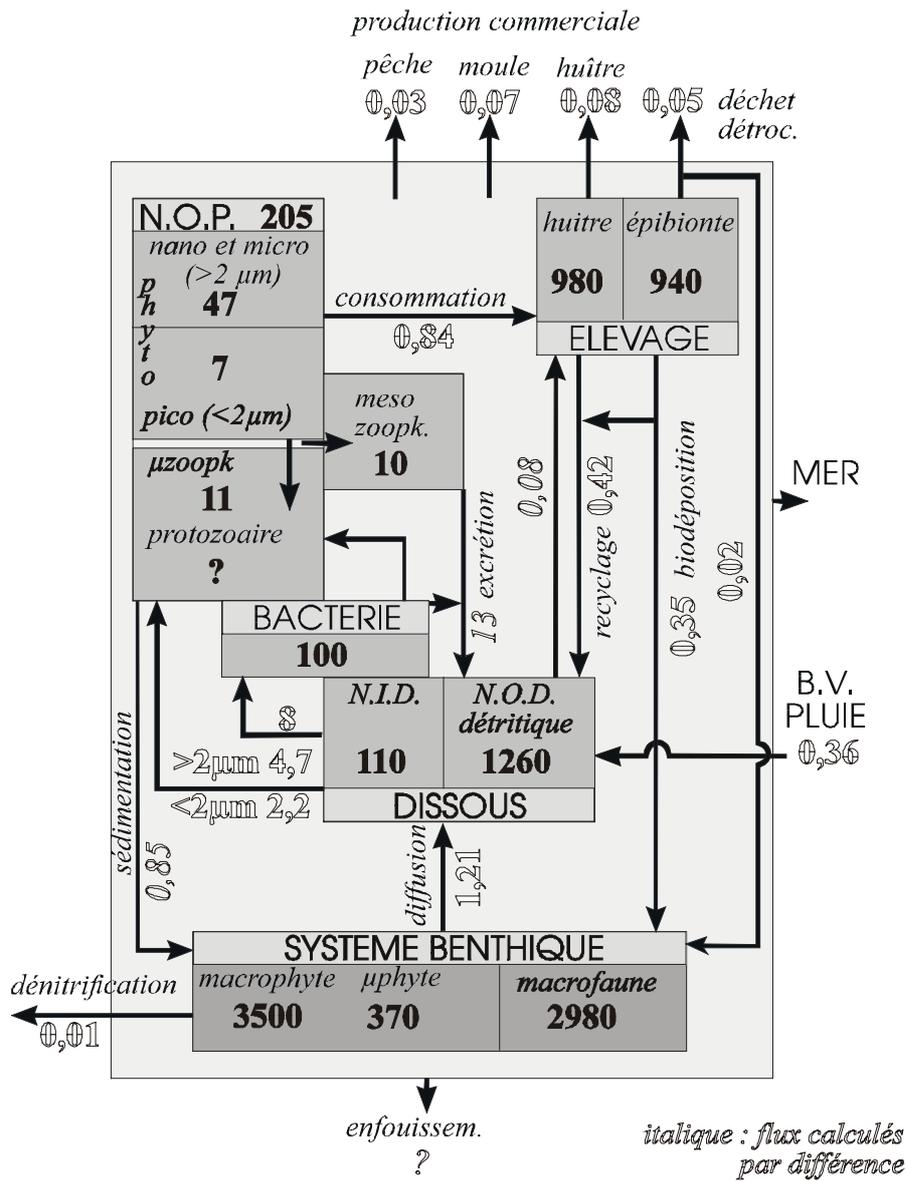
Figure 0.4: Répartition du nombre d'espèce et de la biomasse du phytoplancton de la lagune de Thau au mois de novembre 1986. D'après GERBAL (1994).

1994). Les biomasses y sont moyennes (de l'ordre de 140 gPS.m⁻², voir figure 0.4).

- Le secteur occidental est caractérisé par les espèces *Halopitys incurvus*, *Gracilaria sp.*, *Zostera marina* formant un peuplement beaucoup plus homogène où les Ulvophyceae sont pratiquement absentes. Les biomasses rencontrées dans ce secteur sont les plus fortes de la lagune (de 300 à 700 gPS.m⁻²)
- Le secteur sud, le long du lido, est composé principalement d'herbiers de phanérogames. Les deux espèces *Zostera marina* et *Z. noltii* y sont représentées. Ce secteur est caractérisé par des conditions d'hydrodynamisme assez fort, en particulier lorsque souffle le vent du nord-ouest, ce qui favorise la zostère naine, mieux adaptée aux stress physiques que sa consœur (LAUGIER, 1998). Les biomasses relevées par GERBAL (1994) y sont relativement faibles, environ 50 gPS.m⁻² (voir figure 0.4).

Le centre de la lagune, trop profond est dépourvu de macrophytes. Les zones conchylicoles, par delà leur importance dans l'introduction de nouvelles espèces dont nous avons déjà parlé, forment par leurs structures (rails et cordes) un substrat dur contrastant avec le reste de la lagune. Ces structures sont favorables à la fixation d'une grande quantité d'espèces de substrat dur qui entre probablement en compétition avec la flore de substrat meuble (GERBAL, 1994). C'est dans ces secteurs que l'on observe la plus grande diversité spécifique (voir figure 0.4).

Trois espèces présentent des biomasses bien supérieures aux autres: l'espèce *Halopitys incurvus* représente à elle seule environ 30 % de la biomasse totale, et les deux espèces de phanérogames *Zostera marina* et *Z. noltii* qui représentent pour leur part 22 % de la biomasse totale. Ces trois espèces contribuent donc à plus de 50 % de la biomasse totale végétale de la



LAGUNE DE THAU : BILAN ANNUEL

STOCK en mgN m² FLUX en mgN m² h⁻¹

Figure 0.5: Bilan annuel en azote de la lagune de Thau (résultats du programme Oxythau). Tiré de DESLOUS-PAOLI (1995).

lagune de Thau. Ensuite viennent plusieurs espèces du genre *Gracilaria*, puis les Chlorophyceae représentées essentiellement par les espèces *Chaetomorpha linum*, *Ulva rigida* et *Monostroma obscurum*. Les algues brunes représentent le groupe le moins abondant.

LAUGIER (1998) a comparé les variations saisonnières de biomasse des deux zostères de la lagune de Thau, dans deux sites où ces espèces forment des herbiers mixtes. Pour ces deux espèces, le schéma général de variation saisonnière de biomasse épigée est unimodal comme cela a déjà été montré pour nombre de phanérogames méditerranéennes (PÉREZ et ROMERO, 1992, PÉREZ-LLORÉNS et NIELL, 1993 a et b, MARBÁ *et al.*, 1996, BOCCI *et al.*, 1997, RIGOLLET *et al.*, 1998). Les biomasses maximales sont atteintes pendant l'été et les biomasses minimum en hiver. La part d'énergie attribuée à la reproduction sexuée semble augmenter lorsque les zostères sont en situation de stress, néanmoins, la propagation se fait dans la lagune de Thau essentiellement par reproduction végétative (LAUGIER, 1998).

Problématique générale et objectifs de l'étude:

Depuis une vingtaine d'années des programmes de surveillance et de recherche ont été menés sur la lagune de Thau par l'Ifremer (RNO puis Oxythau, DESLOUS-PAOLI, 1995), l'Université de Montpellier (Ecothau, AMANIEU *et al.*, 1989), le plan Etat-Région, etc. Ces travaux ont permis d'obtenir une meilleure compréhension du système lagune - élevage conchylicole - bassin versant - mer. Ils ont permis en outre de caractériser l'originalité du fonctionnement général de la lagune de Thau, du fait des biomasses de coquillages cultivés, avec un recyclage important de la matière organique via l'ingestion de particules, l'excrétion et la biodéposition. Ce recyclage faisant intervenir à la fois les micro-organismes de la boucle microbienne dans la colonne d'eau mais aussi les sédiments et leurs peuplements bactériens, végétaux et animaux (voir le bilan de la lagune sur la figure 0.5).

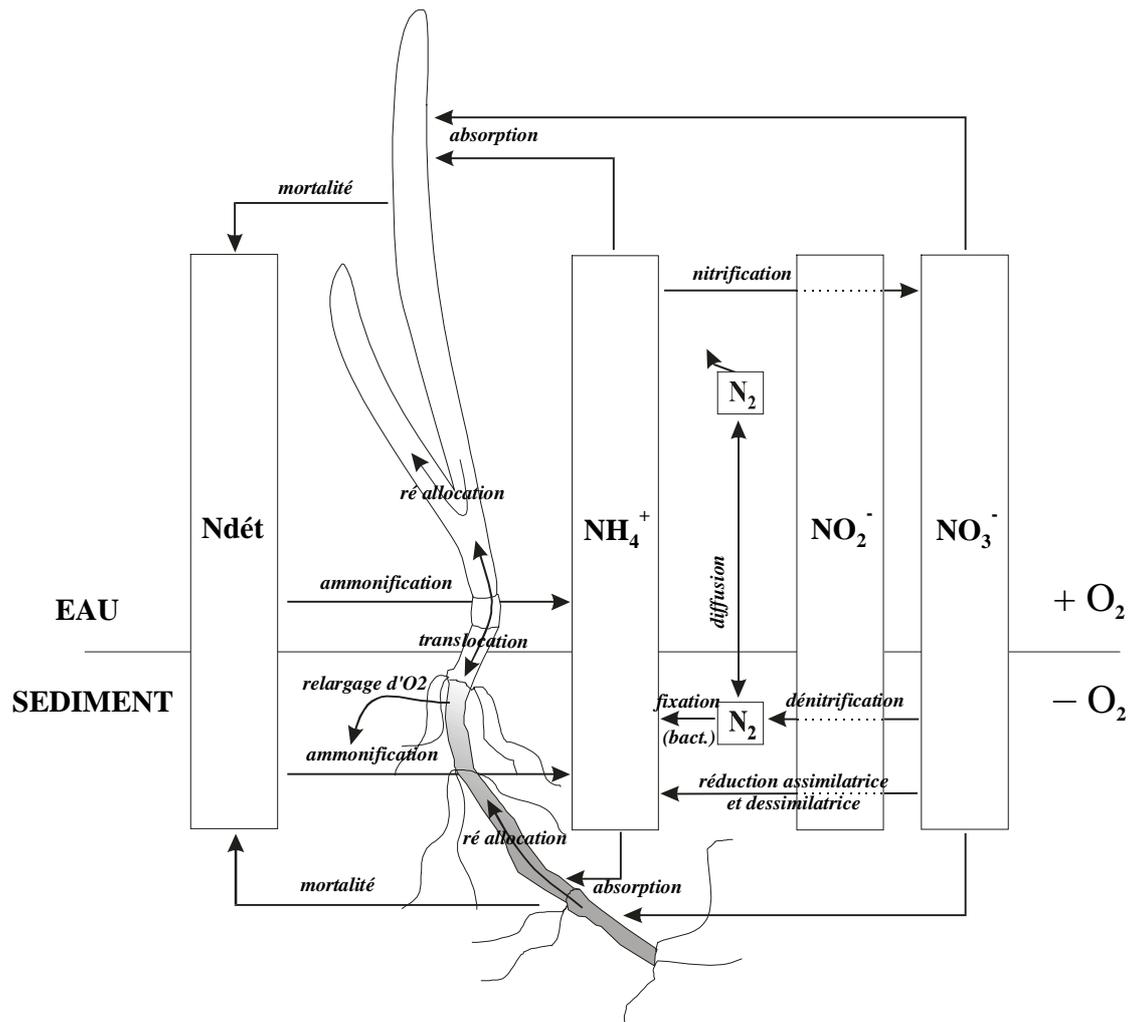


Figure 0.6: Schéma simplifié du cycle de l'azote dans un herbier à phanérogame. O₂: oxygène dissous ; NH₄⁺: ion ammonium ; NO₃⁻ et NO₂⁻: ions nitrates et nitrites ; N₂: azote moléculaire ; Ndét: azote organique détritique. Synthèse d'après IIZUMI *et al.* (1980), SHORT (1987), CAFFREY et KEMP (1991), HEMMINGA *et al.* (1991), PEDERSEN et BORUM (1993), WELSH *et al.* (1996), RISGAARD-PETERSEN *et al.* (1998), RIOU (1999), WELSH (2000).

La production primaire lagunaire se partage entre la production phytoplanctonique et la production benthique, cette dernière étant bien souvent elle-même divisée entre production macrophytobenthique et production microphytobenthique. Les macrophytes constituent un compartiment important non seulement de par leur biomasse importante (ce qui est le cas pour la lagune de Thau, voir figure 0.5 et GERBAL et VERLAQUE, 1995), leur forte productivité (SAND-JENSEN, 1975, SHORT, 1987, KNOPPERS, 1994, VIAROLI *et al.*, 1996) et leur rôle en tant que support de la chaîne trophique (NEWELL, 1982, GRIAS, 1992, GERBAL et VERLAQUE, 1995) mais aussi de par leur position dans les cycles des nutriments dans le domaine côtier pouvant aboutir à leur prolifération dans les cas de plus en plus nombreux d'eutrophisation (SFRISO *et al.*, 1989, MENESGUEN, 1992, CARREIRA *et al.*, 1994, MENESGUEN et PIRIOU, 1995). Parmi les macrophytes, on inclut les phanérogames marines qui, du fait de leurs organes souterrains et leur très forte productivité jouent un rôle prépondérant dans les cycles biogéochimiques à la fois dans la colonne d'eau et dans le sédiment (voir figure 0.6).

En 1997, le chantier "Lagunes Méditerranéennes" du Programme National d'Océanographie Côtière (PNOC) a débuté, considérant l'élaboration et le développement de modèles hydrodynamiques et écologiques comme un de ses principaux objectifs. Cette thèse s'intègre pleinement dans cette thématique, l'objectif étant d'apporter à la chaîne des modèles existants (modèle hydrodynamique, LAZURE, 1992, modèle du cycle de l'azote et de l'oxygène, CHAPELLE, 1995) et en phase de construction (modèle d'écosystème planctonique, modèle "huîtres", modèle de la boucle bactérienne), le maillon "macrophytes" encore absent.

Tableau 0.1: Principales caractéristiques et hypothèses prises en compte dans quelques modèles mettant en jeu les phanérogames marines. D'après PLUS (1996), modifié et complété.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
espèce	<i>Z. marina</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Thalassia</i> <i>Halodule</i> <i>Syringodium</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Z. marina</i>	<i>Posidonia</i>
Site	Rhode Island	Grevelingen Pays-Bas	-	Chesapeake Bay	Masnedø Danemark	Florida Keys	Sud-ouest Pays-Bas	Lagune de Venise	Golfe de Naples
Séparation épigée/hypogée	oui	oui	oui	oui	oui	non	oui	oui	non
limitation par la lumière	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	non
limitation par la température	oui	oui	non	oui	oui	oui	oui	oui	oui
limitation par la salinité	non	non	non	non	non	oui	non	non	non
limitation par l'azote	non	non	oui	non	non	non	oui	oui	non
limitation par le phosphore	non	non	non	non	non	oui	non	non	non
quotas internes	non	non	oui	non	non	non	oui	oui	non
auto-ombrage	oui	non	non	non	non	non	non	non	non
hydrodynamisme	oui	non	non	non	non	non	oui	non	non
épiphytes	non	non	non	oui	non	oui	non	non	non
reproduction végétative	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui
reproduction sexuée	non	oui	non	non	non	non	oui	non	non
classes d'ages	oui	oui	non	non	non	non	non	non	oui

1: SHORT (1980) ; 2: VERHAGEN et NIENHUIS (1983) ; 3: ZIMMERMAN *et al.* (1987) ; 4: WETZEL et NECKLES (1986) ; 5: BACH (1993) ; 6: FONG et HARWELL (1994) ; 7: VAN LENT (1995) ; 8: BOCCI *et al.* (1997) ; 9: ZUPO *et al.* (1997).

Par ailleurs, GERBAL (1994) souligne la nécessité de quantifier les flux de matière entre les différents compartiments composant l'écosystème afin d'évaluer la contribution des macrophytes, par exemple, au phénomène de crise anoxique que subit périodiquement l'étang de Thau. LAUGIER (1998), pour sa part, évoque la nécessité de développer une approche expérimentale de façon à répondre à des questions précises concernant la physiologie des phanérogames (photosynthèse, absorption des nutriments, ...).

L'ensemble de cette problématique nous a poussé à aborder cette étude sous les deux angles de l'expérimental et de la modélisation.

La modélisation des macrophytes a déjà fait l'objet de nombreuses études, surtout depuis leur prolifération dans certaines zones (lagune de Venise, lagunes Méditerranéennes, baies abritées de Bretagne, ...) et les problèmes que cela pose. Le phénomène n'est pas récent, au début du XX^{ième} siècle, LETTS et RICHARD (1911, *in* MENESGUEN, 1992) faisaient déjà le lien entre les blooms de macroalgues et les flux de nutriments d'origine terrestre, mais il s'est amplifié lors des vingt dernières années en raison de l'accroissement des rejets liés à l'activité humaine (MENESGUEN et SALOMON, 1987, SFRISO *et al.*, 1989). D'autres problèmes liés à l'introduction accidentelle d'espèces exotiques ont donné lieu au développement de modèles d'expansion et de compétition entre espèces (ANG, 1987, HILL *et al.*, 1996, AUSSEM et HILL, 1999). Par ailleurs, l'importance économique de certaines espèces d'algues, en particulier pour les industries agro-alimentaires ou pharmaceutiques (les agarophytes par exemple), favorise et encourage l'élaboration de modèles capables de simuler la croissance de ces dernières (DUARTE et FERREIRA, 1993 et 1997, SANTOS et NYMAN, 1998).

Classiquement, les modèles calculent la croissance des macrophytes en fonction des facteurs suivant: lumière, température et sels nutritifs ; auxquels s'ajoutent parfois les processus

d'auto-ombrage, de compétition pour l'espace, de limitation par le carbone inorganique dissous, de toxicité de certains polluants, ou de stress provoqué par l'hydrodynamisme. Depuis les travaux de DROOP (1970), la prise en compte dans les modèles des capacités de stockage temporaire des nutriments a permis de découpler le taux de croissance de ces végétaux des concentrations instantanées en sels nutritifs du milieu extérieur (MENESGUEN, 1992, LE PAPE, 1992, SOLIDORO *et al.*, 1997). La croissance calculée devient donc fonction des quotas internes en azote, phosphore ou tout autre nutriment. Ce mode de calcul permet en particulier de simuler de fortes croissances, au moins pendant un certain temps, alors que la colonne d'eau est pauvre en nutriment. C'est une des différences fondamentales avec les cellules phytoplanctoniques chez lesquelles on observe de légères variations saisonnières des contenus internes (DROOP, 1970), mais qui ne peuvent pas stocker d'importantes quantités de nutriments.

Curieusement dans les modèles s'intéressant aux phanérogames, la prise en considération des quotas n'est pas systématique. Peut-être est-ce du fait d'une plus grande complexité introduite par leurs caractéristiques: deux types d'organes bien différenciés (les feuilles et les organes souterrains: rhizomes et racines), transmission des produits de la photosynthèse vers les organes non chlorophylliens, prise de nutriment à la fois dans la colonne d'eau et dans le sédiment, propagation par reproduction végétative et/ou sexuée, présence d'épiphytes, etc. Le tableau 0.1 présente les principales caractéristiques des modèles parus dans la littérature. L'espèce *Zostera marina* est de loin l'espèce tempérée ayant fait l'objet du plus grand nombre d'études axées sur la modélisation de leur croissance. Ceci peut aisément s'expliquer compte tenu du fait du grand nombre d'études sur les processus physiologiques chez cette espèce et de leurs facteurs environnementaux de contrôle. Cette espèce est par ailleurs largement répandue dans toute l'Europe depuis le cercle polaire jusqu'au sud de l'Espagne, ainsi qu'en Asie au Japon et en Corée (DEN HARTOG, 1970).

Toutefois des espèces comme *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa*, qui sont largement répandues en Méditerranée n'ont fait l'objet que de peu d'études en modélisation. *Zostera noltii*, qui pourtant forme probablement le plus grand herbier à phanérogame d'Europe (7014 ha, AUBY, 1991) n'a fait l'objet, à notre connaissance, d'aucun développement de modèles mathématiques jusqu'à présent. La présence de cette espèce en Méditerranée est inféodée aux étangs saumâtres et aux lagunes côtières (AUBY, 1991).

Les phanérogames constituent un groupe aux caractéristiques souvent plus proches des plantes terrestres que des algues, dont la biomasse et les surfaces de distribution sont très importantes dans la lagune de Thau. Pour ces raisons nous avons choisi de mettre l'accent sur l'étude des phanérogames et de traiter la modélisation de ce groupe de façon séparée. Les travaux de MENESGUEN (1992, sur le genre *Ulva*) et MENESGUEN (en prép., sur les genres *Ulva* et *Gracilaria* de la lagune voisine du Méjean) nous permettaient par ailleurs de bénéficier de modèles pour d'autres macrophytes, facilement adaptables à la lagune de Thau.

La modélisation déterministe se base sur la connaissance préalable des paramètres contrôlant les processus que l'on veut modéliser. La calibration et la validation du modèle est par la suite tributaire de données récoltées sur le terrain. Si certains de ces paramètres et certaines de ces données sont disponibles dans la littérature, la mise en place d'une expérimentation spécifique, visant à répondre aux besoins de la modélisation, s'avère parfois indispensable. Dans le cas des macrophytes, ces paramètres varient parfois de façon considérable d'un site à un autre pour une même espèce (TOUCHETTE *et al.*, 2000, LATALA, 1995). Il nous a donc semblé nécessaire de développer dans un premier temps une série d'expérimentations dans le but d'obtenir ou de préciser, pour les phanérogames de la lagune de Thau, les paramètres contrôlant certains processus particulièrement importants comme la photosynthèse, la respiration, le recrutement ou la limitation par les nutriments.

Cette étude sera par conséquent divisée en trois parties: l'étude des processus liés à la production des phanérogames (photosynthèse, respiration, limitations éventuelles), la construction d'un modèle de croissance d'un herbier à zostères, pour étendre, finalement, la modélisation à l'ensemble des peuplements. Le fil conducteur restant, d'évaluer l'impact des macrophytes sur les cycles de l'azote et de l'oxygène dans la lagune de Thau. Cette évaluation permettra ensuite une estimation des contributions respectives des différents producteurs à la production de la lagune dans sa totalité.

Avoir une vision globale des fonctionnements internes, de l'importance des différents compartiments composant un écosystème, et pouvoir comparer les systèmes littoraux (lagunes et zones côtières) les uns avec les autres, nous semble indispensable à l'heure où l'aménagement des zones côtières devient une préoccupation de plus en plus sensible.

PREMIERE PARTIE:

ETUDES DES PROCESSUS LIES A LA PRODUCTION DES PHANEROGAMES.

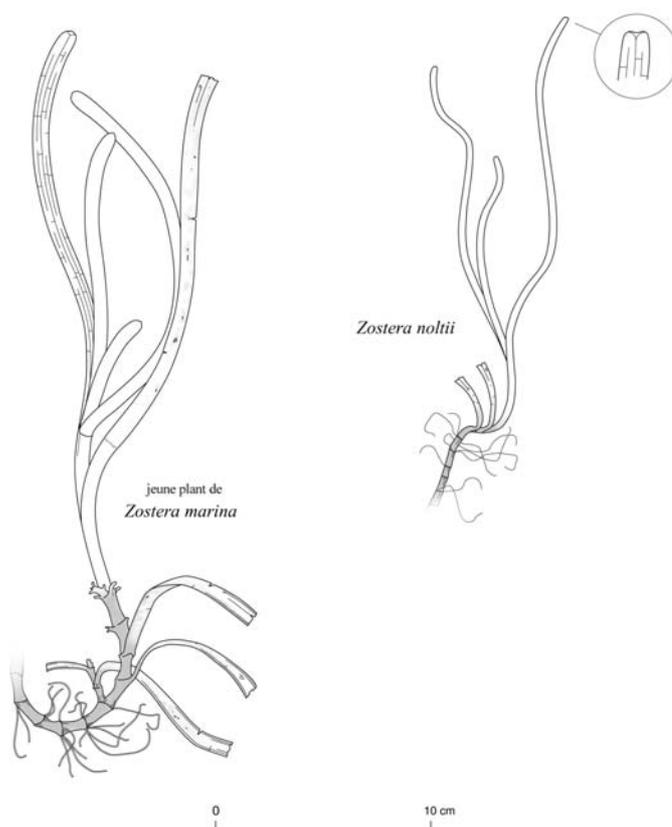
Encadré I-1: Les phanérogames marines de la lagune de Thau

Les phanérogames marines, bien que vivant au coté des algues, s'en distinguent par leur appareils végétatif et reproducteur: système racinaire bien développé, feuilles dressées, fleurs et graines ...

Elles ont en effet conservé les caractéristiques des végétaux aériens supérieurs, qu'elles ont acquises sur terre avant de retourner à la vie marine il y a plus de 100 millions d'années. Ce sont les seules angiospermes adaptées aux conditions d'immersion permanente (AUBY, 1991). Elles jouent un rôle écologique important lorsqu'elles se développent en de vastes herbiers, formant ainsi la base d'écosystèmes parmi les plus productifs du milieu marin (entre 500 et 1000 gC.m⁻².an⁻¹ d'après ZIEMAN et WETZEL, 1980). Capables de puiser des sels nutritifs à la fois dans l'eau et dans le sédiment, et dotées de capacités de conservation et de redistribution interne de ces nutriments, on les rencontre en général dans les milieux mésotrophes et oligotrophes.

Les phanérogames marines représentent environ 22 % de la biomasse totale des macrophytes de la lagune de Thau (GERBAL, 1994). On y dénombre deux espèces principales, *Zostera marina* L. et *Z. noltii* Hornem., ainsi qu'une troisième espèce de distribution et de biomasse très réduite, récemment mentionnée par LAUGIER (1998), *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson.

Zostera marina développe de longues feuilles (jusqu'à 1,2 m de long pour 2 à 10 mm de large), qui partent d'un fourreau (3 à 8 feuilles par fourreau) s'insérant au niveau d'un nœud sur un rhizome horizontal de couleur brune (2 à 5 mm de diamètre). L'ensemble des feuilles naissant d'un même nœud est appelé faisceau. C'est la forme perpétuellement immergée, magnozostéride (DEN HARTOG, 1970) que l'on rencontre dans la lagune de Thau. *Zostera noltii* possède des feuilles beaucoup plus courtes et fines (de 10 à 40 cm de long, pour 1 à 4 mm de large) se terminant par deux petites oreillettes. Elles sont au maximum 5 par faisceau et s'insèrent aussi au niveau des nœuds des rhizomes. Les rhizomes horizontaux sont fins (jusqu'à 2 mm de large) et de couleur brune.



Dessin Thierry Plus

I.1 Introduction

La production des phanérogames de la lagune de Thau (encadré I.1) a été étudiée selon quatre axes différents: la mesure *in situ* de production d'oxygène par un herbier à *Zostera noltii* à l'aide de cloches benthiques, la mesure de la croissance foliaire de *Z. noltii* par la méthode de SAND-JENSEN (1975) modifiée par VERMAAT *et al.* (1987), l'effet de concentrations croissantes en ammonium dans l'eau sur la croissance foliaire de *Z. noltii* et, pour finir, le suivi de la recolonisation par un herbier à *Zostera marina* d'un site hautement perturbé.

A chaque axe précédemment cité correspond l'étude d'un ou de plusieurs processus devant permettre de répondre aux besoins inhérents à la modélisation de ces écosystèmes, sujet développé dans la deuxième partie de ce mémoire, à savoir en particulier: le déterminisme de la production de ces espèces (en liaison avec les facteurs environnementaux), les limitations éventuelles, les taux de croissance et de recrutement végétatif maximum.

L'accent a été porté volontairement sur les processus liés à la production végétative. En effet même si la reproduction sexuée est une caractéristique importante des phanérogames marines, des choix ont été effectués en raison des priorités en terme de modélisation. Le but recherché étant de comprendre l'impact de ces herbiers sur les cycles de l'oxygène et de l'azote dans la lagune, il nous a paru nécessaire d'approfondir les connaissances disponibles dans la littérature en terme de production primaire, vitesses de croissance, impact des variations de concentrations en azote inorganique dissous et variations des teneurs en azote des feuilles et des organes souterrains, par des mesures sur les herbiers de Thau.

Les différentes études sont présentées dans ce chapitre comme quatre entités disjointes de façon à en simplifier la lecture, cependant un seul site d'étude est commun aux trois

expérimentations effectuées sur l'espèce *Zostera noltii*. Afin d'éviter certaines redondances, la description de ce site ne sera donc faite qu'une seule fois, dans la section I.2.1.

1.2 Photosynthèse et respiration: Observation in situ de la production primaire d'herbier à Zostera noltii à l'aide de cloches benthiques

1.2.1 Site d'étude

Les facteurs environnementaux contrôlant la dynamique de la production primaire des phanérogames marines ont été étudiés par de nombreux auteurs tant du point de vue écologique (SAND-JENSEN, 1975, BACKMAN et BARILOTTI, 1976, JACOBS, 1979, PÉREZ-LLORÉNS et NIELL, 1993 a, PHILIPART, 1995 b, LAUGIER *et al.*, 1999) que du point de vue du métabolisme de ces plantes par des expériences en laboratoire (EVANS *et al.*, 1986, SHORT, 1987, PÉREZ et ROMERO, 1992, TERRADOS et ROS, 1995). Moins d'études ont été menées sur l'écosystème "herbier à zostères" dans toute sa complexité (MURRAY et WETZEL, 1987, MONCREIFF *et al.*, 1992, BARRANGUET et ALLIOT 1995, ZIEGLER et BENNER, 1998) mais elles ont contribué à évaluer les contributions des différents acteurs à la production totale: le microphytobenthos, les macrophytes et les organismes planctoniques de la colonne d'eau. Par ailleurs, les travaux de HOPKINSON et WETZEL (1982), NOWICKI et NIXON (1985), VIDAL *et al.* (1989), CHAPELLE (1995), MAZOUNI *et al.* (1996), PLANTE-CUNY *et al.* (1998) ont permis de prendre en compte les flux d'oxygène et de nutriments à l'interface eau-sédiment.

L'utilisation des cloches benthiques dans le but d'étudier la production primaire des phanérogames marines est relativement répandue (LINDEBOOM et SANDEE, 1989, BARRANGUET et ALLIOT, 1995, VIAROLI *et al.*, 1996, PLANTE-CUNY *et al.*, 1998, ERFTEMEIJER et STAPEL, 1999). Cette technique permet en effet l'isolation d'un fragment

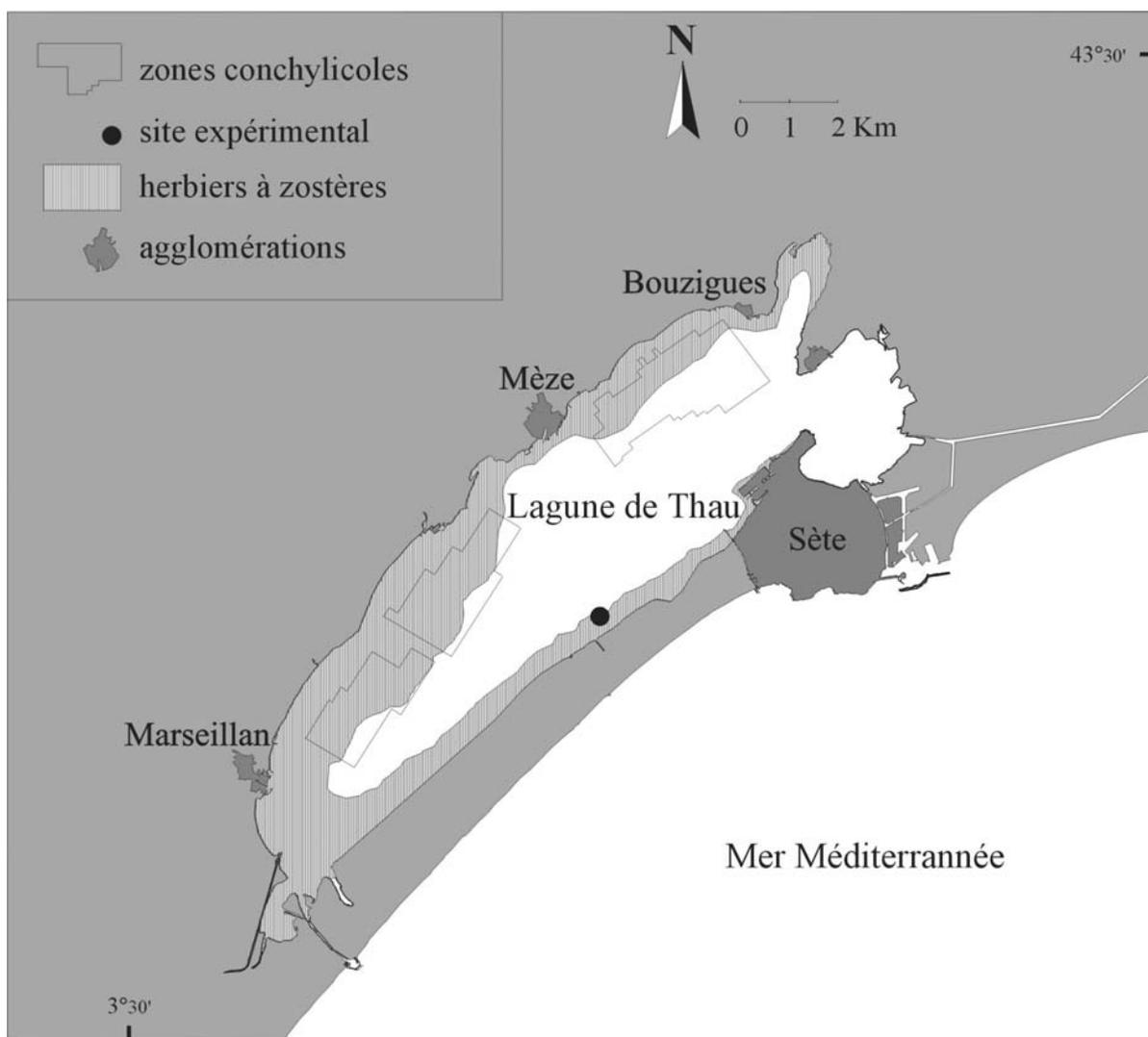


Figure I.1: La lagune de Thau. Localisation des herbiers à zostères (GERBAL, 1994, LAUGIER , 1998 et réactualisation de la flore de l'étang de Thau, printemps 1998, par VERLAQUE, BELSHER et DESLOUS-PAOLI) et position de la station expérimentale.

d'écosystème et d'éviter ainsi les problèmes liés à l'advection et aux échanges gazeux. Il est possible en outre, de réduire les problèmes causés par le confinement et ses impacts sur le métabolisme étudié en s'assurant d'une bonne homogénéisation à l'intérieur des chambres et en limitant les durées d'expérimentation (ZIEGLER et BENNER, 1998).

Le but de cette étude est d'estimer la production et la respiration d'un herbier à *Zostera noltii* de la lagune de Thau, en utilisant des mesures d'oxygène dissous à l'intérieur de cloches benthiques, de comparer les données obtenues avec celles d'autres herbiers, et d'établir les principaux paramètres biotiques (morphologie de l'herbier, physiologie de la photosynthèse) et abiotiques (température, lumière et nutriments) responsables des variations observées.

Les campagnes de mesures ont été conduites sur un herbier monospécifique (*Zostera noltii*) homogène et perpétuellement immergé situé le long du lido sableux, au sud de la lagune, sur de hauts-fonds sableux appelés localement "les toques" (voir figure I.1). Sur le site d'étude, la profondeur est d'environ 1,4 m, le sédiment est sableux, les grains de tailles comprises entre 200 µm et 2 mm représentent plus de 85 % du poids sec total du sédiment, et la teneur en matière organique du sédiment est de $1,2 \pm 0,2$ % en poids sec (DESLOUS-PAOLI, données non publiées).

1.2.2 Matériel et méthodes

Sept campagnes de mesures ont été conduites sur une période de deux ans: juillet 1996, avril, août et octobre 1997, février, mai et août 1998, afin de couvrir différentes saisons.

Les cloches benthiques:

Le jour précédent chaque expérimentation, six anneaux de PVC de diamètre intérieur 0,38 m, ont été enfoncés soigneusement dans le sédiment de façon à isoler quelques pieds de

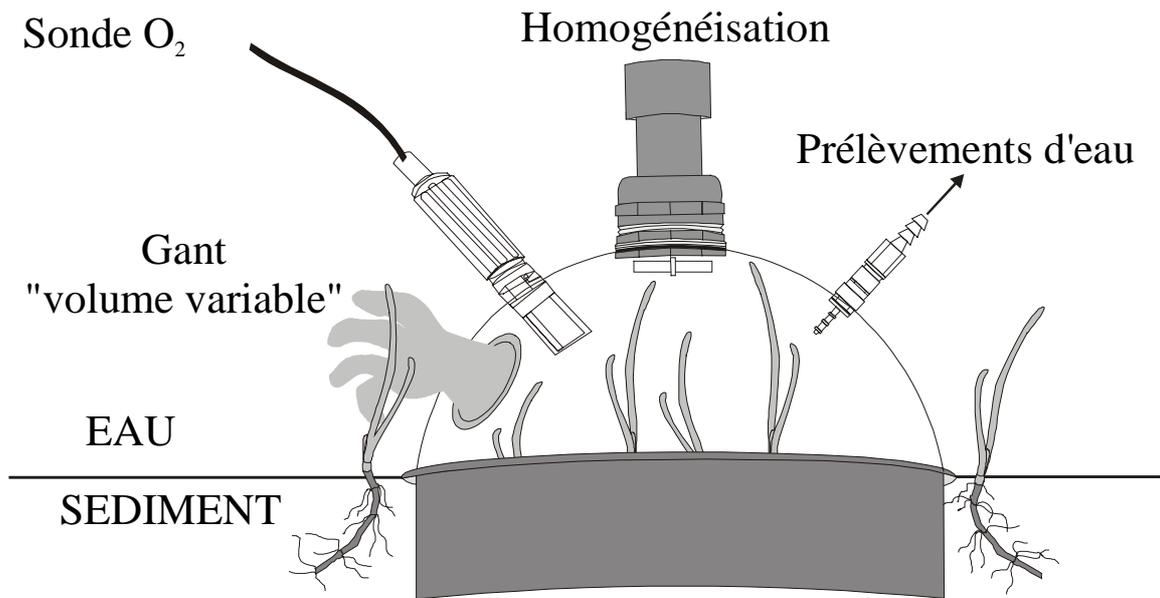


Figure I.2: Schéma d'une cloche benthique transparente utilisée pour la mesure de la production primaire d'un herbier à zostère. Dessin: Claude JUGE.

zostères. Juste avant le début de l'expérience, six demi sphères en méthacrylate (les cloches benthiques) ont été placées en plongée sur l'herbier et attachées aux anneaux positionnés la veille en prenant soin d'éliminer les animaux éventuellement piégés (crustacés et mollusques gastéropodes en général). Un schéma de l'installation est présenté sur la figure I.2. Trois de ces demi sphères sont transparentes et permettent la mesure de la production, les trois autres sont opaques permettant la mesure de la respiration. Toutes les installations ont été réalisées le plus rapidement possible et n'ont jamais excédé 20 minutes. Ensuite, les mesures ont été réalisées sur une durée de trois heures au maximum. Chacune des expérimentations a été réitérée le jour suivant en intervertissant cloches claires et cloches sombres. Ceci a permis d'obtenir à la fois des mesures de production et de respiration pour chaque fragment d'herbier isolé. De façon à limiter les différences de température d'un jour à l'autre, les expérimentations ont été commencées à la même heure. L'homogénéisation à l'intérieur des cloches est assurée par un barreau aimanté entraîné par un moteur placé au sommet de la cloche. Un gant de chirurgien fait office de volume variable de façon à pouvoir effectuer des prélèvements d'eau à l'intérieur des cloches sans provoquer de dépression dans l'enceinte (voir figure I.2).

L'oxygène dissous et les nutriments:

L'oxygène dissous est mesuré à l'intérieur des cloches benthiques par des sonde YSI 5739, calibrées dans l'air au préalable pour le 100 % de saturation, reliées sur le bateau à des enregistreurs YSI modèle 58. A chaque début et fin d'expérience, deux séries de sept échantillons ont été prélevées (6 prélèvements dans les cloches benthiques et 1 à l'extérieur). Après filtration sur filtre Whatman GF/F, les échantillons destinés à l'analyse de l'ammonium ont été fixés immédiatement, en suivant la méthode de coloration à l'indophénol (KOROLEFF, 1969, complétée par AMINOT, 1983), alors que les échantillons destinés aux

autres nutriments (nitrates, nitrites et phosphates) ont été congelés pour une analyse ultérieure selon la méthode de TRÉGUER et LE CORRE (1975).

La température, la salinité et la lumière:

Les variations de lumière utile à la photosynthèse (longueurs d'ondes comprises entre 400 et 700 nm), exprimées en $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et désignées habituellement par le sigle PPF (photosynthetic photon flux density), ont été enregistrées pendant toute la durée de l'expérimentation par un capteur sous-marin sphérique LI-COR placé au niveau de la canopée de l'herbier. Les données de température et de salinité ont été fournies par un conductimètre type WTW LF 197-S (précision 0,5 %), au début et à la fin de chaque expérimentation.

Traitement du matériel végétal:

A la fin du second jour de mesure, toutes les plantes emprisonnées ont été prélevées et ramenées au laboratoire où elles ont été soigneusement nettoyées et rincées à l'eau du robinet. Les pieds de zostères ont été individualisés avant d'être divisés en biomasse épigée (gaine et feuilles) et biomasse hypogée (rhizome et racines). Les rhizomes étaient considérés vivants lorsque de couleur marron clair et résistant au touché (AUBY, 1991, PHILIPART, 1995 b). La densité des pieds dans la cloche a été relevée. Sur un minimum de quinze pieds prélevés au hasard, les longueurs et largeurs de chaque feuille ont été mesurés. Ces mesures ont permis le calcul de l'indice foliaire des herbiers (le Leaf Area Index des anglo-saxons), exprimé en m^2 de surface foliaire par m^2 de surface au sol ($\text{m}^2.\text{m}^{-2}$). Ensuite, épigée, hypogée et éventuellement les macroalgues retrouvées entre les pieds de zostères ont été séchées à l'étuve jusqu'à atteindre un poids constant (48 heures à 80 °C) afin d'obtenir des biomasses sèches. Pendant l'année 1998 et le début de l'année 1999, les contenus en carbone et azote des feuilles de zostères (après élimination des épiphytes) et de l'hypogée, lyophilisés au préalable, ont été

analysés par auto-analyseur Perkin-Elmer CHNSO (méthode de thermoanalyse élémentaire). Une estimation de la biomasse épiphytique a par ailleurs été réalisée pour la campagne d'août 1997, alors qu'elle semblait visiblement maximum. Les épiphytes ont été séparés des feuilles par un grattage minutieux au scalpel, puis séchés à l'étuve pour la détermination de la biomasse sèche.

Calcul des taux de production et de respiration:

La production et la respiration de l'herbier, toutes deux exprimées en $\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, ont été calculées grâce à la pente de la droite de régression tracée sur le graphe présentant les variations d'oxygène dissous à l'intérieur des cloches benthiques en fonction du temps (HOPKINSON et WETZEL, 1982, GRENZ *et al.*, 1991). Pour les cloches opaques, les pentes ont été calculées au début de l'expérience, i. e. avant que l'oxygène ne descende en dessous de 50 % de la saturation, de façon à réduire les problèmes liés à l'anoxie dans la cloche. Pour les cloches transparentes, le calcul des pentes a été réalisé sur des périodes de lumière incidente stable durant au moins une heure. Ces pentes ont de plus été calculées avant que l'oxygène ne dépasse 200 % de la saturation. Par la suite, la respiration totale observée dans une cloche opaque a été sommée au taux de production nette observé pour le même herbier (le jour d'avant ou celui d'après) de façon à obtenir le taux de production brute.

L'écosystème complexe isolé dans chacune des cloches peut-être divisé en cinq groupes: i) les zostères, leurs épiphytes et parfois quelques macroalgues, ii) les organismes vivant dans la colonne d'eau (phytoplancton et zooplancton), iii) le microphytobenthos, iv) les communautés bactériennes et les invertébrés vivant à la surface et dans le sédiment (demande biologique du sédiment) et v) la demande chimique du sédiment.

La respiration du sédiment (respiration des microphytes, des bactéries et des animaux plus la demande chimique du sédiment) avait déjà fait l'objet de mesure par PLANTE-CUNY

et al. (1998), en utilisant la même méthode, à deux saisons (au printemps et en été, à des températures variant entre 18,1 et 23,5 °C), sur un site proche du nôtre et avec un sédiment semblable. L'extrapolation des taux de respiration à d'autres températures a été réalisée grâce à une équation de type exponentiel (GARBER, 1984, RUARDIJ et VAN RAAPHORST, 1994), correspondant à un Q₁₀ proche de 2, et validée pour l'étang de Thau par CHAPELLE (1995):

$$RR_{T^{\circ}C} = RR_{20^{\circ}C} \times \exp^{[0,07 \times (T-20)]} \quad (1)$$

Avec RR_{T°C}, le taux de respiration du sédiment à la température T (en °C) et RR_{20°C}, le taux de respiration du sédiment à 20 °C (égal à 36 mgO₂.m⁻².h⁻¹, selon PLANTE-CUNY *et al.*, 1998). La respiration des zostères et de leurs épiphytes était alors calculée en soustrayant la respiration du sédiment calculée à l'aide de la formule (1), de la respiration totale mesurée à l'intérieur des cloches opaques.

Ni la communauté planctonique, ni le microphytobenthos n'ont été considérés dans le calcul des taux de production car, du fait de l'importance de la biomasse des zostères dans le volume des cloches, on peut supposer que ces dernières ont un effet négligeable à l'intérieur des cloches sur les flux d'oxygène (se reporter aux expériences de BARRANGUET et ALLIOT, 1995 et PLANTE-CUNY *et al.*, 1998, conduites sur la lagune de Thau).

Lumière interceptée par les zostères:

De multiples études ont été réalisées sur les relations existant entre la lumière, la structure du couvert végétal et la production de plantes terrestres (PEARCE *et al.*, 1965, SIVAKUMAR et VIRMANI, 1984, VARLET-GRANCHET *et al.*, 1993) et il semble possible d'utiliser les ressemblances entre les graminées et les zostères afin d'estimer, par exemple, l'effet d'auto-ombrage (SINOQUET, communication personnelle). L'efficacité

d'interception du PFD par un couvert végétal (notée ϵ) est fonction de son indice foliaire (noté LAI) selon la relation suivante (VARLET-GRANCHET *et al.*, 1989):

$$\epsilon = \epsilon_{\max} \times \left[1 - \exp(-K \times \text{LAI}) \right] \quad (2)$$

Toujours selon les mêmes auteurs, la valeur maximale de l'efficacité d'interception ϵ_{\max} peut-être considérée comme constante et égale à 0,95 dans la bande passante 400-700 nm, et le coefficient K d'interception dépend des caractéristiques optiques des feuilles ainsi que de leur orientation. Les valeurs de coefficients K ont été publiées pour un grand nombre d'espèces végétales terrestres, cependant, à notre connaissance, seule une étude de PÉREZ-LLORÉNS et NIELL (1993 b) en donne une estimation pour les phanérogames marines (K=0,97 pour l'espèce *Zostera noltii*). Dans cette étude, en plus de cette valeur, nous avons choisi de tester quelques valeurs de K publiées pour des graminées terrestres. Dans l'air, la multiplication du paramètre ϵ par la lumière incidente au niveau de la canopée permet de calculer la lumière réellement interceptée par les végétaux (Qabs), mais, dans l'eau il faut tenir compte de l'absorption lumineuse liée au milieu lui-même, en considérant la lumière mesurée dans l'eau au niveau de la canopée (Qcan) nous nous affranchissons de l'atténuation lumineuse provoquée par l'eau entre la surface et le sommet de l'herbier:

$$Q_{\text{abs}} = Q_{\text{can}} \times \epsilon \quad (3)$$

Analyse statistique:

Toutes les moyennes sont données avec leur erreur standard au risque 5% ($\pm t_{95} \times \frac{s}{\sqrt{n}}$).

Les comparaisons entre groupes de données ont été réalisées par des méthodes

Tableau I.1: Caractéristiques environnementales de chaque campagne de mesure. La température, la salinité (notées respectivement Temp. et Sal.) et les concentrations moyennes en nutriments (NH_4^+ , $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ et PO_4^{3-}) dans la colonne d'eau (\pm l'erreur standard) sont calculées à partir des deux mesures effectuées en début et fin d'expérience. Les valeurs de lumière incidente utile à la photosynthèse (notée PPFD) sont moyennées sur la période de temps considérée pour le calcul des taux de production.

	Temp. (°C)	Sal.	Prof. (m)	PPFD ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)		NH_4^+ ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	PO_4^{3-} ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)
				surface	canopée			
4 juil., 96	21,5	33,0	1,5	nd	370 \pm 20	0,88 \pm 0,10	0,04 \pm 0,01	0,78 \pm 0,07
					(1) 100 \pm 13			
5 juil., 96	21,7	33,4	1,5	nd	(2) 793 \pm 164	0,84 \pm 0,07	0,06 \pm 0,02	0,88 \pm 0,22
8 avr., 97	14,3	31,2	1,5	nd	761 \pm 60	0,38 \pm 0,03	0,21 \pm 0,01	0,15 \pm 0,01
9 avr., 97	14,0	31,2	1,5	1703 \pm 14	805 \pm 7	0,36 \pm 0,07	0,17 \pm 0,02	0,17 \pm 0,01
20 août, 97	26,8	36,0	1,5	nd	781 \pm 11	0,77 \pm 0,34	0,09 \pm 0,02	0,77 \pm 0,26
					(1) 581 \pm 73			
21 août, 97	26,8	36,2	1,5	nd	(2) 673 \pm 77	0,83 \pm 0,04	0,07 \pm 0,00	0,69 \pm 0,07
29 oct., 97	14,3	36,5	1,2	nd	597 \pm 28	4,71 \pm 1,37	2,77 \pm 0,16	0,94 \pm 0,05
30 oct., 97	14,5	37,5	1,2	nd	750 \pm 14	3,87 \pm 0,94	2,62 \pm 0,18	0,94 \pm 0,06
25 févr., 98	9,0	34,1	1,2	2399 \pm 13	1036 \pm 6	0,60 \pm 0,17	0,24 \pm 0,02	0,06 \pm 0,01
26 févr., 98	9,6	34,1	1,2	2353 \pm 23	984 \pm 14	0,36 \pm 0,14	0,23 \pm 0,15	0,10 \pm 0,05
12 mai, 98	17,3	36,2	1,2	2613 \pm 36	1453 \pm 26	0,57 \pm 0,05	0,14 \pm 0,04	0,15 \pm 0,05
				(1) 2635 \pm 96	(1) 1382 \pm 63			
13 mai, 98	17,3	36,2	1,2	(2) 784 \pm 90	(2) 345 \pm 43	0,39 \pm 0,12	0,14 \pm 0,09	0,16 \pm 0,07
11 août, 98	24,8	38,4	1,6	2390 \pm 63	928 \pm 28	0,41 \pm 0,29	0,12 \pm 0,06	0,23 \pm 0,02
12 août, 98	25,6	38,8	1,6	2450 \pm 5	1012 \pm 10	0,42 \pm 0,05	0,06 \pm 0,03	0,24 \pm 0,02

"surface" se réfère à des mesures dans l'air et "canopée" indique les mesures effectuées dans l'eau, au niveau du haut de l'herbier, "(1)" et "(2)": deux périodes de lumière différente ont pu être séparées le même jour. "nd": non déterminé.

non-paramétriques (Wilcoxon et Kruskal-Wallis) de façon à s'affranchir des hypothèses de base des tests sur la variance, à savoir la normalité des distributions et l'homosédasticité (égalité des variances), difficiles, voire impossibles à vérifier pour de petits échantillons (SCHWARTZ, 1963). Les relations entre les résultats obtenus dans les cloches benthiques et les conditions environnementales ont été testées par régressions linéaires (méthode des moindres carrés) après avoir vérifié que les résidus sont indépendants et suivent une distribution normale de moyenne nulle et de variance constante. Dans le cas de régressions multiples, la pertinence de chaque variable du modèle a été vérifiée en utilisant le test Cp (basé sur le critère d'information d'Akaike, S-PLUS, 1997) permettant de voir s'il n'est pas possible de l'améliorer en supprimant telle ou telle variable. Tous les tests ont été réalisés à l'aide du logiciel S-PLUS 4 (S-PLUS, 1997).

1.2.3 Résultats

Variables environnementales et morphologie des herbiers (tableaux I.1 et I.2):

Le maximum de température est atteint en été (26,8 °C) et le minimum en hiver (9,3°C, en février 1998). L'automne et le printemps sont caractérisés par des températures relativement semblables, d'environ 14°C. La salinité varie de 31,2 (en avril 1997) à 38,6 (en août 1998), et reste dans le domaine de tolérance de *Zostera noltii* (minima 3,5-5, et pas de maxima parus dans la littérature, AUBY, 1991). Les conditions de lumière au niveau de la canopée sont dépendantes de la saison, de la nébulosité et de la transparence de l'eau, elles sont donc extrêmement variables, même sur de courtes périodes.

Les concentrations en nutriments restent relativement faibles quelle que soit la période considérée, ne dépassant jamais 5 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ (voir tableau I.1), et ce même lors de la forte

Tableau I.2: Densités, biomasses et morphologies des différents herbiers étudiés. Toutes les valeurs sont des moyennes sur les six cloches (\pm erreur standard). Du fait de l'absence de données concernant la morphologie des feuilles en juillet 1996 (nd), l'indice foliaire (LAI) a été calculé à partir de la régression linéaire entre le LAI et la biomasse foliaire (LB) suivante (calculée sur la base des autres campagnes): $LAI=0,0275 \times LB$ avec $r^2=0,932$ et $p<0,0001$. Lorsqu'une différence significative ($p<0,05$) entre les LAI des différentes campagnes est détectée, une lettre différente est notée. La dernière ligne présente le pourcentage de biomasse algale piégée entre les faisceaux de zostères.

	Juil. 96	Avr. 97	Août 97	Oct. 97	Févr. 98	Mai 98	Août 98
Densité des faisceaux (m^{-2})	3593 \pm 753	2288 \pm 275	2175 \pm 515	2251 \pm 184	1061 \pm 165	1917 \pm 210	1241 \pm 79
Biomasse foliaire (gPS. m^{-2})	99,9 \pm 19,5	67,7 \pm 8,8	136,3 \pm 17,9	54,2 \pm 11,5	26,6 \pm 7,0	27,8 \pm 6,2	36,4 \pm 4,6
Biomasse de l'hypogée (gPS. m^{-2})	93,4 \pm 21,4	106,9 \pm 11,0	125,0 \pm 16,5	30,0 \pm 8,2	19,2 \pm 3,3	34,4 \pm 5,5	40,8 \pm 3,3
Rapport de biomasses épigée/hypogée	1,1 \pm 0,14	0,6 \pm 0,04	1,1 \pm 0,19	1,9 \pm 0,25	1,4 \pm 0,23	0,8 \pm 0,09	0,9 \pm 0,11
Longueur des feuilles (cm)	nd	22,8 \pm 0,4	38,6 \pm 1,3	12,0 \pm 0,2	14,8 \pm 0,3	8,5 \pm 0,2	15,7 \pm 1,4
Largeur des feuilles (mm)	nd	1,8 \pm 0,2	1,6 \pm 0,1	1,3 \pm 0,1	1,3 \pm 0,02	1,2 \pm 0,01	1,5 \pm 0,05
LAI ($m^2.m^{-2}$)	2,8 \pm 0,50 A	2,7 \pm 0,33 A	3,6 \pm 0,86 A	1,0 \pm 0,08 B	0,5 \pm 0,08 C	0,6 \pm 0,06 C	0,8 \pm 0,05 D
Nombre de feuilles par pied	nd	2,9 \pm 0,2	2,7 \pm 0,3	3,0 \pm 0,1	2,6 \pm 0,1	2,9 \pm 0,1	2,9 \pm 0,2
Algues (% de la biomasse végétale totale)	1,85 \pm 0,56	0,00 \pm 0,00	2,84 \pm 1,87	0,73 \pm 0,50	0,03 \pm 0,02	0,01 \pm 0,01	2,97 \pm 3,30

augmentation constatée en octobre 1997 ($\text{NH}_4^+ = 4,3 \pm 0,83 \mu\text{mol.l}^{-1}$; $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^- = 2,7 \pm 0,13 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et $\text{PO}_4^{3-} = 0,95 \pm 0,03 \mu\text{mol.l}^{-1}$).

Les herbiers les plus denses ($3593 \pm 753 \text{ pieds.m}^{-2}$) ont été rencontrés en juillet 1996, sans atteindre toutefois les plus grandes valeurs d'indice foliaire (LAI), du fait d'une relativement petite taille (longueurs et largeurs) des feuilles à cette période. En avril, août et octobre 1997, aucune différence significative de densité n'a été notée, cependant, la grande longueur de feuille mesurée en août ($38,6 \pm 1,3 \text{ cm}$) conduit le LAI à sa plus forte valeur ($3,6 \pm 0,86 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$). Bien qu'ayant une densité plus faible, l'herbier d'avril 1997 montre des valeurs de LAI très proches de celles de juillet 1996 en raison d'une taille moyenne des feuilles importante (longueur moyenne = $22,8 \pm 0,4 \text{ cm}$ et largeur moyenne = $1,8 \pm 0,2 \text{ mm}$). Inversement les feuilles sont particulièrement courtes en octobre ($12 \pm 0,2 \text{ cm}$). La campagne de février 1998 a été conduite sur un herbier de faible densité ($1061 \pm 165 \text{ pieds.m}^{-2}$) et à petites feuilles, ce qui entraîne le plus faible indice foliaire rencontré au cours des 7 campagnes ($0,5 \pm 0,08 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$). La densité des pieds s'est aussi avérée relativement faible en mai 1998, alors que les feuilles exhibaient les plus faibles longueurs et largeurs, ce qui entraîne de la même façon un faible LAI ($0,6 \pm 0,06 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$). Finalement, la dernière campagne (août 1998) a été conduite sur un herbier de faible densité et avec une longueur moyenne de feuilles d'environ 15 cm. Le LAI atteignait seulement $0,8 \pm 0,05 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$.

Le nombre de feuilles par pieds ne montre pas de grandes variations entre les différentes campagnes (moyenne $2,8 \pm 0,16$) excepté peut-être en février 1998, où il était le plus faible ($2,6 \pm 0,1$).

Le rapport épigée/hypogée varie entre $0,6 \pm 0,04$ (en avril 1997) et $1,9 \pm 0,25$ (en octobre 1997). On pourra noter des valeurs plutôt fortes à l'automne et en hiver et plutôt faibles au printemps. La biomasse algale rencontrée dans les cloches reste très faible quelle que soit la

Tableau I.3: Contenus en carbone, en azote et rapport C:N des feuilles et des organes souterrains de *Zostera noltii* (valeurs exprimées en % du poids sec). Les données fournies sont des moyennes (\pm l'erreur standard) effectuées sur des triplicats.

	Feuilles						Rhizomes et racines					
	Carbone		Azote		Rapport C:N		Carbone		Azote		Rapport C:N	
	moy.	e. s.	moy.	e. s.	moy.	e. s.	moy.	e. s.	moy.	e. s.	moy.	e. s.
Mai 98	37,00	0,054	1,90	0,017	19,51	0,142	31,11	0,055	0,93	0,054	33,57	0,342
Juillet 98	35,09	0,026	2,05	0,003	17,15	0,019	31,87	0,027	0,77	0,006	41,27	0,344
Novembre 98	36,86	0,015	2,20	0,025	16,75	0,152	35,97	0,082	0,85	0,024	42,49	1,305
Février 99	38,94	0,084	2,60	0,027	15,00	0,126	35,74	0,052	1,44	0,019	24,87	0,292

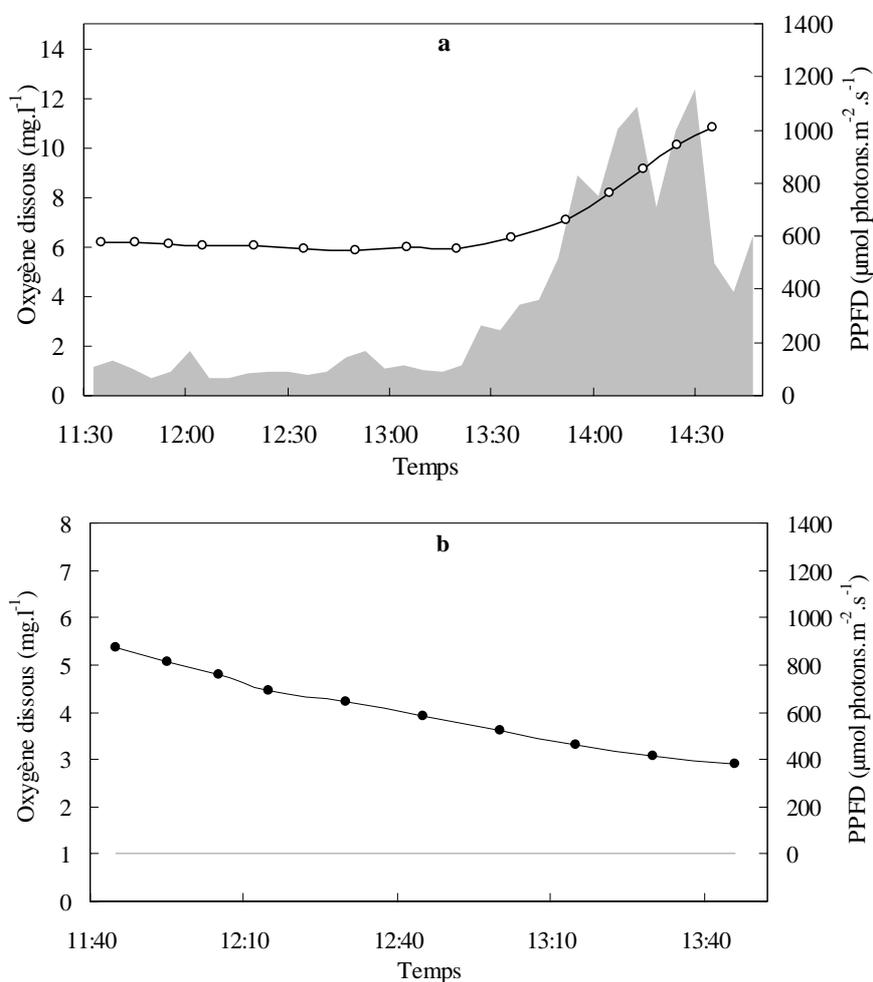


Figure I.3: Variations de l'oxygène dissous mesurées à l'intérieur d'une cloche transparente (a) et d'une cloche opaque (b) et lumière disponible au niveau de la canopée (PPFD, surface grisée), en fonction du temps (en heure locale). Date de l'expérience: 5 juillet 1996, température = 21,7 °C.

campagne. Ce sont essentiellement des Rhodophyceae (du genre *Gracilaria*) et/ou des Chlorophyceae (*Chaetomorpha sp.* et *Cladophora sp.*) qui ont été rencontrés. A aucune saison leur biomasse n'a excédé 3 % de la biomasse totale végétale dans les cloches. Il est néanmoins possible de constater que les plus fortes biomasses ont toujours été relevées en été.

La contribution maximale des épiphytes a été mesurée à environ 10% de la biomasse totale épigée plus épiphytes, avec en moyenne 13,7 gPS.m⁻² en août 1997.

Les variations saisonnières des contenus en carbone et en azote montrent un minimum à la fin du printemps et en été, alors que l'on trouve les plus fortes valeurs en hiver. La saisonnalité semble plus marquée pour le contenu en azote que pour le contenu en carbone (voir tableau I.3). Les contenus en carbone et en azote des feuilles sont significativement différents de ceux des organes souterrains ($p < 0,01$ et $p < 0,0001$, respectivement). Néanmoins, à l'inverse des contenus en carbone qui restent relativement proches dans les deux parties de la plante, le contenu en azote des feuilles est à peu près le double de celui des rhizomes et des racines. Les variations du rapport C:N des feuilles présentent un maximum au printemps et un minimum en hiver bien qu'elles restent relativement faibles. Au contraire de l'hypogée qui voit son rapport C:N subir de grandes variations tout au long de l'année.

Métabolisme benthique:

La figure I.3 présente les variations de l'oxygène dissous à l'intérieur de deux cloches (l'une transparente et l'autre opaque). Lors de cette journée, deux taux de production ont pu être calculés, l'un pour la première heure et demie sous une faible intensité lumineuse et l'autre sur la fin de l'expérience, sous une forte intensité lumineuse. La figure I.4 présente les moyennes des taux de production brute et des taux de respiration pour chacune des 7 campagnes.

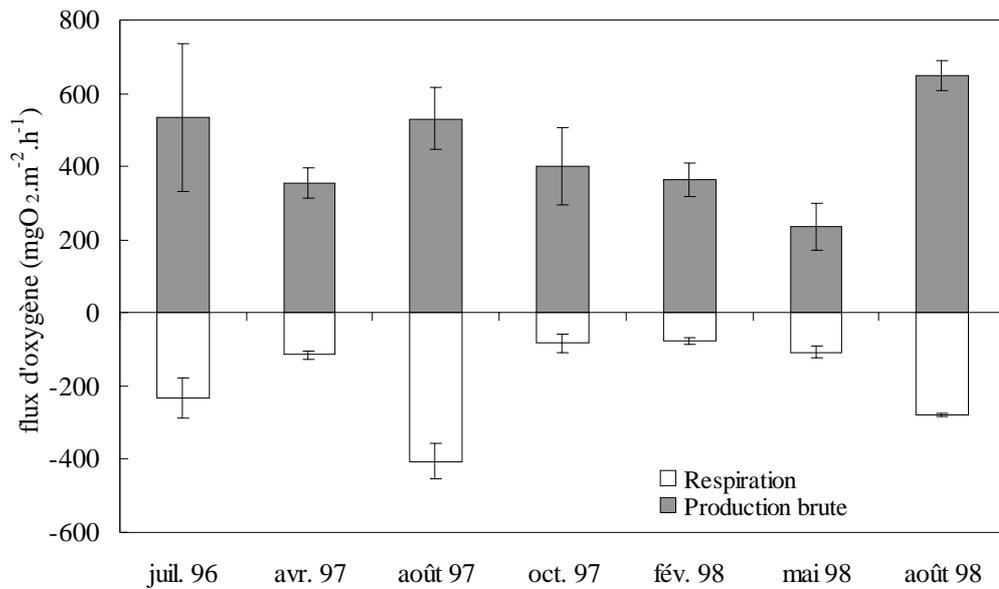


Figure I.4: Flux d'oxygène mesurés dans les cloches au cours des 7 campagnes de mesures (moyennés sur 6 cloches ± erreurs standard). Une valeur négative représente un pompage d'oxygène (respiration dans les cloches opaques) et une valeur positive représente une production d'oxygène (photosynthèse dans les cloches transparentes). La respiration a été ajoutée à la production nette observée afin de pouvoir présenter la production brute.

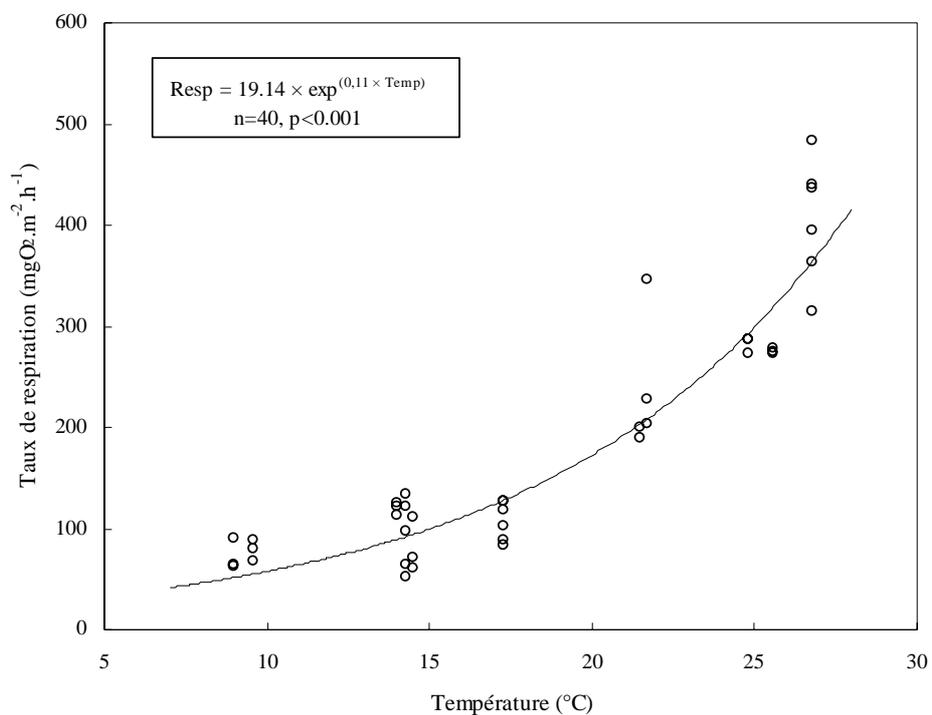


Figure I.5 Taux de respiration (mgO₂.m⁻².h⁻¹) en fonction de la température de l'eau (Temp). L'équation du modèle exponentiel proposé ainsi que son degré de signification sont présentés en médaillon.

➤ *Respiration.*

La consommation d'oxygène dans les cloches opaques varie de 52,5 à 483,7 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. Après avoir retiré la demande du sédiment, la respiration du système zostères plus épiphytes obtenue varie entre 29,9 (relevée dans une des cloches en octobre 1997, à 14,5 °C) et 429,6 $\text{mgO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (relevée en août 1997, à 26,8 °C). La respiration benthique mesurée est étroitement liée à la température ($p < 0,001$) et suit un modèle exponentiel (voir figure I.5). Ni la salinité, ni les contenus en azote des plantes, ni les concentrations en nutriments de la colonne d'eau, n'ont montré de relation significative avec la respiration.

➤ *Production.*

La production nette d'oxygène dans les cloches claires varie de -93,7 (relevée dans une des cloches en août 1997) à +670,3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (relevée en juillet 1996). L'addition des taux de respiration a permis le calcul des taux de production brute (GPR) et les relations avec les autres variables ont pu être examinées. Une relation linéaire entre le GPR et la température s'est révélée significative (figure I.6a) ainsi qu'un léger effet de la biomasse foliaire (voir figure I.6b). Par ailleurs, bien qu'aucune relation n'ait pu être démontrée entre le GPR et la lumière mesurée à la canopée (Q_{can}), la lumière réellement absorbée par les feuilles de zostères (Q_{abs} , calculée grâce aux équations (2) et (3)) s'est avérée bien corrélée avec les taux de production brute (voir figures I.7a et I.7b). Aucune relation significative n'a pu être montrée ni avec les concentrations en nutriments dans l'eau ni avec la salinité.

Une tentative de régression multiple regroupant Q_{abs} , la température et le contenu en azote des feuilles a été essayée. Ce modèle explique environ 60 % des variations de productions observées. Nous présentons ci-dessous ses caractéristiques:

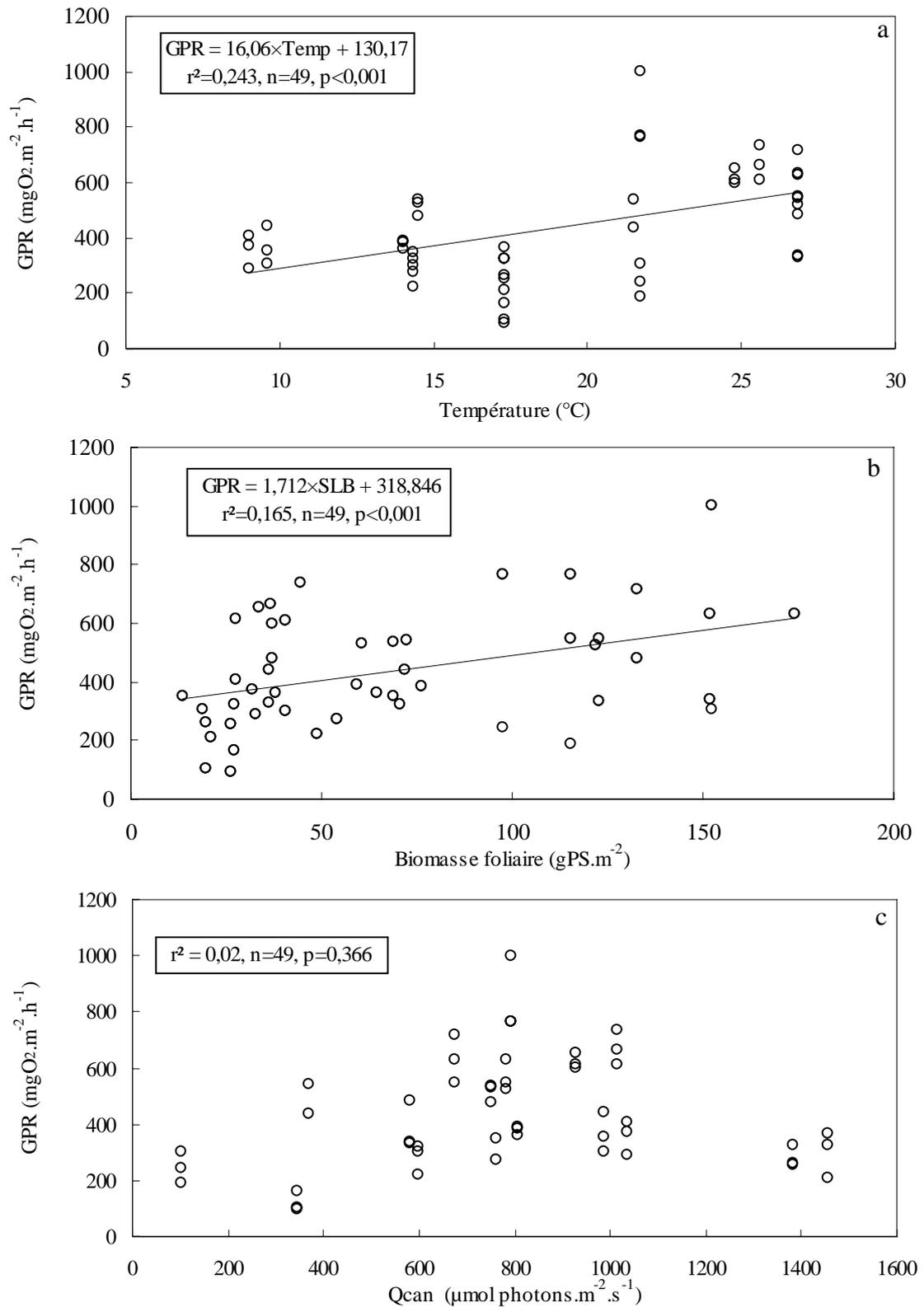


Figure I.6: Relations entre les taux de production bruts (GPR) et la température (Temp, 6a), la biomasse foliaire des zostères (SLB, 6b), et la lumière disponible mesurée à la canopée (Qcan, 6c). Les équations, les coefficients de corrélation, le nombre d'échantillons (n) et les degrés de signification sont présentés en médaillon.

$$\text{GPRcal} = 0,59 \times \text{Qabs} + 17,47 \times \text{Temp} + 410,33 \times \text{Ncont} - 976,63 \quad (4)$$

$$r^2 = 0,604, n = 49 \text{ et } \begin{cases} \text{régresseurs} & \text{Qint} & \text{Temp} & \text{Ncont} \\ \text{valeur de p} & < 0.0001 & < 0.0001 & = 0.0001 \end{cases}$$

$$\text{erreur standard résiduelle} = 125,1 \text{ mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$$

GPRcal est le taux de production brute calculé par le modèle en $\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, Qabs est la lumière interceptée par le couvert végétal ($\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), Temp est la température de l'eau en °C et Ncont, le contenu en azote des feuilles exprimé en % du poids sec.

Une régression multiple a été de la même façon calculée sur les mêmes variables préalablement réduites (notées ci-dessous avec un astérisque) de façon à pouvoir s'affranchir des unités et comparer les coefficients de chaque régresseur:

$$\text{GPRcal}^* = 0,54 \times \text{Qabs}^* + 0,54 \times \text{Temp}^* + 0,45 \times \text{Ncont}^*$$

Les trois coefficients sont très proches les uns des autres, même si le poids du régresseur Ncont dans le modèle semble légèrement plus faible que les deux autres. D'autre part le test "drop-term" Cp (S-PLUS, 1997) confirme que la conservation de ces trois régresseurs dans le modèle est raisonnable.

La boîte à moustaches présentée sur la figure I.8, confirme graphiquement la distribution proche de la normale des résidus et soulève la présence d'une observation aberrante. Néanmoins, la suppression de cette observation ne modifiant que très peu la valeur des paramètres du modèle (variations inférieures aux intervalles de confiances), nous avons choisi de conserver cette mesure.

Par ailleurs l'ajout d'un régresseur supplémentaire, la biomasse foliaire de zostères, a été testé mais n'améliore pas suffisamment le modèle. La figure I.9 permet comparer les valeurs

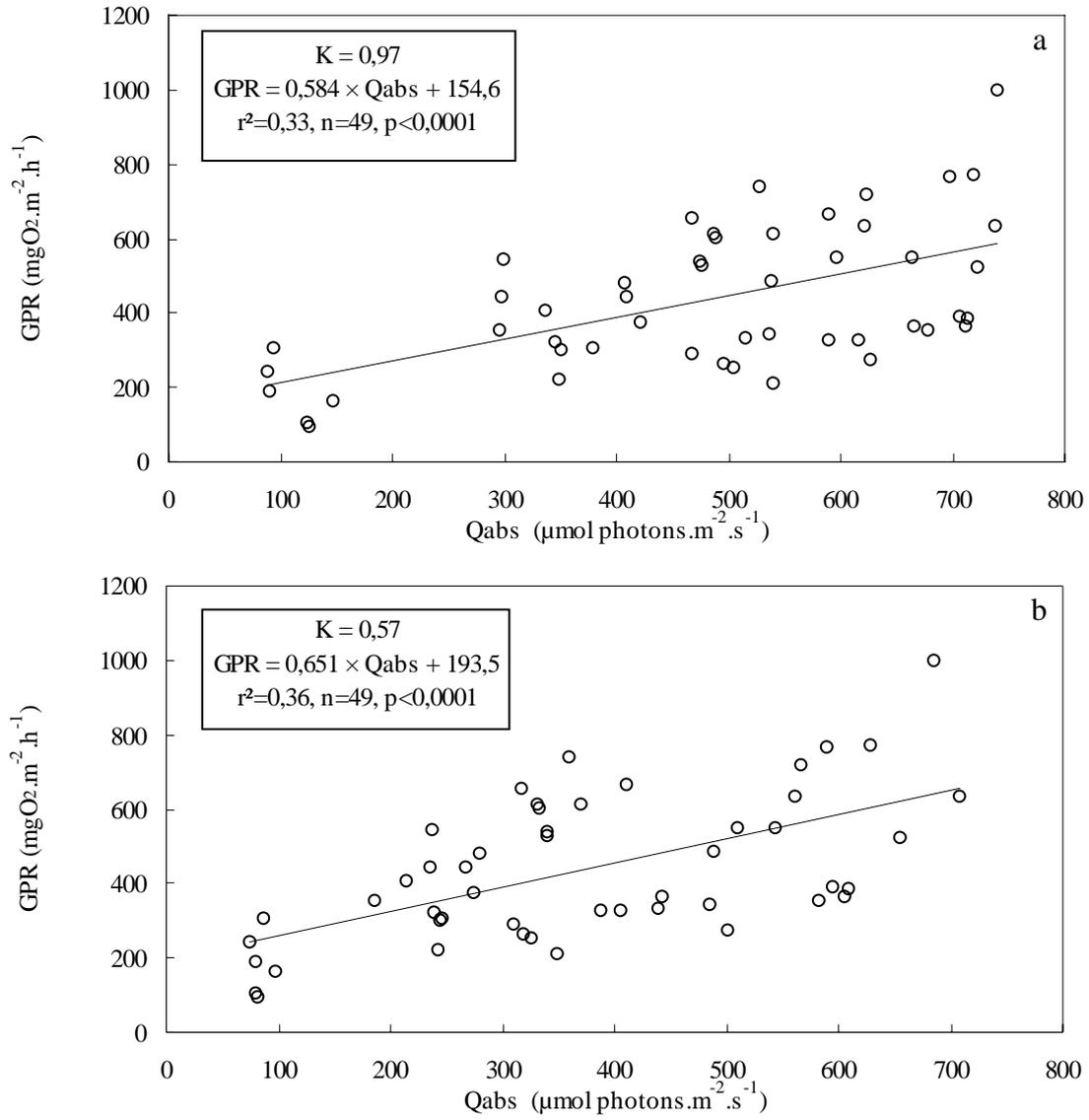


Figure I.7: Relations entre les taux de production brute (GPR) et la lumière interceptée par le couvert végétal (Qabs). Deux calculs de Qabs ont été effectués, l'un avec la valeur de K préconisée par PÉREZ-LLORÉNS et NIELL (1993 b), soit K=0,98 (a) ; et l'autre avec une valeur de K correspondant à une graminée terrestre (*Festuca arundinacea*, VARLET-GRANCHET *et al.*, 1989), K=0,57 (b).

de production calculées par le modèle aux valeurs de production mesurées dans les cloches benthiques.

1.2.4 Discussion

Les sept campagnes de mesures ont été conduites sur des herbiers morphologiquement très différents les uns des autres et sous un large éventail de conditions climatiques. L'indice foliaire s'est avéré être un bon paramètre pour caractériser un couvert végétal, toutefois sa seule utilisation ne peut donner d'indication précise de la morphologie d'un herbier. On pourra citer par exemple les herbiers étudiés en février et en mai 1998 qui ont des indices foliaires très proches mais sont différents tant au niveau de leurs densités qu'au niveau des longueurs de leurs feuilles. Les herbiers n'ont pas été choisis au hasard, il n'est donc pas possible de discuter sur leurs variations saisonnières, cependant, l'évolution du rapport épigée/hypogée peut faire l'objet d'une comparaison avec des données de la littérature. Ce rapport est toujours resté inférieur à 2, avec quelques valeurs même inférieures à 1, ce qui met en évidence l'importance du système souterrain pour cette espèce. Cette remarque avait déjà été rapportée par AUBY (1991) pour les herbiers à *Zostera noltii* de la Baie d'Arcachon. De plus, il semble que les variations saisonnières constatées au cours de notre étude confirment celles observées par PHILIPART (1995 b) dans l'ouest de la Mer de Wadden (Pays-Bas), à savoir un maximum atteint à la fin de l'été et un minimum pendant le printemps. En fait, notre site d'étude est caractérisé à la fois par une pauvreté en matière organique des sédiments ($1,2 \pm 0,2$ % du poids sec de sédiment), et aussi par un hydrodynamisme intense du principalement aux forts vents de nord-ouest (la Tramontane) qui soufflent une grande partie de l'année (LAZURE, 1992, LAUGIER *et al.*, 1999). De ce fait, le développement important des organes souterrains peut être induit d'une part par la faible disponibilité en sels nutritifs des

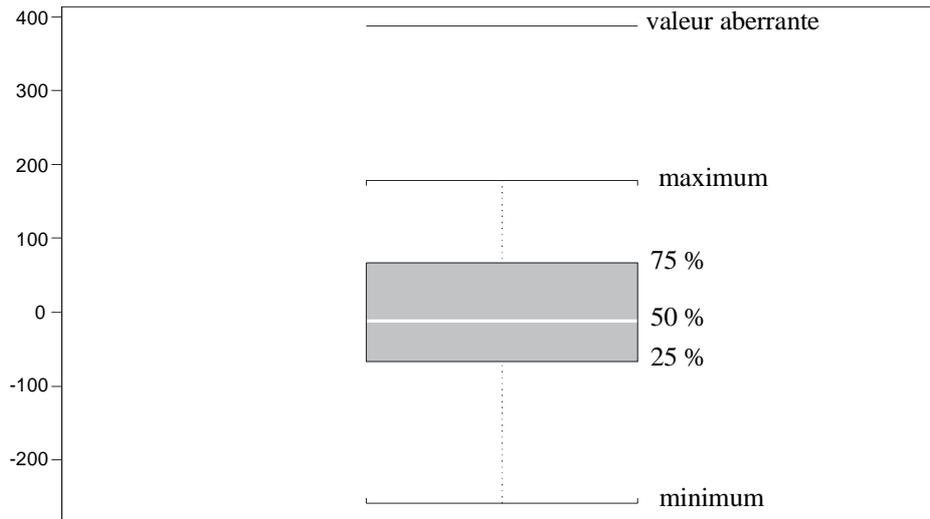


Figure I.8: Boîte à moustaches des résidus du modèle de régression multiple. Le bas de la boîte représente le quartile inférieur (25 %) et le haut le quartile supérieur (75 %), la ligne blanche est la médiane et les moustaches représentent la plus forte et la plus faible des valeurs dans l'intervalle $1,5 \times$ l'écart interquartile. Les valeurs au-delà de cet écart sont considérées comme valeurs aberrantes (ligne horizontale noire). SOKAL et ROHLF (1997).

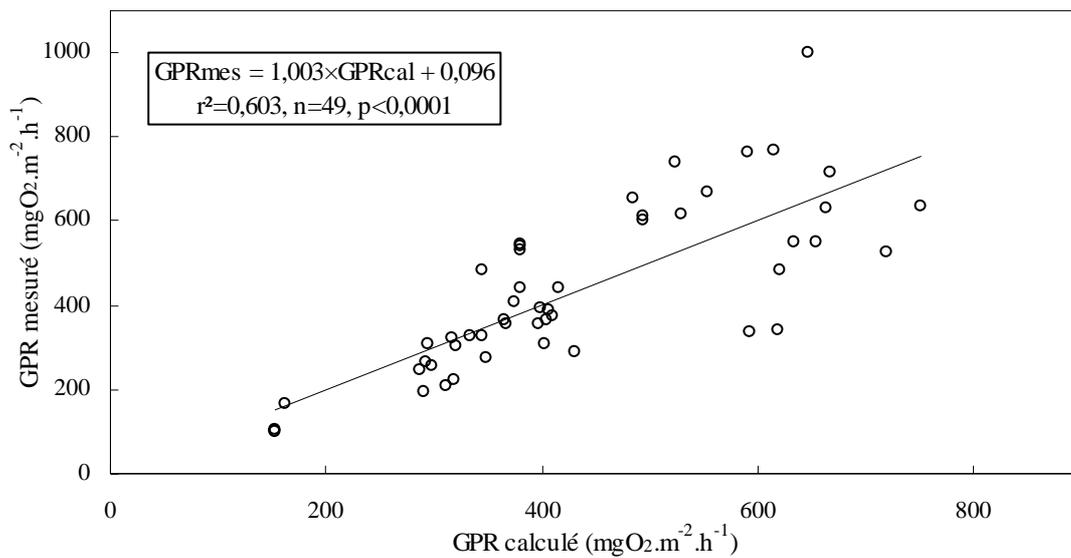


Figure I.9: Régression linéaire réalisée sur les taux de production brute calculés (GPRcal) en fonction des taux de production brute mesurés (GPRmes).

sédiments sableux et d'autre part par la résistance que les herbiers doivent opposer à l'arrachage dû à l'hydrodynamisme.

En ce qui concerne les nutriments de la colonne d'eau, les concentrations mesurées lors de cette étude restent dans la limite basse de celles rapportées pour la lagune de Thau par CASELLAS *et al.* (1990) ou PICOT *et al.* (1990). Ceci peut sans doute être expliqué par la position de notre site d'étude, à la fois en dehors des zones conchylicoles et loin de l'influence du bassin versant et des rejets urbains (les trois sources importantes de nutriments dans la lagune).

Les teneurs en azote des feuilles au printemps et en été sont d'environ 20 à 25 % inférieures à celles de l'hiver et la même tendance, bien plus marquée encore, est observée pour l'hypogée (teneurs en azote 40 % inférieures en été par rapport à celles de l'hiver). Ce minimum estival a déjà été observé pour *Z. noltii* par PÉREZ-LLORENS *et al.* (1993 a, estuaire de la rivière Palmones, Andalousie), par LAUGIER (1998, lagune de Thau), par PIRC et WOLLENWEBER (1998) et pour *Z. marina* par SFRISO et MARCOMINI (1999, lagune de Venise).

Les taux de respiration mesurés restent dans la fourchette de ceux précédemment publiés dans la littérature pour les phanérogames marines des zones tempérées (se reporter à la revue présentée dans le tableau I.4). Une bonne relation exponentielle a pu être ajustée sur ces données en fonction de la température, ce qui confirme l'importance de l'impact de la température sur le métabolisme. Du fait du caractère confiné de la lagune et de la faible profondeur à laquelle les mesures ont été réalisées, les températures de l'eau enregistrées durant l'été peuvent être particulièrement hautes, ceci pourrait donc expliquer pourquoi les taux de respiration mesurés durant ces périodes sont supérieurs à ceux rapportés précédemment dans la littérature. Quoiqu'il en soit, considérant les biomasses importantes des zostères par rapport aux autres compartiments de l'écosystème emprisonné dans une cloche

Tableau I.4: Quelques taux de respiration (Resp, min-max) en relation avec la biomasse foliaire (SLB, min-max) relevés dans la littérature pour des herbiers d'espèces tempérées.

Espèces	Site d'étude	SLB (gPS.m ⁻²)	Resp (mgO ₂ .m ⁻² .h ⁻¹)	Références
<i>Zostera noltii</i>	Baie d'Arcachon	81 – 101	78,7 – 252,8	VIAROLI <i>et al.</i> (1996)
	Lagune de Thau	13,6 – 173,8	29,9 – 429,6	Présente étude
<i>Zostera marina</i>	Lagune de Thau	nd	11,4 – 92,6	BARRANGUET & ALLIOT (1995)
	Baie de Chesapeake	20 – 116	30 – 360 *	MURRAY & WETZEL (1987)
<i>Cymodocea nodosa</i>	Mer Adriatique	8 – 147	1 – 155 *	ZAVODNIK <i>et al.</i> (1998)
<i>Ruppia maritima</i>	Baie de Chesapeake	20 – 116	85 – 350 *	MURRAY & WETZEL (1987)

nd: non déterminé. * valeurs estimées à partir de données graphiques.

Tableau I.5: Quelques taux de production brute (GPR, min – max) en relation avec la biomasse foliaire (SLB, min – max) relevés dans la littérature pour des herbiers d'espèces tempérées.

Espèces	Site d'étude	SLB (gPS.m ⁻²)	GPR (mgO ₂ .m ⁻² .h ⁻¹)	Références
<i>Zostera noltii</i>	Baie d'Arcachon	81 – 101	280,9 – 474,6	VIAROLI <i>et al.</i> (1996)
	Lagune de Thau	13,6 – 173,8	97,5 – 1001,3	Présente étude
<i>Zostera marina</i>	Baie de Chesapeake	20 – 116	30 – 615 *	MURRAY & WETZEL (1987)
<i>Cymodocea nodosa</i>	Mer Adriatique	8 – 147	5 – 320 *	ZAVODNIK <i>et al.</i> (1998)
<i>Ruppia maritima</i>	Baie de Chesapeake	20 – 116	450 – 1150 *	MURRAY & WETZEL (1987)

nd: non déterminé. * valeurs estimées à partir de données graphiques.

Tableau I.6: Coefficients K relevés dans la littérature pour quelques plantes terrestres (d'après VARLET-GRANCHET *et al.*, 1989).

Espèces	Coefficient K	Références
<i>Triticum aestivum</i> (blé froment)	0,66 – 0,91	HODGE & KANEMASU (1977), HIPPS <i>et al.</i> (1983)
<i>Festuca arundinacea</i> (fétuque élevée)	0,57	MOULIA (1986)
<i>Oryza sativa</i> (riz)	0,41	HAYACHI (1972)
<i>Helianthus annuum</i> (tournesol)	0,97	RAWSON <i>et al.</i> (1984)
<i>Vigna mungo</i> (Haricot)	0,95	MUCHOW & CHARLES-EDWARDS (1982)
<i>Medicago sativa</i> (luzerne)	0,88	GOSSE <i>et al.</i> (1982)

benthique, nous avons fait l'hypothèse que les zostères et leurs épiphytes sont principalement responsables des variations de respiration observées. En conséquence de quoi, les taux de respiration élevés mesurés en août 1997, peuvent aussi être expliqués par les plus fortes biomasses (feuilles plus hypogée) relevées lors de cette étude (voir figure I.4 et tableau I.2).

Les taux de production brute mesurés sont comparables à ceux rapportés dans la littérature (voir tableau I.5). Les variations de lumière ont un effet immédiat sur la photosynthèse comme le montre la figure I.3 a, où une soudaine augmentation de la lumière disponible a provoqué une forte augmentation des flux d'oxygène. Toutefois, lors de la recherche des paramètres responsables des variations de production primaire de l'herbier (figures I.6 et I.7), la lumière mesurée au sommet de l'herbier, curieusement, n'était pas corrélée. En fait, cette dernière a toujours été relativement forte, quasiment toujours, à une exception près, supérieure à l'intensité de saturation de cette espèce ($I_k \approx 300 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, JIMÉNEZ *et al.*, 1987). Quelques auteurs avaient par ailleurs déjà mis en évidence l'importance des phénomènes d'auto-ombrage lors de l'étude de la production des phanérogames marines (SHORT, 1980, PÉREZ et ROMERO, 1992). Ces observations nous ont donc poussés à calculer non plus seulement la lumière disponible mais celle réellement interceptée par la canopée (Q_{abs}) en utilisant les équations (2) et (3), dérivées des études de MONSI et SAEKI (1953) utilisées fréquemment pour les communautés végétales terrestres (VARLET-GRANCHET *et al.*, 1989, PÉREZ-LLORÉNS et NIELL, 1993 b).

Plusieurs valeurs pour le coefficient K ont été testées et la meilleure régression a été obtenue avec des valeurs proches de 0,55. Nos données ne nous permettent pas de calculer la valeur exacte du coefficient K pour l'espèce *Zostera noltii*, néanmoins, il semble que la valeur proposée par PÉREZ-LLORÉNS et NIELL (1993 b), 0,99, soit légèrement surestimée. La valeur déterminée par ces auteurs est issue de mesures qui ne prennent pas en compte l'orientation des feuilles mais uniquement leurs propriétés optiques (transparence, etc. ...),

ceci pourrait expliquer pourquoi, dans le cas de feuilles dressées verticalement, la valeur de K se trouve abaissée. De fait, le tableau I.6 montre que les valeurs de K relevées dans la littérature et proches de 1 sont typiques des plantes à feuilles horizontales alors que celles à feuilles plutôt verticales ont des coefficients K plus faibles.

On pourra remarquer par ailleurs, sur la figure I.6 c, que les taux de production mesurés à de hautes intensités lumineuses (1382 et 1453 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en mai 1998 sont particulièrement faibles. La photo inhibition pourrait expliquer de telles productions mais, compte tenu des données publiées par JIMÉNEZ *et al.* (1987), qui incuba des feuilles de *Z. noltii* sous une intensité supérieure à 6000 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ sans noter de photo inhibition, et par LEUSCHNER et REES (1993) qui calcule l'intensité lumineuse de saturation pour cette même espèce égale à 1831 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, cette hypothèse nous semble peu plausible. Cependant, au regard des contenus en azote de la plante, une autre hypothèse peut être avancée: dans la lagune de Thau, le minimum est atteint à la fin du printemps et en été (1,9 et 2,05 % du poids sec de l'épiguée, 0,93 et 0,77 % du poids sec de l'hypogée, respectivement), avec des valeurs comparables à la valeur seuil critique (des teneurs tissulaires inférieures à 1,8 % du poids sec de l'épiguée sont considérées comme caractéristiques de plantes limitées par l'azote) publiée par DUARTE (1990). TOUCHETTE et BURKHOLDER (2000) viennent étayer cette hypothèse en estimant que si la lumière est considérée comme le facteur limitant le plus important pour la plupart des espèces de phanérogames (McROY, 1974), la limitation par les nutriments ne doit pas être systématiquement considérée comme secondaire (BURKHOLDER *et al.*, 1992), en particulier quand ces plantes poussent sur un substrat sableux peu riche en matière organique.

Une régression linéaire multiple a été proposée (équation 4) et permet le calcul du taux de production brute d'un herbier à partir de trois paramètres: la lumière absorbée par les feuilles de zostères (Qabs), la température de l'eau et le contenu en azote des feuilles. Nous

considérons donc que le contenu en azote des feuilles est indépendant de la production. En fait, la mesure du contenu en azote à la fin de l'expérience ($N_{t+\delta t}$) est la somme de i) le contenu en azote précédant immédiatement l'expérience (N_t) et ii) la résultante des gains et des pertes d'azote durant les trois heures d'expérience (δN). Nous supposons donc dans ce modèle théorique que δN est très petit devant N_t et donc que $N_{t+\delta t} \approx N_t$.

Ce modèle empirique doit toutefois être considéré avec précaution. En effet il reste pertinent seulement dans le domaine de température et d'indices foliaires testé (de 9 à 26,8 °C et de 0,5 à 3,6 $m^2 \cdot m^{-2}$ respectivement). En outre, le pourcentage de variation expliqué par le modèle (60 %) reste relativement faible et devrait être amélioré par la multiplication des mesures à d'autres périodes de l'année (d'autres températures, d'autres niveaux d'intensité lumineuse et d'autres contenus en azote de la plante).

Sous ces restrictions, ce modèle peut être utilisé pour prédire la production d'un herbier, en connaissant l'erreur standard d'estimation ($125,1 \text{ mgO}_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$).

1.2.5 Conclusion

Le choix d'utilisation de cloches benthiques pour l'étude de la production primaire et de la respiration d'un écosystème à zostères a demandé la formulation d'hypothèses simplificatrices du fait de la complexité du système étudié. Néanmoins, il résulte de cette étude que les principaux paramètres responsables des variations du métabolisme de production des herbiers à *Zostera noltii* de la lagune de Thau sont: la lumière, la température et le contenu en azote des feuilles. Pourtant, à notre avis, la mesure de la lumière incidente n'est pas suffisante car elle surestime la lumière réellement captée par les organes chlorophylliens. Nous pensons qu'en s'appuyant sur les résultats d'études des interactions entre la lumière et la structure des communautés végétales terrestres, il est possible d'utiliser les similarités existantes entre les graminées terrestres et les phanérogames marines pour

calculer la lumière réellement interceptée par les plantes (qui est fonction de l'indice foliaire de l'herbier) et d'estimer ainsi la production primaire de tels écosystèmes.

I.3 Croissance des feuilles de *Zostera noltii*

I.3.1 Etude de la croissance in situ par la technique de SAND-JENSEN (1975)

I.3.1.1 Matériel et méthodes

Le point d'étude (43°23'71'' N et 3°37'98'' E) se trouve sur l'herbier à *Zostera noltii* situé au sud de la lagune, le long du lido sableux, décrit dans le chapitre I.2.1. La croissance des feuilles de *Z. noltii* a été suivie par marquage pendant une année depuis le mois de mai 1998 jusqu'en juin 1999 selon la méthode de SAND-JENSEN (1975), modifiée par VERMAAT *et al.* (1987).

Deux mattes d'une quinzaine de pieds sont placées le plus délicatement possible avec leur sédiment dans deux pots de 24 cm de diamètre. Les pieds situés en bordure du pot, probablement les plus stressés par la rupture des rhizomes, sont éliminés. Toutes les feuilles de chaque pied sont ensuite marquées par un petit trou, effectué à l'aide d'une aiguille fine, au sommet du fourreau (point de référence, voir figure I.10), après avoir nettoyé soigneusement les feuilles de leurs épiphytes.

Une fois le marquage effectué, les deux pots sont replacés *in situ* l'un à 2,5 m et l'autre à 1,5 m de profondeur. Les pieds sont récupérés environ une semaine après (de 5 au minimum à 11 jours au maximum) et les feuilles sont comptées et mesurées avec une précision pour la longueur de ± 1 mm et pour la largeur de $\pm 0,05$ mm (mesure au micromètre monté sur loupe binoculaire).

Une fois par mois trois échantillons d'une dizaine de feuilles dont les surfaces ont été déterminées précisément, sont prélevés puis séchés à l'étuve pendant 48 heures à 80 °C puis leur poids sec est mesuré. Le rapport *biomasse des feuilles: surface des feuilles* est alors

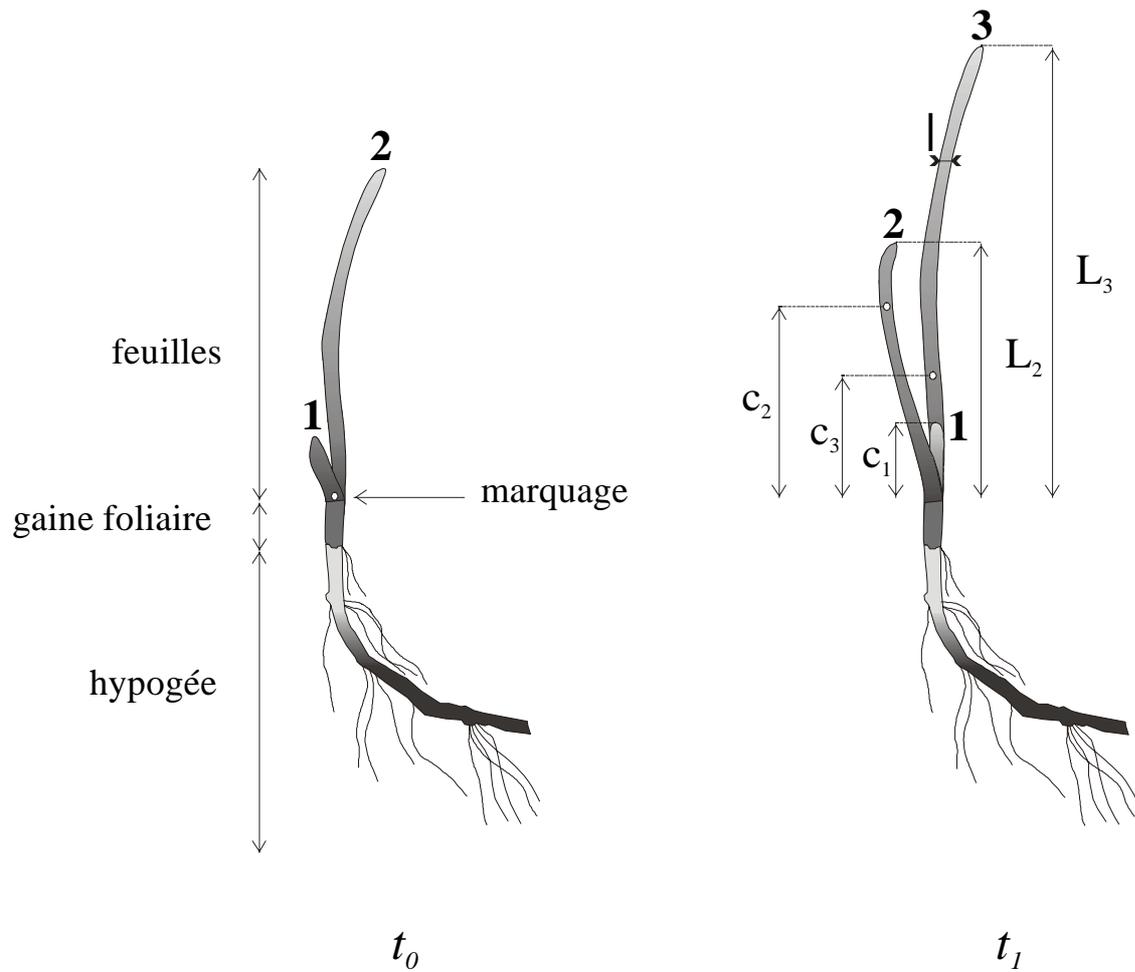


Figure I.10: Technique de marquage des feuilles de *Zostera noltii* (SAND-JENSEN, 1975, VERMAAT *et al.*, 1987). Les feuilles sont toujours numérotées depuis la plus jeune vers la plus vieille. L, longueur de la feuille, l , largeur de la feuille, c, croissance observée.

déterminé et la moyenne des trois rapports est calculée afin de pouvoir convertir les croissances en surface en croissances en biomasse, finalement ces dernières sont exprimées en gPS par unité de biomasse sèche et par jour. VERHAGEN et NIENHUIS (1983) avaient montré la supériorité de cette méthode par rapport à celle calculant la croissance des feuilles par rapport à un pied.

Sous les hypothèses suivantes le calcul des taux de croissance foliaires a pu être réalisé:

- La croissance des feuilles (et l'apparition de nouvelles feuilles) se fait à la base du fourreau (SAND-JENSEN, 1975, VERMAAT *et al.*, 1987, PEDERSEN et BORUM, 1993), la distance entre la marque et le point de référence après le temps d'exposition donne la croissance.
- Du fait de la grande fragilité des feuilles de cette espèce, il n'a pas été possible de les compter et de les mesurer sur le bateau avant la période d'exposition, la perte n'a donc pu être mesurée. Cependant nous considérons ici, comme SAND-JENSEN (1975), que la perte s'effectue par la chute de la plus vieille feuille (dans la grande majorité la feuille n°3). Cette feuille ne croissant plus (SAND-JENSEN, 1975), c'est la croissance de la dernière feuille retrouvée sur le pied qui indique si une feuille a été perdue: si cette croissance n'est pas nulle c'est qu'une vieille feuille manque. Nous considérons donc comme BROUNS (1985), que la chute des feuilles est un processus continu et qu'il se fait approximativement à la vitesse d'apparition des nouvelles feuilles. Ainsi, pour que cette méthode soit applicable, un pied est éliminé dès lors qu'une feuille est retrouvée sans son apex (la perte de parties de feuilles n'est pas considérée). Les pieds présentant moins de trois feuilles sont de même écartés lors du marquage.
- SAND-JENSEN (1975) considère que les vieilles feuilles représentent le quart de la biomasse foliaire, il nous a paru plus correct de calculer, à chaque fois, la moyenne de toutes les feuilles numérotées 3 et plus pour estimer la biomasse d'une vieille feuille.

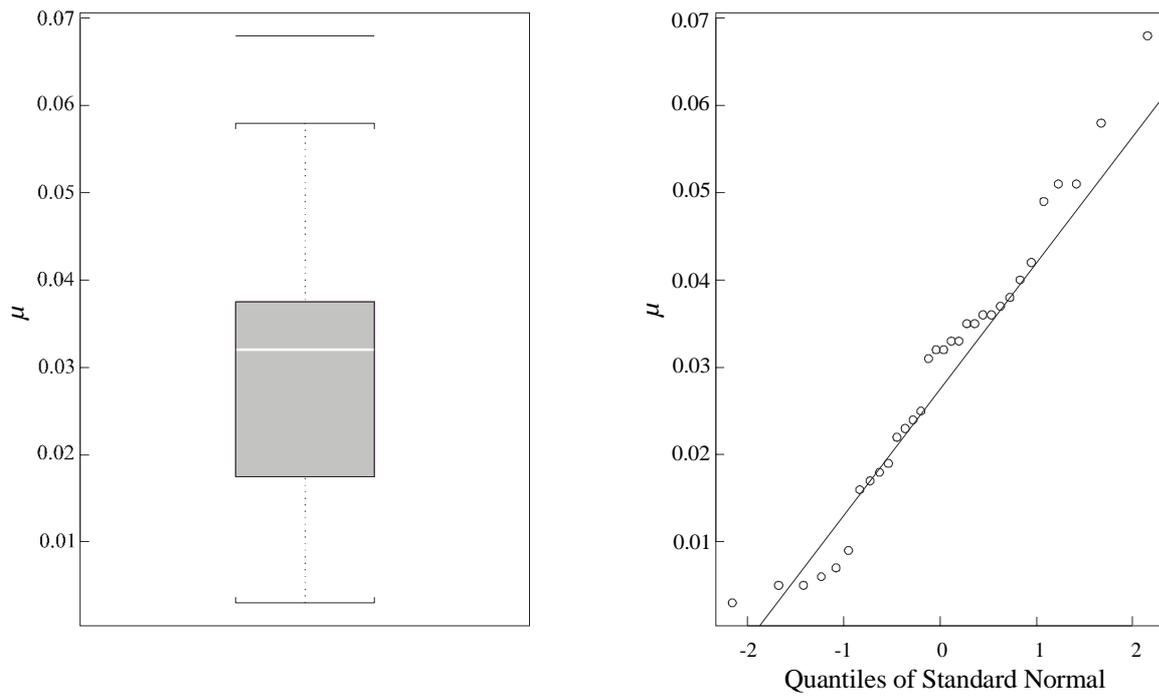


Figure I.11: Boîte à moustaches des données de croissances foliaires brutes (μ) et comparaison de la distribution des données avec la distribution normale (droite de Henry).

Pour chaque pied, la biomasse finale (B_f , en μgPS), la croissance (C , en μgPS), la perte (P , en μgPS) et la biomasse initiale (B_0 , en μgPS) sont calculées de la façon suivante:

$$B_f = R \times \sum_{i=1}^n (L_i \times \ell_i)$$

$$C = R \times \sum_{i=1}^n (c_i \times \ell_i)$$

$$\begin{cases} \text{Si } c_n \neq 0 \text{ alors } P = \overline{B_n} \\ \text{Sinon } P = 0 \end{cases}$$

$$B_0 = B_f - C + P$$

Où R est le rapport *biomasse des feuilles: surface des feuilles* ($\mu\text{gPS} \cdot \text{mm}^{-2}$), n , le nombre total de feuilles retrouvées sur le pied, L_i , la longueur de la feuille n^o i , ℓ_i , la largeur de la feuille n^o i , c_i , la distance entre la marque et le point de référence après le temps d'exposition et $\overline{B_n}$, la biomasse moyenne d'une vieille feuille (μgPS). Ces variables sont reprises sur le dessin de la figure I.10.

La croissance des plantes a été décrite par la formule exponentielle suivante (VERMAAT *et al.*, 1987):

$$B_f = B_0 \times e^{(\mu \times t)} \quad (5)$$

Avec B_f , la biomasse finale (μgPS), B_0 , la biomasse initiale (μgPS), μ , le taux de croissance relatif (j^{-1}) et t , la période de temps considérée (j). Le taux de croissance relatif μ sera donc basé sur la croissance de toutes les feuilles, c'est un taux de croissance relatif brut et il est tiré de l'équation (5):

$$\mu = \frac{\ln(B_0 + C) - \ln(B_0)}{t} \quad (6)$$

Parallèlement les données de température de l'eau sont mesurées à chaque sortie sur le terrain à l'aide d'un conductimètre du type WTW LF 197-S (précision 0,5 %). Les données d'insolation sont issues de la météo (source Météo France, station de Fréjorgues).

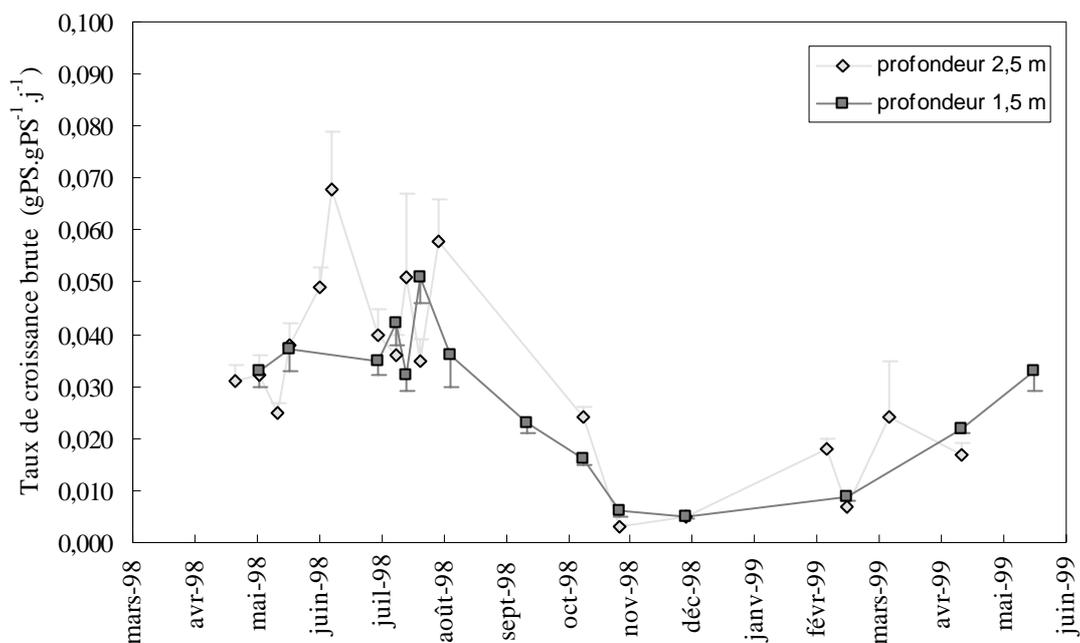


Figure I.12: Suivi temporel (avril 1998, juin 1999) des croissances foliaires brutes *in situ* de *Zostera noltii* à deux profondeurs différentes: 1,5 et 2,5 m. Les données représentées sont des moyennes (\pm écart standard) effectuées sur l'ensemble des pieds marqués.

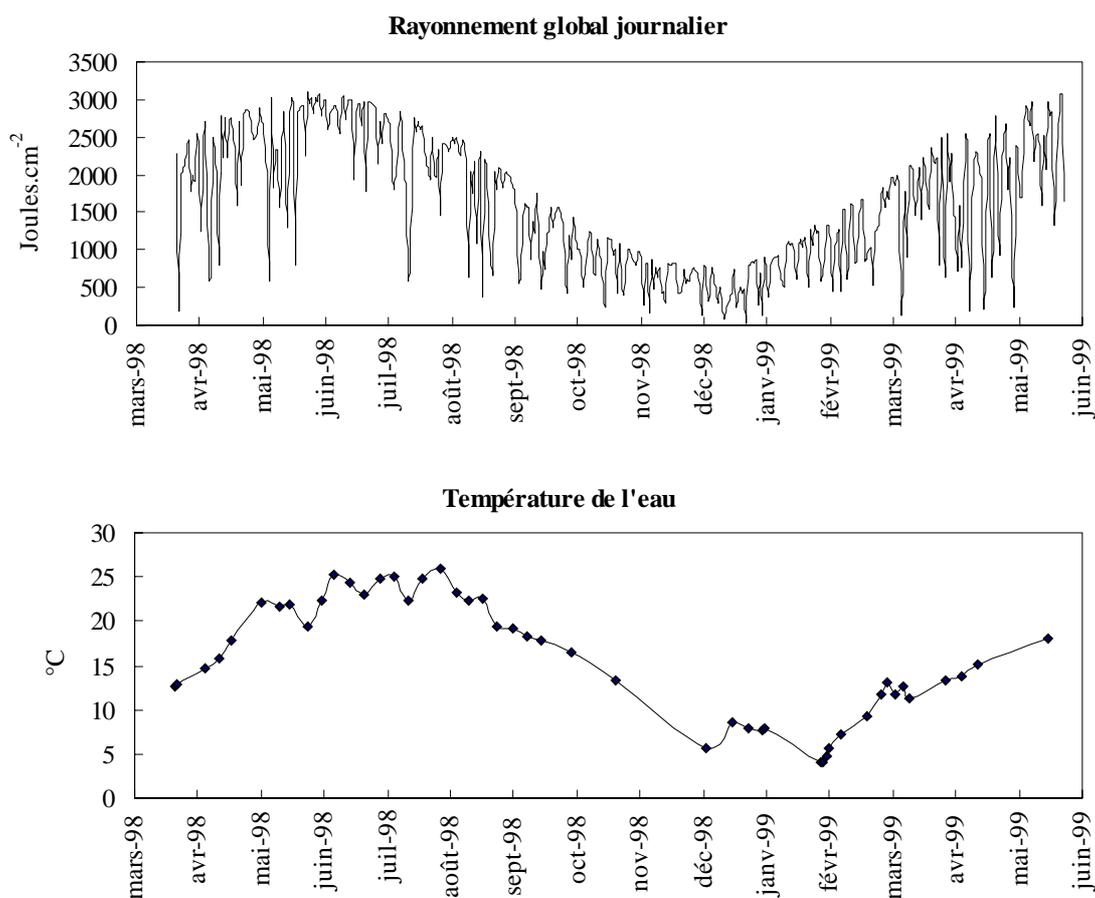


Figure I.13: Données de rayonnement global journalier (source Météo France, station de Fréjorgues) et de température de l'eau relevées durant la période de suivi de la croissance foliaire.

Analyse statistique:

Toutes les moyennes sont données avec leur erreur standard au risque 5% ($\pm t_{95} \times \frac{s}{\sqrt{n}}$). Un test de corrélation (test de PEARSON) puis une régression linéaire sur les séries temporelles de croissances foliaire ont été effectués avec vérification préalable de la normalité des distributions (données et résidus) et de l'homosédasticité. Par ailleurs, les relations entre les taux de croissance foliaire brute obtenus (μ) et les conditions environnementales ont été étudiées dans le cadre d'un Modèle Linéaire Généralisé (GLM). Nous avons considéré pour cela un modèle de type additif (les interactions entre variables ne sont pas testées) comprenant quatre facteurs: deux variables continues (la température T et le rayonnement global Rg, moyennés sur la période de marquage) et deux variables catégorielles (la saison: printemps, été, automne et hiver ; et la profondeur Z: 2,5 m et 1,5 m):

$$\mu \sim f(T, Rg, Saison, Z)$$

Une étude graphique préalable a été effectuée de façon à s'assurer de l'absence d'observations aberrantes ou de structures douteuses dans les données (voir figure I.11). Il en ressort principalement d'une part une médiane non centrée, du fait d'un plus grand nombre de valeurs faibles que de valeurs fortes, et d'autre part la présence d'une valeur très forte détectée comme "valeur aberrante" (boîte à moustache, diagramme de gauche). Par ailleurs les données ne se répartissent pas bien le long de la droite de Henry (diagramme de droite), et ont tendance à s'éloigner de cette dernière pour les valeurs extrêmes. Nous pouvons donc douter de la distribution normale de ces données. Pour toutes ces raisons nous avons finalement sélectionné un GLM sur distribution de Poisson et un lien "identité". Nous avons par ailleurs choisi de conserver la valeur détectée comme aberrante faute de raison plausible (expérimentation, erreur de calcul, ...) pour l'écartier.

Tous les calculs ont été réalisés à l'aide du logiciel S-PLUS 4 (S-PLUS, 1997).

Tableau I.7: Résultats du modèle linéaire généralisé: $\mu \sim f(T, Rg, Saison, Z)$. μ , le taux de croissance foliaire brute (exprimé en $gPS.gPS^{-1}.j^{-1}$), est la variable expliquée, T, Rg, Saison et Z sont les facteurs environnementaux testés dans le modèle.

	Degrés de liberté	Variance résiduelle
Totale	31	0,3151
Température (T)	30	0,0941
Rayonnement global (Rg)	29	0,0789
Saison	26	0,0598
Profondeur (Z)	25	0,0589

1.3.1.2 Résultats

Les figures I.12 et I.13 présentent les résultats du suivi temporel des croissances foliaires mesurées aux deux profondeurs choisies, 2,5 m et 1,5 m ainsi que les variations de lumière et de température relevées durant la même période.

Les croissances foliaires brutes mesurées suivent un cycle saisonnier très marqué passant par un maximum en été, et un minimum en hiver, calqué sur les cycles annuels de lumière et de température. Le taux de croissance brut maximum ($0,068 \pm 0,011 \text{ gPS.gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$) a été relevé en juin 1998 à la profondeur la plus importante, cependant, faute d'avoir retrouvé de pieds marqués à la profondeur de 1,5 m à cette même date, rien ne nous permet de dire que la croissance des pieds à cette profondeur aurait été moins importante. Le taux de croissance minimum ($0,003 \pm 0,0004 \text{ gPS.gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$), bien que fort proche de celui à la profondeur 1,5 m, a de même été mesuré à 2,5 m au mois de novembre.

Le test effectué sur les deux séries temporelles établit une corrélation étroite entre elles ($p < 0,01$; coefficient de corrélation de 0,84), leurs fluctuations suivent donc le même schéma saisonnier général. Cette corrélation a été confirmée par régression linéaire donnant un coefficient de détermination de 0,71.

Il n'a pas été possible de mesurer à chaque fois les croissances foliaires aux deux profondeurs, en effet, l'arrachage des pieds fragilisés par la transplantation dans les pots s'est avéré relativement fréquent surtout à la plus faible des profondeurs, l'hydrodynamisme y étant plus intense.

Les résultats du GLM (voir ci-dessus) confirment ces premiers résultats et apportent de nouvelles informations concernant les variables environnementales, à savoir, l'influence, sur les variations observées du taux de croissance, de la température et du rayonnement global (moyennés sur la période de marquage), de la saison et de la profondeur. Le modèle explique environ 80 % de la variance totale (voir tableau I.7) dont l'essentiel est décrit par la

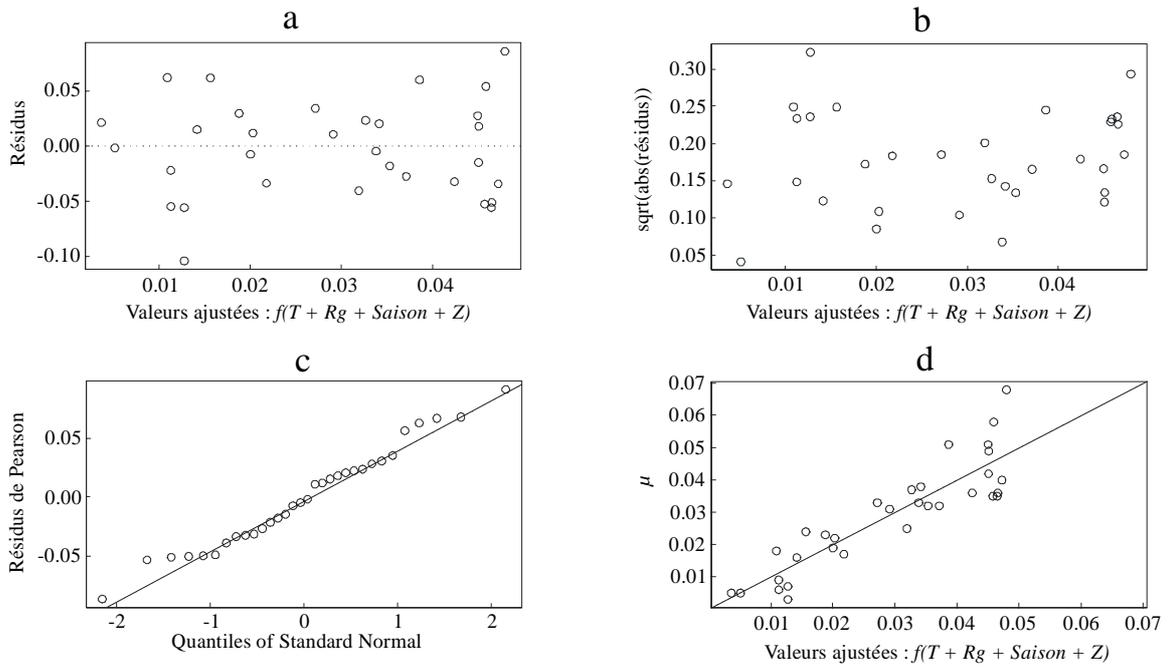


Figure I.14: Résultats du modèle linéaire généralisé: $\mu \sim f(T, Rg, Saison, Z)$. a et b: valeurs ajustées par le modèle en fonction, respectivement, des résidus et de la racine carrée de la valeur absolue des résidus ; c: distribution des résidus de Pearson (résidus corrigés sur la distribution de Poisson) le long de la droite de Henry (distribution normale) et d: comparaison valeurs ajustées par le modèle en fonction des valeurs de croissance mesurées.

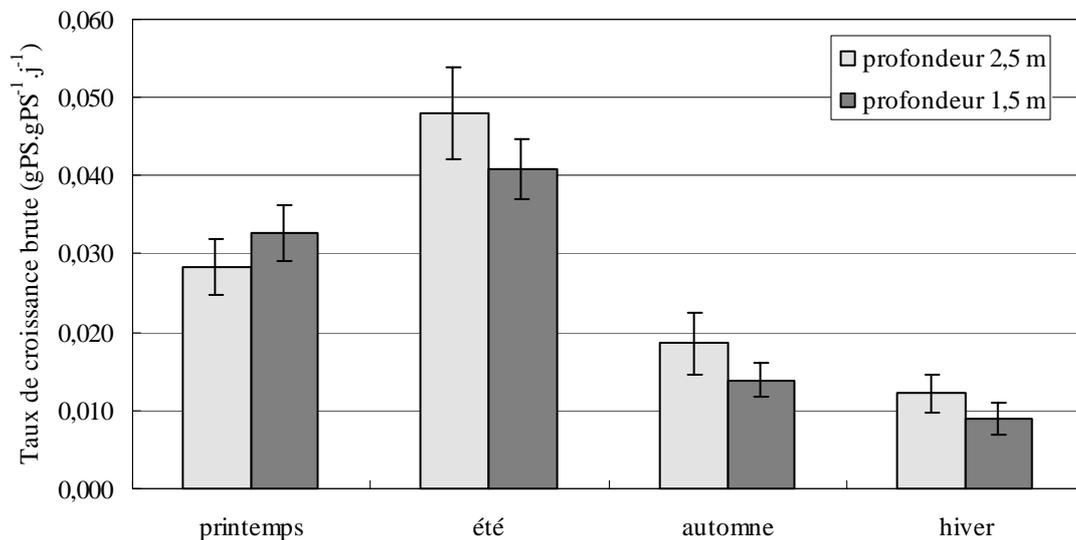


Figure I.15: Taux de croissance foliaire brute à deux profondeurs différentes, moyennés (\pm écart standard) par saison.

température ensuite viennent la saison puis le rayonnement global, la profondeur n'expliquant qu'une partie infime de la variance. Les figures I.14 a à I.14 d attestent de la validité du modèle proposé, l'ajustement est en effet tout à fait satisfaisant (figure I.14 d) et les résidus de Pearson (*i. e.*, les résidus corrigés de la distribution choisie au départ: Poisson) sont distribués de façon normale (figure I.14 c). Par ailleurs les résidus ainsi que la racine carrée de la valeur absolue des résidus en fonction des valeurs ajustées ne montrent aucune structure suspecte (figures I.14 a et I.14 b).

La figure I.15, présente les moyennes effectuées par profondeur sur toutes les croissances observées à chaque saison. On pourra remarquer les très faibles différences obtenues aux deux profondeurs. Ici encore on retrouve le schéma développé plus haut: l'été est la saison où les plus forts taux de croissance sont observés ($0,048 \pm 0,006 \text{ gPS.gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$, en moyenne sur la saison), alors que les plus faibles sont observés durant l'automne et l'hiver ($0,009 \pm 0,002 \text{ gPS.gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$).

1.3.1.3 Discussion

Les variations saisonnières de croissance des feuilles de *Zostera noltii* dans la lagune de Thau, suivent le même schéma unimodal déjà mentionné pour des herbiers à *Z. noltii* de la lagune de Zandkreek (Pays-Bas) par VERMAAT *et al.* (1987) et de la Baie d'Arcachon par AUBY et LABOURG, 1996, ou des herbiers à *Z. marina* par SAND-JENSEN (1975, Danemark), par JACOBS (1979, Roscoff, France) ou bien encore par PEDERSEN et BORUM (1993, Øresund, Danemark): les maxima en été et les minima en automne et en hiver. Il est bien souvent difficile de comparer les taux de croissances foliaires parus dans la littérature tant la diversité de méthodes est importante ("plastochrone interval", croissances en longueur, croissances en biomasse, par unité de longueur, de biomasse et même par pied ...). Le tableau I.8 regroupe pourtant quelques taux de croissance parmi les plus facilement

Tableau I.8: Quelques taux de croissance foliaire (μ) relevés dans la littérature (minima et maxima).

Espèces	Site d'étude	μ_{\max} ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$)		μ_{\min} ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$)		Références
		valeur	période	valeur	période	
<i>Zostera noltii</i>	Zandkreek (Pays-Bas)	0,06 ⁽¹⁾	Print./ été	0,03 ⁽¹⁾	automne	VERMAAT <i>et al.</i> (1987)
	Banc d'Arguin (Mauritanie)	0,037 ⁽²⁾	Sept.	0,02 ⁽²⁾	Sept.	VERMAAT <i>et al.</i> (1993)
	Terschelling (Pays-Bas)	0,05 ⁽²⁾	juin	0,013 ⁽²⁾	fin août	PHILIPPART (1995)
	Etang de Thau	0,068 ⁽³⁾	juin	0,003 ⁽³⁾	nov.	Présente étude
<i>Cymodocea nodosa</i>	Banc d'Arguin (Mauritanie)	0,038 ⁽²⁾	Sept.	0,032 ⁽²⁾	Sept.	VERMAAT <i>et al.</i> (1993)

⁽¹⁾ en g de matière organique (poids sans cendres). ⁽²⁾ valeurs exprimées en $\text{cm}^2\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$. ⁽³⁾ valeurs exprimées en g de poids sec.

comparables, nous pouvons observer que les taux mesurés au cours de cette étude sont proches de ceux obtenus pour la même espèce (VERMAAT *et al.* 1987, VERMAAT *et al.*, 1993, PHILIPPART, 1995 a). On pourra remarquer cependant que les variations saisonnières du taux de croissance à Thau sont de plus grande amplitude que celles relevées par d'autres auteurs, et en particulier pour les minima, qui descendent très bas en hiver. Si les niveaux d'insolation, relativement fort en hiver dans le Languedoc, ne permettent pas d'expliquer ces très faibles croissances, en revanche, les températures hivernales dans l'étang de Thau (de l'ordre de 5 °C, voir [figure I.12](#)), sont inférieures à celles rencontrées même dans les régions du nord de l'Europe (du fait du faible volume de la lagune, les variations de température sont plus importantes et plus rapides). Il semble donc que, bien que l'espèce *Zostera noltii* soit inféodée aux climats plus chauds que sa congénère *Z. marina* (CABIOCH *et al.*, 1992), elle puisse survivre à des hivers rigoureux en maintenant pendant cette période des taux de croissance foliaire très faibles.

Le lien entre les croissances maximales observées et les mesures de production par photosynthèse peut-être réalisé par le calcul, par le biais de l'équation simplifiée de la photosynthèse. Le taux de production maximum mesuré lors de la campagne cloche benthique (Pmax) est égal à 26 mgO₂.gPS⁻¹.h⁻¹ soit environ 8.10⁻⁴ moleO₂.gPS⁻¹.h⁻¹. Calculons l'équivalent en mole d'oxygène de la croissance foliaire maximale mesurée: 0,068 gPS.gPS⁻¹.j⁻¹, sachant qu'une mole de carbone pèse 12 g, considérant environ 35 % de carbone par gPS (valeur moyenne mesurée en été, voir tableau I.3) et un quotient photosynthétique de 1,1 (AUBY, com. pers.):

$$\frac{0,068 \times 35}{100 \times 12} \times 1,1 = 2,18 \cdot 10^{-3} \text{ moleO}_2 \cdot \text{gPS}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$$

Pour produire 2,18.10⁻³ moleO₂.gPS⁻¹.j⁻¹, il faut donc que la Pmax soit atteinte pendant environ 3 heures dans la journée. Compte tenu des éclaircissements habituellement observés

pendant l'été (très souvent supérieurs à 2000 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ à la surface de l'eau d'après les mesures « cloches benthiques ») et de l'intensité de saturation de *Zostera noltii* ($I_k \approx 300 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ d'après JIMÉNEZ *et al.*, 1987 ; $I_k \approx 240 \mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, d'après les mesures de AUBY, com. pers.), il est tout à fait raisonnable de penser qu'il y a une bonne concordance entre les mesures de croissance foliaire par marquage et les mesures de production (photosynthèse) réalisées avec les cloches benthiques.

Les résultats des tests statistiques effectués, montrent une influence prédominante de la température sur les taux de croissance foliaire. Cette action se retrouve d'ailleurs dans presque tous les modèles de croissance qui prennent en considération la température comme un facteur primordial (SHORT, 1980, BACH, 1993, VAN LENT, 1995, BOCCI *et al.*, 1997). A l'inverse, curieusement le rayonnement global mesuré sur la période de marquage n'explique que très peu de la variabilité saisonnière de la croissance foliaire observée. Le facteur lumière ayant pourtant lui aussi depuis longtemps été défini comme très important, il est légitime de se poser la question de la pertinence des données. En effet le rayonnement global entré dans le modèle est issu de données météorologiques fournies par la station de Fréjorgues située à environ 20 Km du site d'étude. Il est donc concevable que des différences d'irradiations locales existent et qu'elles peuvent se révéler importantes quand on veut les relier à des mesures effectuées sur de courtes périodes. Des résultats différents auraient peut-être été obtenus s'il avait été possible d'enregistrer en continu sur toute la période de marquage, la lumière arrivant au niveau des pieds de zostère.

Le facteur "Saison" explique lui aussi une petite partie des variations de croissance observées, et ce, une fois que les effets de la température sont enlevés (les deux facteurs étant bien évidemment corrélés). En effet on peut constater que pour une même température, les croissances foliaires mesurées sont plus importantes durant le printemps ($0,019 \text{ gPS.gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$, à 14 °C) que durant l'automne ($0,011 \text{ gPS.gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$, à 14 °C). En automne les coups de vents

sont plus fréquents qu'au printemps et les feuilles sont plus fragiles, la chute de feuilles est plus fréquente et l'eau souvent plus turbide, toutes ces raisons peuvent expliquer les différences observées.

D'autre part, notre étude n'a pas permis de déceler avec certitude d'effet de la profondeur sur la croissance foliaire, même si durant trois saisons sur quatre (l'été, l'automne et l'hiver) les croissances ont été légèrement plus fortes à la profondeur la plus importante (voir figure I.15). Un phénomène identique a déjà été mentionné: en effet d'après PHILLIPS et GRANT (1965), la hauteur des faisceaux augmente avec la profondeur, jusqu'à une limite où la diminution de l'irradiation réduit la croissance. Il faudrait sans doute multiplier les mesures le long d'un transect à d'autres profondeurs pour pouvoir trancher avec certitude.

En conclusion, la méthode de marquage utilisée (SAND-JENSEN, 1975, modifiée par VERMAAT *et al.*, 1987) s'est avérée tout à fait fiable, et a permis de suivre durant une année les variations de croissance foliaire *in situ* de *Zostera noltii*. Le schéma unimodal de ces variations, déjà mentionné par plusieurs auteurs pour des herbiers tempérés européens, est évident, et l'influence de la température sur les taux de croissance a été clairement établie. Les taux de croissances observés par marquage sont comparables aux productions observées dans les cloches benthiques (même espèce), et peuvent être utilisés pour paramétrer des modèles numériques. Cependant ces expérimentations ne permettront pas d'évaluer la part d'énergie allouée à la croissance des organes souterrains. Pour y remédier des marquages de rhizomes ont été tentés. Malheureusement ces tentatives de marquage *in situ* des rhizomes de *Z. noltii* se sont soldées par un échec. Il n'a en effet jamais été possible de retrouver suffisamment de rhizomes marqués pour en tirer des conclusions intéressantes. Les rhizomes, une fois séparés de leur sédiment pour la mesure des entrenœuds et le marquage, étaient très difficilement replacés de façon satisfaisante dans le sédiment sableux, et n'offraient

probablement plus une résistance efficace à l'arrachage dû à l'hydrodynamisme. Il semble toutefois qu'une technique testée en dernier lieu et utilisant des serres-flex lestés ait apporté quelques espoirs. Cette technique n'a malheureusement pas pu être validée un nombre suffisant de fois.

1.3.2 Etude de la limitation par l'ammonium de la croissance en mésocosmes

1.3.2.1 Introduction

L'objectif de cette étude est de déterminer l'existence d'une éventuelle limitation par l'azote de la croissance printanière de la phanérogame *Zostera noltii* dans l'étang de Thau et de quantifier l'absorption de l'ammonium par les feuilles de cette espèce.

La réponse à la question posée a nécessité la mise en œuvre d'un module expérimental (figure I.16) qui a débuté début mars 1998. L'étude de la limitation par l'azote a été réalisée grâce à l'utilisation de mésocosmes en flux continu dans lesquels les conditions de température, de salinité et de lumière sont égales et maintenues constantes et où, à l'inverse, les concentrations d'ammonium (définies en fonction des études de milieu réalisées au cours du PNOC - OXYTHAU) varient d'un mésocosme à un autre. Cette méthode a déjà fait l'objet d'expérimentations et s'est révélée d'une efficacité certaine pour isoler l'effet d'un paramètre du milieu sur la croissance de phanérogames marines: lire les travaux de ROELOFS *et al.* (1984), KEMP *et al.* (1987), SHORT (1987), SHORT et BURDICK (1996), VAN KATWIJK *et al.* (1997), MOORE et WETZEL (2000).

Deux expérimentations ont été conduites, l'une en avril 1998 et l'autre en août 1998. La seconde a été réalisée au vu de résultats de la première et le mode opératoire, bien que fondamentalement inchangé, a subi quelques améliorations.

1.3.2.2 Avril 1998, première expérimentation, matériel et méthodes

Dix aquariums en verre (cotes en mm: 200×200×350) sont placés dans un bain-marie,

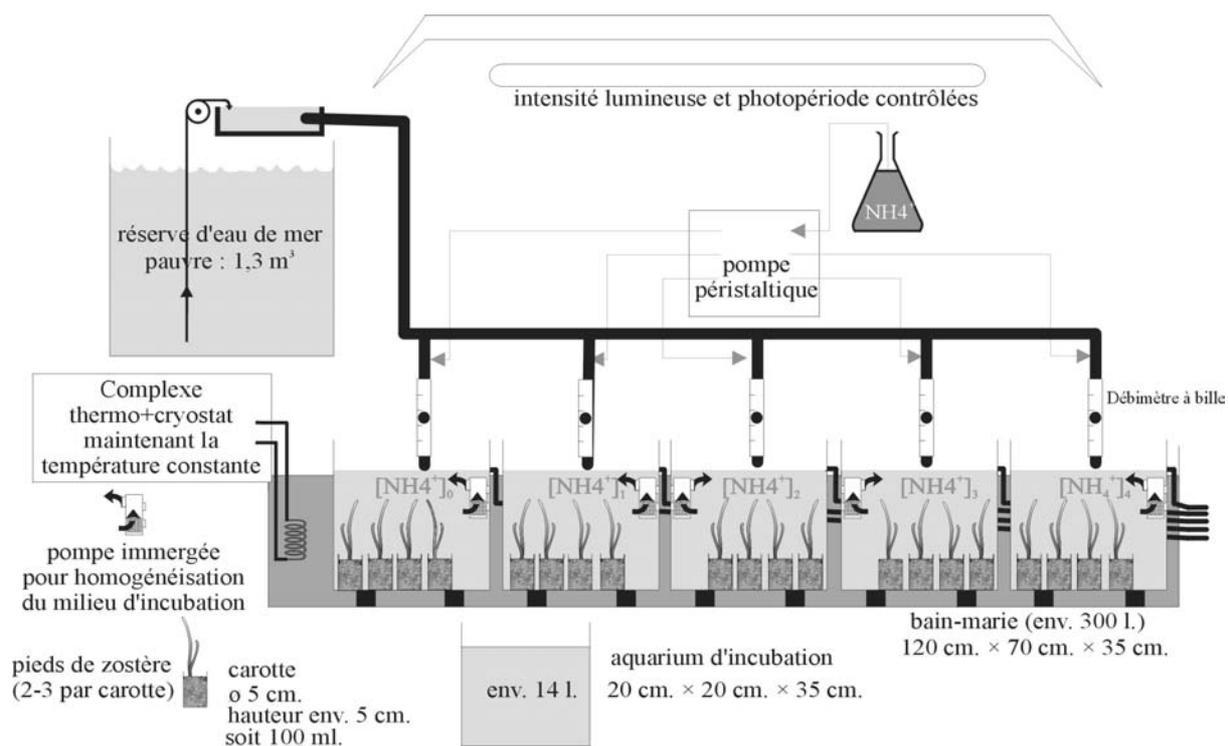


Figure I.16: Schéma simplifié du module expérimental en flux continu.

Tableau I.9: Concentrations en nutriments ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) apportées aux dix aquariums d'incubation.

N° de l'aquarium	Notation	Ammonium	Phosphates
1	A0	0	2
2	A10	10	2
3	A15	15	2
4	A2	2	2
5	A5	5	2
6	B2	2	2
7	B5	5	2
8	B0	0	2
9	B10	10	2
10	B15	15	2

maintenu à une température constante pendant toute la durée de l'expérience par deux thermo-cryostats à immersion. Ils sont alimentés en permanence avec de l'eau de mer pauvre (teneur en $\text{NH}_4^+ < 0,2 \mu\text{mol/l}$, en $\text{PO}_4^{3-} \cong 0 \mu\text{mol/l}$ et salinité 38, filtrée 3 fois successivement à 10, 2 et $0,4 \mu\text{m}$) dans laquelle on injecte cinq solutions de concentrations d'ammonium différentes fixes (0 ; 2 ; 5 ; 10 ; $15 \mu\text{mol.l}^{-1}$) de façon à maintenir cinq concentrations différentes dans les duplicats (deux aquariums par concentration). Une affinité d'absorption par les feuilles des phanérogames plus importante pour l'ammonium que pour les nitrates est établie depuis les travaux de IIZUMI et HATTORI (1982), THURSBY et HARLIN (1982) et SHORT et McROY (1984). C'est pourquoi nous avons choisi l'ammonium comme source d'azote dans cette étude. Enfin, pour éviter une éventuelle limitation par le phosphore, une concentration de $2 \mu\text{mol.l}^{-1}$ de phosphates, identique pour chaque bac, est maintenue toute la durée de l'expérimentation.

Le renouvellement d'eau s'effectue par gravité (100 % par jour), le débit étant contrôlé chaque jour par des débitmètres à billes. Le tableau I.9 présente les concentrations en nutriments fournies aux différents bacs. Des pompes immergées assurent l'homogénéisation de chaque aquarium. Tout le module expérimental est par ailleurs mis en fonctionnement deux jours avant l'arrivée du matériel végétal. La température du bain-marie est fixée égale à celle de la lagune à cette époque, soit 16°C . Huit tubes néon horticoles (marque GROLUX, longueur 1,4 m) placés à 40 cm au-dessus des aquariums assurent la diffusion d'une lumière ayant les caractéristiques de la lumière naturelle (mêmes longueurs d'onde), à une photopériode constante proche de celle rencontrée dans le milieu naturel (16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité).

Les zostères ont été prélevées par carottage dans des pots de diamètre 54 mm et de hauteur 70 mm de façon à ne pas perturber les contacts racines-sédiments. Le site de prélèvement est le même que celui décrit au chapitre I.2.1.

Tableau I.10: Moyennes et écart types des paramètres de température, salinité et intensité lumineuse, relevés sur l'ensemble des aquariums pendant toute la durée de la première expérimentation.

	Moyenne	Ecart type
Température en °C	16,4	0,2
Salinité	37,0	0,1
Lumière en $\mu\text{mole photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	266,6	9,2

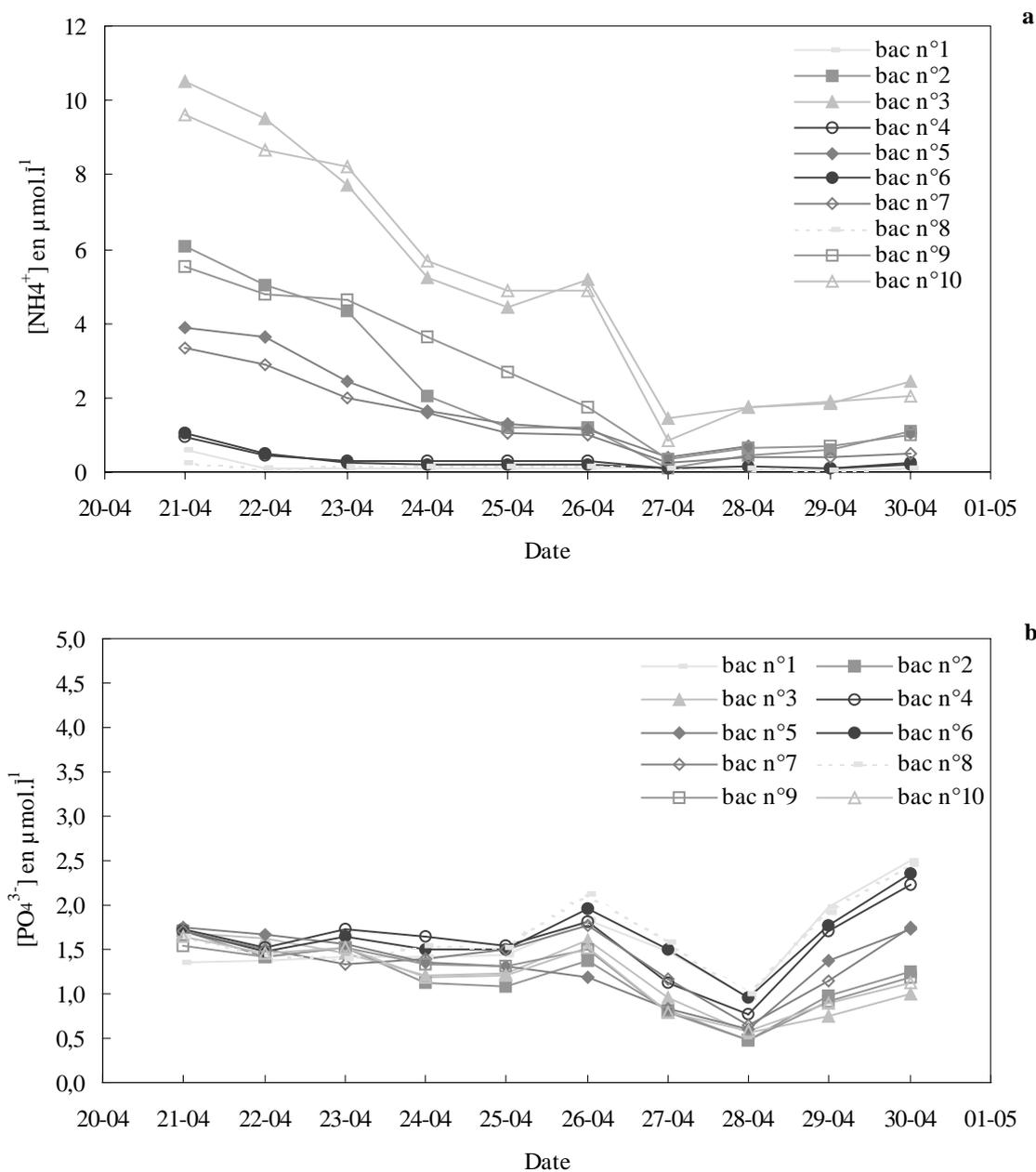


Figure I.17: Evolution des teneurs en ammonium (a) et en phosphates (b) des différents aquariums au cours du temps.

Sept pots sont placés dans chaque aquarium. Six d'entre eux sont porteurs de zostères (3 pieds par pots au maximum) et un est rempli de sédiment nu, prélevé au même endroit que les plantes. L'expérimentation proprement dite s'est déroulée pendant dix jours suivant le calendrier suivant:

20 avril, t=0: Juste après le carottage, les feuilles ont été délicatement nettoyées avec l'ongle de façon à retirer le maximum d'épiphytes, puis marquées au feutre non toxique, selon la méthode de VERMAAT *et al.* (1987). Nous avons voulu tester le marquage au feutre indélébile plutôt qu'à l'aiguille (cf. chapitre I.3.1), dans le but de réduire le stress provoqué par le marquage. Les pots sont ensuite placés dans des bacs remplis d'eau de l'étang en attendant le retour au laboratoire.

Une cinquantaine de pieds a été prélevée pour la détermination des biomasses moyennes de feuilles et d'hypogée (rhizomes plus racines) par pieds. Des carottes de sédiment ont aussi été prélevées pour permettre l'analyse des concentrations en matière organique, en ammonium et en phosphates, de l'eau interstitielle au départ.

t=0 à 9 jours: Chaque jour les paramètres d'incubation suivants sont relevés: la température et la salinité (utilisation du conductimètre type WTW LF 197-S, précision 0,5 %), les concentrations en sels nutritifs (l'ammonium par la méthode de KOROLEFF, 1969, complétée par AMINOT, 1983, et les phosphates selon les protocoles de TRÉGUER et LE CORRE, 1975, après filtration de l'eau sur filtre Whatman GF/F). L'intensité lumineuse à la surface est contrôlée (capteur plan LI-COR 1000), ainsi que les flux d'eau à l'entrée des mésocosmes (débitmètres à bille).

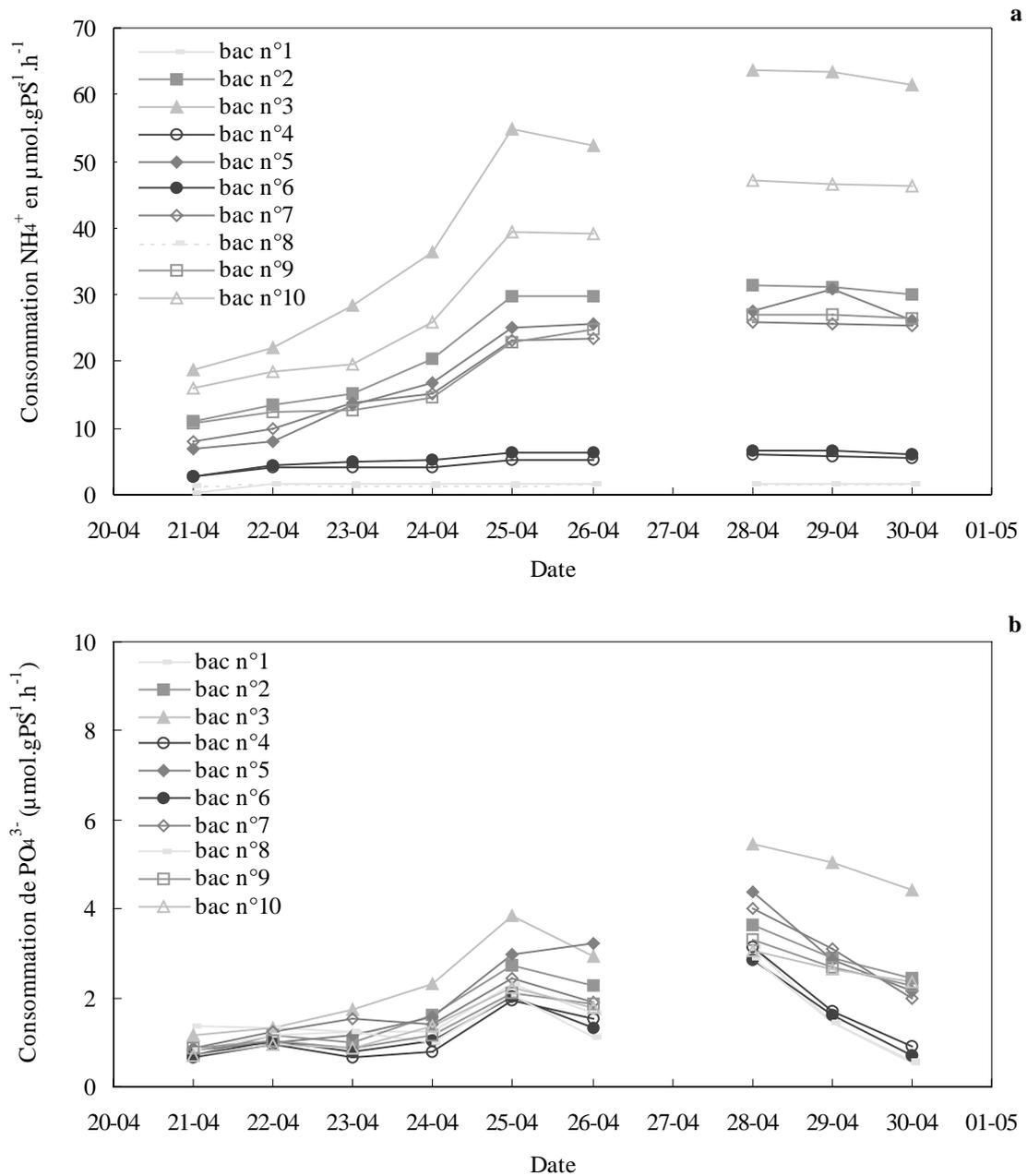


Figure I.18: Evolution des consommations instantanées d'ammonium (a) et de phosphates (b), par unité de poids sec de zostère, dans les différents aquariums au cours du temps.

30 avril, t=10 j.: Fin de l'expérience. Le matériel végétal est récupéré, les feuilles et l'hypogée ont été à nouveau nettoyées puis les feuilles mesurées pour la détermination de la croissance, et enfin le tout pesé après séchage à l'étuve (48 heures à 80 °C). Le sédiment est ensuite récupéré afin de mesurer les concentrations en ammonium de l'eau interstitielle.

Analyse statistique:

Toutes les moyennes sont données avec leur erreur standard au risque 5% ($\pm t_{95} \times \frac{s}{\sqrt{n}}$).

Afin de comparer les résultats entre eux, des analyses de variances à un critère de classification ont été réalisées, après s'être assuré de la normalité de distribution des variables et de l'homosédasticité (égalité des variances). Dans le cas où au moins une de ces hypothèses ne serait pas vérifiée, le test non-paramétrique de Kruskal et Wallis est effectué.

1.3.2.3 Résultats

Les paramètres de température, salinité et luminosité sont restés remarquablement stables, comme en attestent les écart-types du tableau I.10, durant toute la période d'étude. En ce qui concerne les intensités lumineuses distribuées, bien qu'inférieures à celles usuellement rencontrées dans le milieu à cette période, elles restent stables, équivalentes pour tous les bacs et supérieures à l'intensité de saturation de l'espèce *Zostera noltii* ($\approx 240 \mu\text{mol photons.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ d'après AUBY, communication personnelle).

Les teneurs en ammonium et en phosphates des 10 aquariums au cours de l'expérience sont présentées sur les figures I.17a et b. Il est à noter que, contrairement à ce qu'il avait été prévu, la consommation de l'ammonium par les plantes de chaque bac s'est révélée trop importante pour que le renouvellement d'eau compense ce pompage, entraînant une forte

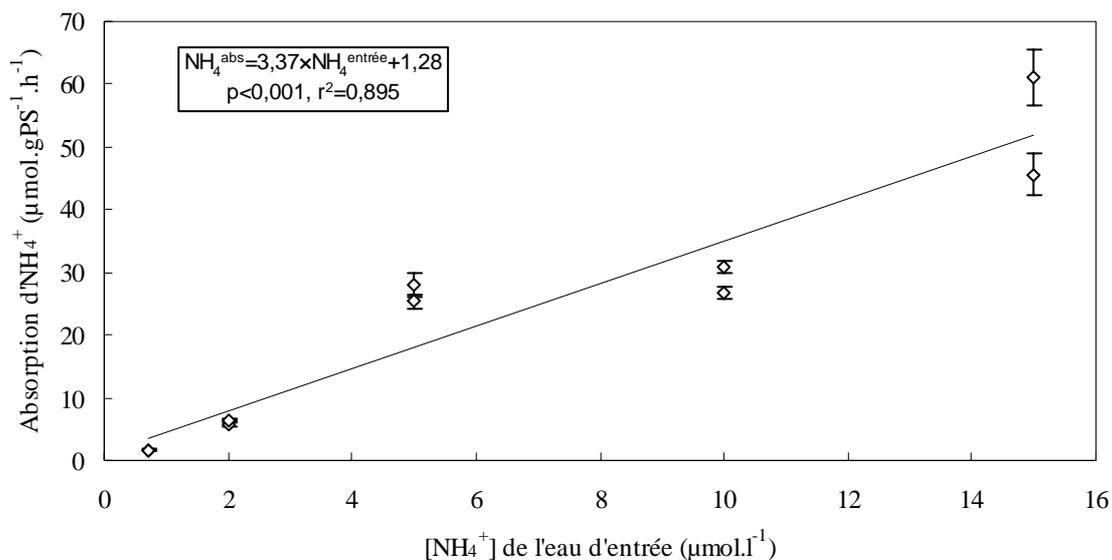


Figure I.19: Corrélation existant entre l'absorption d'ammonium par les feuilles (en ordonnée) et les concentrations de l'eau arrivant dans les aquariums (abscisse). Remarque: les flux d'absorptions sont moyennés (\pm l'écart standard) sur les trois derniers jours, période d'absorption stabilisée (voir figure I.18). Les paramètres de la régression sont donnés en médaillon.

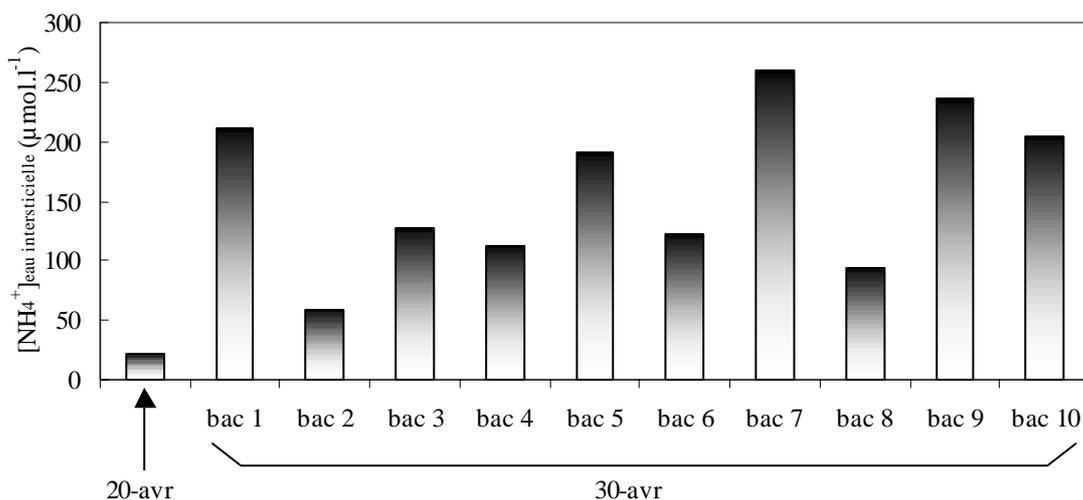


Figure I.20: Concentrations en ammonium des eaux interstitielles en début et fin d'expérience. Toutes les eaux interstitielles d'un même aquarium ont été regroupées en un seul échantillon.

baisse des concentrations dans les aquariums. Les concentrations en phosphates subissent de même une baisse même si cette dernière reste moins forte que pour l'ammonium. Un arrêt de la pompe péristaltique alimentant les aquariums en nutriments c'est produit dans la nuit du 26 au 27 avril (coupure électrique). Cet accident est la raison de la chute sensible des concentrations à ces dates. En fin d'expérience, les concentrations en ammonium et en phosphates semblent remonter dans l'ensemble des aquariums.

Les chutes observées au cours de l'expérience nous ont permis cependant le calcul des consommations instantanées à l'intérieur de chaque aquarium, par soustraction entre les flux entrant et les flux sortant. Celles-ci sont présentées sur les figures I.18a et b. Les calculs d'absorption des 26 et 27 avril, ont été volontairement retirés des graphes, en raison du biais engendré par la panne d'électricité. La dynamique d'absorption peut être divisée en deux périodes: une première phase d'augmentation puis une seconde phase de baisse, cette dernière étant plus marquée dans le cas des phosphates. Il existe une corrélation positive bien marquée (figure I.19, $p < 0,001$ et $r^2 = 0,895$) entre la concentration en ammonium de l'eau arrivant dans les bacs et l'absorption de ce sel nutritif (calculs effectués sur la période de plus grande stabilité, en fin d'expérience). Les aquariums A15 et B15 sont ceux pour lesquels cette absorption a été la plus forte avec, pendant les trois derniers jours, en moyenne $53,4 \pm 5,7 \mu\text{mol.gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$. La dynamique d'absorption des phosphates peut-être pour sa part divisée en deux périodes, une augmentation progressive durant les cinq premiers jours et une baisse durant les trois derniers jours. L'absorption maximale a été obtenue dans le bac A15 avec $5,5 \mu\text{mol.gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ le 28 avril.

Les sédiments prélevés avec les plantes se sont révélés très sableux, rendant la récupération de l'eau interstitielle particulièrement délicate. Les eaux interstitielles des sédiments des sept pots d'un même bac ont finalement été réunies de façon à obtenir suffisamment d'eau pour une analyse chimique (seul l'ammonium a pu être dosé). Ceci a

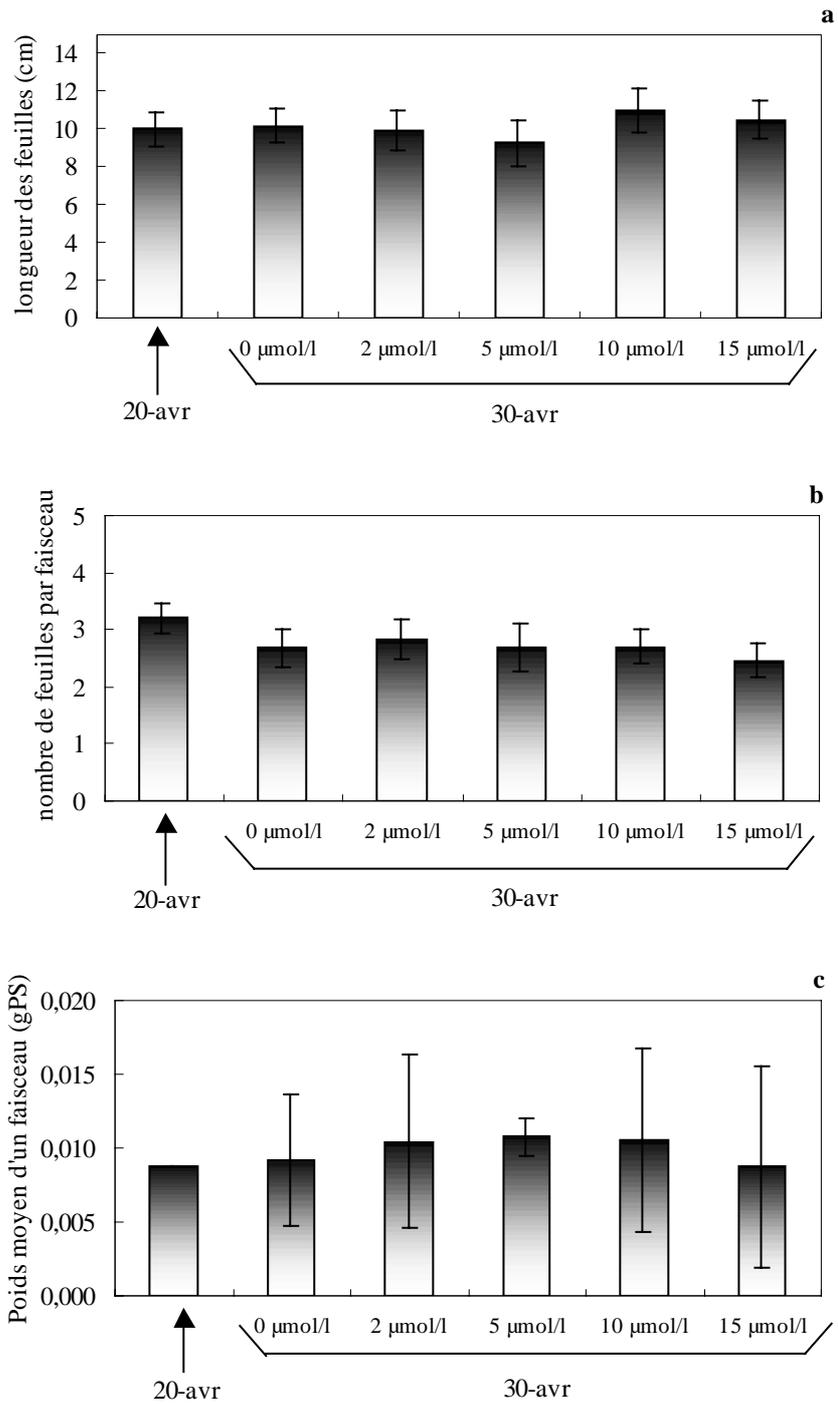


Figure I.21: Comparaison des caractéristiques biométriques des faisceaux de zostères au début et en fin d'expérimentation en fonction des concentrations d'incubation. a: longueur moyenne des feuilles (cm). b: nombre moyen de feuilles par faisceau et c: poids moyen d'un faisceau (gPS).

permis de comparer les teneurs moyennes en ammonium de l'eau au contact de l'hypogée des zostères avant, et après l'expérience (voir figure I.20). Toutes les concentrations ont augmenté au cours de l'expérience, y compris dans les bacs A0 et B0 (dans lesquels les concentrations en ammonium du flux d'eau entrant sont celles de l'eau de mer pauvre), et de façon très différente d'un bac à un autre. Aucune relation n'a pu être établie entre les concentrations en nutriments appliquées à l'entrée des aquariums et les concentrations de l'eau interstitielle en fin d'expérimentation.

L'analyse biométrique des feuilles de zostères (longueur, nombre moyen de feuilles par pied et poids moyens des pieds) a permis une comparaison de la morphologie des parties épigées avant et après l'expérimentation d'une part et entre conditions de culture (les deux bacs ayant la même concentration en ammonium sont regroupés), d'autre part. Les résultats sont présentés sur les figures I.21 a, b et c. Les concentrations d'incubation n'ont aucun effet significatif ni sur la longueur des feuilles, ni sur le nombre de feuilles par pied, ni sur le poids moyen des pieds.

L'analyse des marques de croissance sur les feuilles de zostères s'est révélée très délicate. En effet, très peu de marques au feutre ont été retrouvées même par l'observation des feuilles à la loupe binoculaire. Une douzaine de marques a été retrouvée sur les 147 pieds marqués au départ. Il n'a donc pas été possible de tester l'impact des concentrations en ammonium sur la croissance avec les données dont nous disposions.

Le développement d'une fine pellicule d'algues sur les parois des aquariums a été noté sur l'ensemble des aquariums. Ce dernier était logiquement plus marqué dans les aquariums où les apports d'ammonium étaient les plus forts.

Tableau I.11: Paramètres liés à l'absorption de l'ammonium par les feuilles de plusieurs espèces de phanérogames (basés sur le modèle de Michaelis-Menten: V_{max} , le taux d'absorption maximum exprimé en $\mu\text{mol.gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$, K_m , la constante de demi-saturation en $\mu\text{mol.l}^{-1}$ et α , l'affinité $= V_{max}/K_m$ en $\text{l.gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$). Adapté de TOUCHETTE et BURKHOLDER (2000).

Espèces	V_{max}	K_m	α	Références
<i>Amphibolis antarctica</i>	5,9-43,1	9,5-74,3	0,6-0,8	PEDERSEN <i>et al.</i> (1997)
<i>Phyllospadix torreyi</i>	95,6-204,3	9,3-33,9	-	TERRADOS et WILLIAM (1997)
<i>Ruppia maritima</i>	243-270	9,0-17,7	5,5	THURSBY et HARLIN (1984)
<i>Zostera marina</i>	20,5	9,2	2,2	THURSBY et HARLIN (1982)
<i>Zostera noltii</i>	-	-	3,5	Présente étude

1.3.2.4 Discussion

Un des buts recherchés dans le cadre de cette étude (la limitation de la croissance foliaire par l'azote) n'a pu être atteint faute d'avoir retrouvé suffisamment de marques de croissance. La méthode de marquage au feutre indélébile a pourtant donné de bon résultats par le passé en zone intertidale (VERMAAT *et al.*, 1987, PHILIPPART, 1995 a, PHILLIPART 1995 b). Il est possible que les périodes de basse mer permettent le séchage des marques sur les feuilles et prolongent leur durée de vie. Il semble en tout état de cause que cette méthode ne soit pas efficace dans le cas d'herbiers perpétuellement immergés.

Nous avons pu néanmoins estimer l'absorption *in vitro* de deux sels nutritifs, l'ammonium et les phosphates, par les feuilles de *Zostera noltii*, étant admis depuis bien longtemps que la prise des sels nutritifs par les phanérogames se fait à la fois par les parties endogées (rhizomes et racines) et par les feuilles (IIZUMI et HATTORI, 1982, THURSBY et HARLIN, 1982, SHORT et McROY, 1984). Dans cette étude la prise d'ammonium par les organes souterrains n'a pas été quantifiée. Il faut d'autre part souligner qu'aucune séparation physique n'existait entre l'eau et le sédiment et que par conséquent des échanges à l'interface se sont forcément produits. Ces points doivent nous inciter à la plus grande prudence lors de l'analyse des résultats chiffrés.

Les mesures effectuées montrent que, pour l'ensemble des conditions de milieu (à l'exception des bacs A0 et B0), un schéma général d'absorption par les feuilles a été respecté: une première phase d'accroissement rapide durant les 6 premiers jours, suivie d'une période de légère baisse, dans le cas de l'ammonium, et de forte baisse, dans le cas des phosphates, à partir du septième jour. L'hypothèse selon laquelle les plantes, arrivant d'un milieu peu riche en sels nutritifs, ont profité des nutriments disponibles dans leurs aquariums respectifs, pour recharger rapidement leurs quotas en azote et en phosphore, peut être avancée. Le printemps est en effet pour les phanérogames de Thau, une période de forte croissance, pendant laquelle

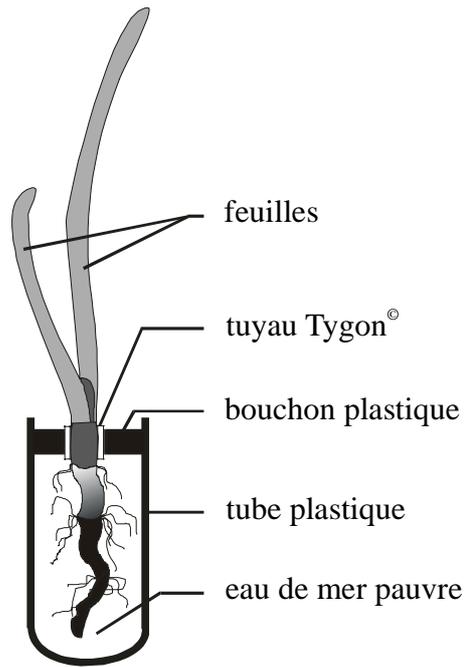


Figure I.22: Dispositif de séparation épigée-hypogée utilisé lors de la seconde expérimentation "nutriments". Les échanges à l'interface eau-sédiments sont alors minimisés.

les ressources nutritives sont plutôt rares (voir chapitre I.3.1 et LAUGIER, 1999). SHORT et McROY (1984) avaient déjà avancé l'idée d'un fonctionnement de type "éponge à ammonium" pour les feuilles, *i. e.* tributaire des apports sporadiques de nutriments dans la colonne d'eau, et de type "routine" pour les organes souterrains, même si les concentrations rencontrées dans le sédiments sont généralement plus fortes que celles de la colonne d'eau.

En outre, nos résultats permettent de penser que l'absorption de l'ammonium par les feuilles est d'autant plus forte que l'eau est riche en ammonium. Une bonne corrélation linéaire ($R^2 = 0,895$) entre les flux de consommation et les teneurs en ammonium de l'eau disponible pour les feuilles a été obtenue. Ces résultats corroborent ceux obtenus par THURSBY et HARLIN (1982) ou SHORT et McROY (1984) sur l'espèce *Zostera marina*. IIZUMI et HATTORI (1982) avaient aussi montré une relation linéaire entre le pompage d'ammonium et les concentrations disponibles dans la colonne d'eau, et ce jusqu'à des concentrations de l'ordre de $20 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Cependant, aucun plateau n'a été atteint lors de cette expérimentation, la concentration maximale ($15 \mu\text{mol.l}^{-1}$) fournie était probablement trop faible pour l'atteindre (THURSBY et HARLIN, 1982, obtiennent un plateau d'absorption par les feuilles de *Z. marina* à partir de $20 \mu\text{mol.l}^{-1}$).

La pente de la droite représentant l'absorption en fonction de la concentration (ou affinité) est estimée pour *Zostera noltii* à $3,4 \text{ l.gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (voir figure I.19) ce qui est légèrement plus fort que l'affinité estimée pour les feuilles de *Zostera marina* par THURSBY et HARLIN (1982), $2,2 \text{ l.gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$, mais reste dans la gamme des valeurs rapportées dans la littérature (voir tableau I.11).

Il faut rappeler qu'un développement d'algues sur les parois des aquariums n'a pu être évité. L'eau de mer pauvre alimentant les bassins ayant été filtrée au départ, il est peu probable que ces algues proviennent de l'alimentation, à l'inverse, il est fort possible que le micro-phytobenthos présent à la surface du sédiment prélevé avec les pieds de zostères soit à

l'origine de ce développement. D'autant plus qu'aucune séparation n'existe entre le sédiment et l'eau des aquariums. En tout état de cause, le pompage de ces algues n'ayant pas été quantifiée, l'absorption d'ammonium calculée est donc probablement surestimée et doit donc être considérée avec précaution.

1.3.2.5 Août 1998, deuxième expérimentation, améliorations apportées

Le système général des modules en flux continu a été conservé, cependant plusieurs améliorations ont été apportées au protocole durant cette seconde expérimentation, :

- Le débit du flux d'eau de renouvellement a été doublé et porté à 200 % par jour, de façon à minimiser l'impact de l'absorption des sels nutritifs par les plantes sur les concentrations dans les aquariums et de pouvoir suivre les croissances à des concentrations plus stables.
- La méthode de marquage au feutre « indélébile » a été abandonnée au profit de celle utilisée précédemment (Chapitre I.3.1) et consistant à faire un petit trou à l'aiguille à la base des feuilles de zostères et à mesurer le chemin parcouru par la cicatrice (méthode de SAND-JENSEN, 1975).
- Une période d'acclimatation (5 jours) aux nouvelles conditions de vie *in vitro* et afin de réduire le stress provoqué par le prélèvement, a été laissée aux plantes avant le marquage. C'est durant cette période que les taux d'absorption seront calculés.
- Pour chaque traitement, le suivi des concentrations d'ammonium dans un bac sans zostères (témoin) devrait permettre de soustraire l'effet dû aux algues se développant sur les parois .
- Enfin, une séparation épigée-hypogée a été effectuée (cf. figure I.22). Ceci afin de s'affranchir des échanges eau-sédiment, de réduire les éventuels problèmes liés à une contamination de l'eau par le micro-phytobenthos et de placer l'hypogée des zostères dans des conditions contrôlées.

Le protocole expérimental s'est déroulé comme suit:

6 août, t = 0: **Préparation.** Les pieds de zostères sont prélevés dans l'étang de Thau (même site que précédemment), en plongée, dans les zones d'herbiers à *Zostera noltii* bien développés. Une attention toute particulière est apportée à l'extraction des parties endogées du sédiment. Les feuilles sont ensuite délicatement nettoyées avec l'ongle de façon à retirer le maximum d'épiphytes.

L'hypogée de chaque pied est ensuite enfermée soit dans un volume d'eau de mer pauvre, sans ajout d'ammonium, soit dans du sédiment prélevé *in situ* et tamisé. Autour de la base de la tige un court tuyau, souple, permet d'assurer l'étanchéité du système renfermant l'hypogée (cf. figure I.22). Cinquante pieds sont ainsi préparés, numérotés et placés dans des bacs remplis d'eau de l'étang en attendant le retour au laboratoire. Une fois au laboratoire ces derniers sont répartis au hasard, par dix (5 pots avec du sédiment et 5 autres avec de l'eau de mer pauvre), dans cinq des dix aquariums de concentrations croissantes: 0,15 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ (eau de mer pauvre), 2, 5, 10 et 15 $\mu\text{mol.l}^{-1}$. Les cinq aquariums restant sont laissés vides pour servir de témoins. La température des aquariums avait été fixée au préalable à 20 °C.

t = 1 à 5 jours: **Acclimatation.** Le flux continu est mis en fonctionnement et, chaque jour, les mêmes paramètres d'incubation que pour la première

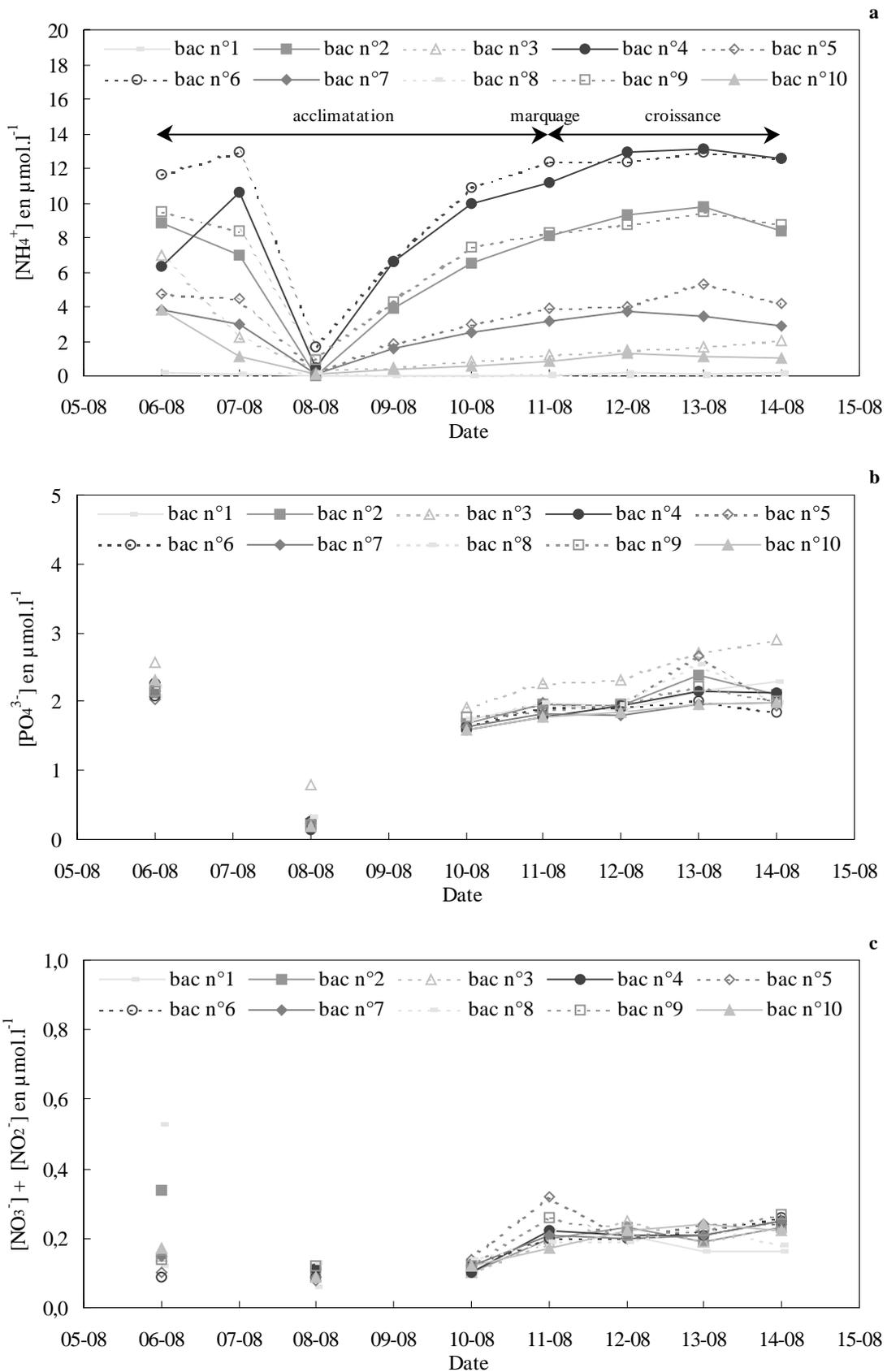


Figure I.23: Evolution des concentrations en ammonium (a), phosphates (b) et nitrates+nitrites (c) relevées dans les différents bacs pendant toute la période d'étude. Les deux bacs de même concentrations en ammonium sont représentés avec le même symbole. Le symbole plein plus la ligne pleine représentent un bac avec des zostères alors qu'un symbole vide et une ligne pointillée représentent un bac témoin vide.

expérimentation sont relevés. Les débits sont contrôlés chaque jour et modifiés si nécessaire.

11 août, t = 6: **Marquage.** Les pieds sont sortis un à un des aquariums et toutes leurs feuilles sont mesurées, comptées puis marquées à la jonction gaine foliaire-feuille à l'aide d'une petite aiguille, selon la méthode SAND-JENSEN (1975), appliquée à *Zostera noltii*. Toutes les précautions possibles sont prises pour éviter une pollution de l'eau d'incubation.

t = 6 à 9 jours: **Incubation.** Durant ces trois derniers jours, les mêmes paramètres que pendant l'acclimatation seront relevés.

14 août: **Fin.** Les pieds de chaque bac sont prélevés et les croissances des feuilles évaluées grâce au comptage des feuilles et au chemin parcouru par les marques. L'eau au contact de l'hypogée de chaque pied est aussi récupérée et analysée de façon à s'assurer de la bonne étanchéité du système. En ce qui concerne les pieds avec sédiment, les eaux interstitielles de trois pieds pris au hasard sont regroupées pour analyse, la trop faible quantité d'eau dans le sédiment sableux ne nous permettant pas d'analyser les eaux interstitielles de tous les pieds.

Les taux de croissance foliaires sont calculés sur la base de l'équation 5 (page 69), de croissance exponentielle (VERMAAT *et al.*, 1987). Les calculs de croissance et de pertes ainsi que la méthode de transformation des gains de surface en gains de biomasse, sont identiques à ceux utilisés dans le chapitre I.3.1.1.

Tableau I.12: Moyennes et écart-types des paramètres de température, salinité et intensité lumineuse, relevés sur l'ensemble des aquariums pendant toute la durée de la seconde expérimentation.

	Moyenne	Ecart-type
Température en °C	20,9	0,1
Salinité	37,8	0,04
Lumière en $\mu\text{mole photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	237,0	1,0

Tableau I.13: Moyennes et écarts standards au risque 5 % (e.s) des concentrations en ammonium ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) injectées et mesurées dans les aquariums au cours de la période de suivi de croissance (3 derniers jours). Les colonnes représentant les bacs contenant des zostères sont grisées.

NH ₄ injecté	0,15		2		5		10		15	
	Bac A0	Bac B0	Bac A2	Bac B2	Bac A5	Bac B5	Bac A10	Bac B10	Bac A15	Bac B15
NH ₄ mesuré	0,13	0,05	1,61	1,07	4,33	3,33	8,85	8,82	12,45	12,55
e.s.	0,07	0,04	0,31	0,19	0,63	0,35	0,77	0,52	0,85	0,26

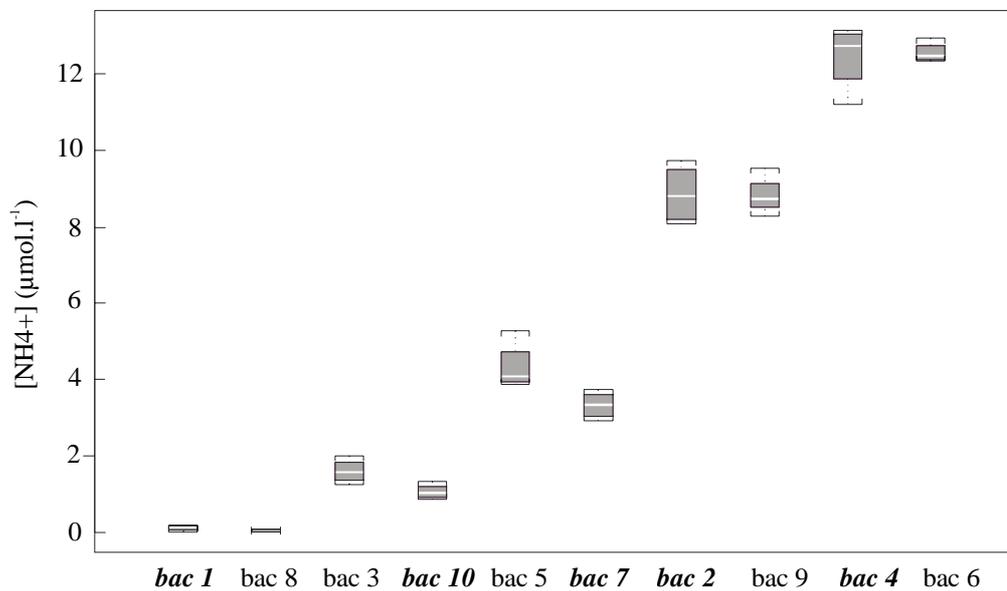


Figure I.24: Boîtes a moustaches des concentrations observées durant la période de suivi de la croissance dans les dix aquariums. Les bacs contenant des zostères sont en gras-italique.

Analyse statistique:

En plus des tests statistiques effectués lors de la première expérimentation (analyses de variances et tests non paramétriques de Kruskal et Wallis, voir chapitre I.3.2.2), une analyse de covariance a été effectuée sur les données de croissance foliaire. Trois facteurs ont été testés, la concentration en ammonium, la présence de sédiment ou non (variable qualitative) ainsi que l'interaction entre la concentration en ammonium et la présence de sédiment.

I.3.2.6 Résultats

Les conditions de température, salinité et intensité lumineuse sont restées remarquablement stables (cf. écart-standards du tableau I.12) durant toute la période d'étude. Nous rappellerons de plus que l'intensité lumineuse distribuée correspond à l'intensité de saturation de *Zostera noltii*. Par ailleurs, aucun développement important de microphytes sur les parois des aquariums n'a été relevé. En effet, après la vidange des aquariums en fin d'expérience, un film bactérien gluant a bien été observé sur les parois, mais aucune coloration verte ou marron ne venait trahir la présence d'organismes chlorophylliens contrairement à ce qu'il s'était passé lors de la première expérimentation.

Les variations des teneurs en nutriments dans les 10 aquariums sont présentées sur les figures I.23 a, b et c. On pourra noter que dans la nuit du 7 au 8 août, la pompe péristaltique alimentant les bacs en ammonium s'est arrêtée (coupure de courant électrique) provoquant une chute des concentrations rapidement remontée dans les jours qui suivent. Cette interruption est survenue pendant la période d'acclimatation des plantes, avant le marquage, rendant le calcul des taux d'absorption impossible.

Au bout de cinq jours les concentrations semblent se stabiliser dans l'ensemble des aquariums et, durant toute la période d'étude de la croissance (trois derniers jours), les concentrations en ammonium sont relativement stables et bien différenciées (cf. tableau I.13

Tableau I.14: Concentrations en ammonium ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) mesurées en fin d'expérience dans l'eau au contact des racines. Les pots ayant reçu du sédiment sont notés S^+ (ce sont les eaux interstitielles qui sont alors dosées) et ceux ayant reçu de l'eau de mer pauvre sont notés S^- . Faute de suffisamment d'eaux interstitielles, ces dernières ont dû être regroupées par bac et sont donc présentées ici, sans les écarts standards.

	S^+	S^-	
		moyenne	e. s.
Bac n°1	22,89	0,29	0,05
Bac n°2	31,96	0,61	0,34
Bac n°4	30,49	0,37	0,22
Bac n°7	8,93	0,23	0,16
Bac n°10	28,49	0,77	0,73

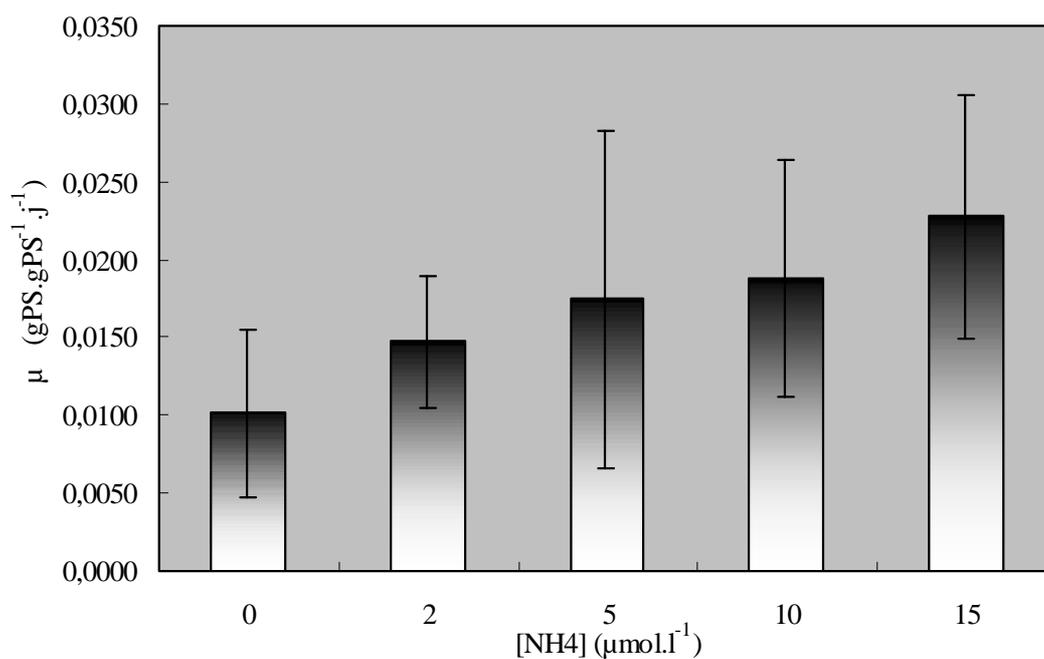


Figure I.25: Taux de croissances foliaires bruts (μ) observés en fonction des concentrations en ammonium des bacs d'incubation ($[\text{NH}_4^+]$). Moyennes (\pm écarts standards) effectuées sur l'ensemble des pieds d'un bac.

et figure I.24). Les concentrations sont en effet significativement différentes d'un groupe à un autre ($p < 0,001$), et à l'intérieur d'un même groupe seuls les bacs A2 et B2 ($p = 0,043$) et A5 et B5 ($p = 0,021$) ont des concentrations qui diffèrent significativement (bien que très faiblement). En ce qui concerne les autres sels nutritifs, aucune différence significative n'existe entre les cinq traitements ($p = 0,072$ pour les phosphates et $p = 0,363$ pour les nitrates plus nitrites).

Deux situations différentes au niveau de l'hypogée ont été testées: avec sédiment (noté ci-après S^+) et sans sédiment (noté ci-après S^-), le sédiment étant alors remplacé par de l'eau de mer pauvre. Les teneurs en ammonium des eaux (eaux interstitielles pour S^+) au contact des racines qui ont été mesurées en fin d'expérience, sont présentées dans le tableau I.14. Comme attendu, les concentrations en ammonium mesurées dans les eaux de S^+ sont largement supérieures à celles mesurées dans les eaux de S^- ($p < 0,001$). D'autre part, aucune relation significative n'existe entre les concentrations mesurées et les différents traitements ($p = 0,463$). Le système de séparation épigée-hypogée a donc parfaitement rempli son rôle. On pourra remarquer que, comme lors de la première expérience, la variabilité des concentrations dans le sédiment reste forte, bien que ce dernier ait été préalablement tamisé.

L'analyse des marques de croissance nous a permis de calculer la croissance foliaire moyenne journalière de chaque pied. La figure I.25 présente les croissances observées en fonction des concentrations en ammonium arrivant dans les bacs d'incubation ($[NH_4^+]$). Un effet positif significatif ($p = 0,017$) a été détecté entre les taux de croissance et $[NH_4^+]$. En revanche, aucune influence de la présence ou de l'absence de sédiment ($p = 0,732$) n'est mise en évidence (voir figure I.26). L'interaction entre la présence de sédiment et $[NH_4^+]$ ne donne pas non plus de résultats significatifs ($p = 0,954$). Le coefficient de corrélation entre la croissance foliaire et $[NH_4^+]$ reste faible cependant (égal à 0,35) ce qui indique une faible relation entre les variables (seul 12 % des variations de la croissance foliaire est expliquée par

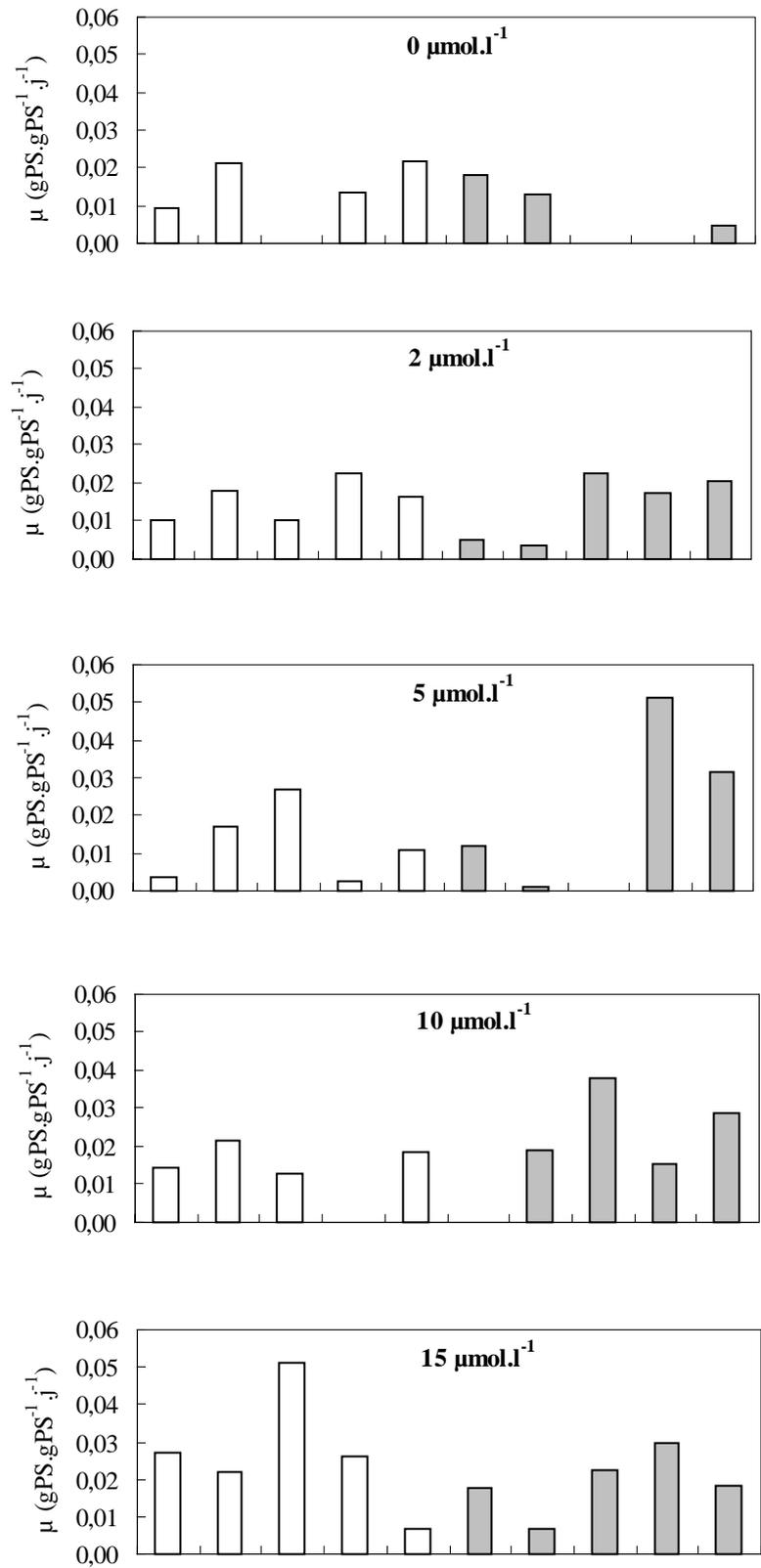


Figure I.26: Taux de croissance bruts (μ) calculés pour chaque pied marqué et pour chaque concentration d'incubation. Les pieds ayant crû sans sédiment sont représentés en blanc et ceux ayant crû avec du sédiment sont en gris.

[NH₄⁺]).

1.3.2.7 Discussion

Lors d'une expérimentation de ce type, le critère principal à respecter est la maîtrise du maximum de paramètres contrôlant le caractère étudié. L'observation des paramètres mesurés tout au long de l'étude permet d'affirmer que tous les pieds ont poussé dans des conditions de lumière, de température, de salinité et de concentrations en phosphates et en nitrates plus nitrites identiques. Les données d'intensité lumineuse de saturation ainsi que de température et de salinité optimales pour *Zostera noltii* (BULTHUIS, 1987, AUBY, 1991, AUBY, comm. pers.,) nous permettent d'écartier de plus toute limitation sensible de la croissance, liée à ces facteurs, lors de cette expérimentation.

La période d'adaptation prévue en début d'expérience devait par ailleurs permettre la quantification de l'absorption d'ammonium en fonction des concentrations distribuées dans les aquariums. Ces calculs n'ont pu être réalisés en raison de la perturbation engendrée par une panne électrique survenue le troisième jour. Sans doute aurait-il été opportun de coupler à l'alimentation électrique du dispositif, un groupe électrogène capable de prendre le relais en cas de coupure de courant.

La méthode de marquage s'est révélée lors de cette étude parfaitement adaptée, toutes les marques ayant été retrouvées en fin d'expérimentation. L'analyse des marques de croissance a permis de montrer une corrélation positive entre la croissance foliaire et la concentration en ammonium dans l'eau au contact des feuilles. Cette relation est pertinente dans la gamme de concentrations testée (0 à 15 µmol.l⁻¹), qui représente relativement bien les variations annuelles d'azote inorganique que peuvent rencontrer les herbiers à *Zostera noltii* dans la lagune de Thau (PICOT *et al.*, 1990, SOUCHU *et al.*, 1998 b). Nos résultats tendent donc à montrer qu'une limitation due à l'azote de la croissance foliaire de *Z. noltii* peut

survenir dans la lagune. Le faible pourcentage de variance expliquée signale cependant que l'ammonium au contact des feuilles n'est pas le facteur le plus important dans le contrôle de la croissance. La mesure et la prise en compte des contenus internes en azote des tissus dans le modèle auraient sans doute pu apporter plus de précision. La limitation due à l'azote s'exprimerait probablement par la superposition de deux facteurs: i) l'état des réserves internes au moment où est réalisée la mesure et ii) la concentration en azote inorganique disponible dans la colonne d'eau. Ceci peut peut-être expliquer pourquoi aucune relation directe de la concentration en ammonium de l'eau n'avait été obtenue lors de la mesure de la production primaire à l'aide des cloches benthiques, les teneurs tissulaires en azote pouvant masquer un effet instantané des concentrations du milieu extérieur sur la croissance.

Enfin, contrairement à ce qu'avait montré SHORT (1987), aucun effet du sédiment n'a été constaté, y compris lorsque les concentrations en ammonium dans la colonne d'eau sont les plus faibles. Cependant les effets constatés par cet auteur l'ont été sur des périodes beaucoup plus longues (plusieurs mois), il est donc probable qu'une dizaine de jours ne suffisent pas à montrer l'effet du sédiment du fait de l'utilisation possible de réserves en azote pour maintenir une croissance active (ZIMMERMAN *et al.*, 1987, PEDERSEN et BORUM, 1992). Il est possible de plus d'une part que le nombre de pieds marqués soit un peu faible comme le montre la grande variabilité des taux de croissance calculés, et d'autre part que les fortes concentrations en ammonium de certains bacs inhibent la prise d'azote par les racines, cette inhibition ayant en effet été montrée chez *Zostera marina* par THURSBY et HARLIN (1982).

Le dispositif de séparation épigée-hypogée a fait preuve de fiabilité, empêchant à la fois les échanges de nutriments entre l'eau et le sédiment et probablement aussi la colonisation des parois des aquariums par le micro-phytobenthos. Ce dispositif pourrait en outre être utilisé

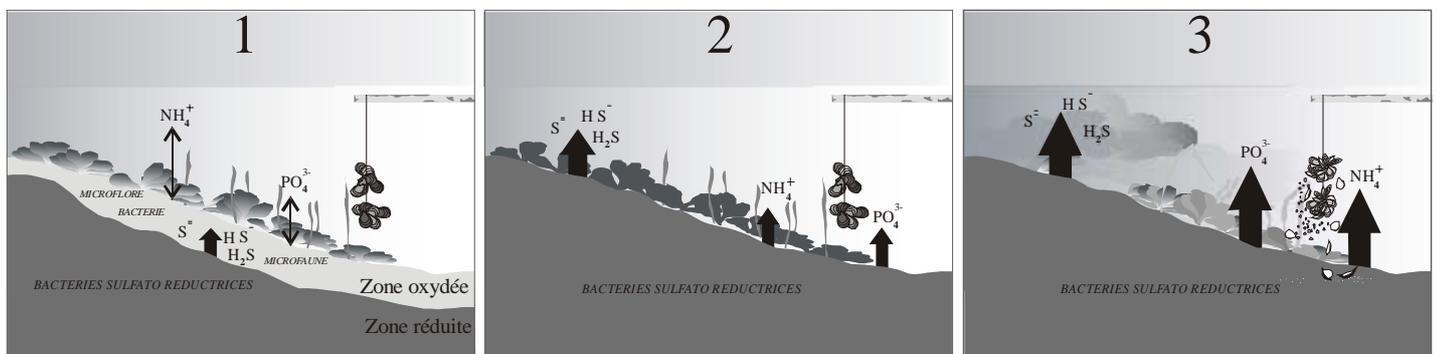
pour fixer les concentrations des nutriments au contact des racines et de tester ainsi leurs effets sur la croissance.

Encadré I.2: Les crises anoxiques ou "malaïgue" des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon

Le mot "malaïgue" tient son origine des termes occitans "mal", mauvais, et "aiga", eau, et signifiant littéralement: mauvaise eau. Ce phénomène n'est pas récent (il est signalé depuis les temps les plus anciens, BALEUX et SINEGRE, 1984) et affecte en plus des lagunes du Languedoc-Roussillon, des milieux lagunaires ou estuariens situés sur tout le pourtour Méditerranéen ainsi que certains marais littoraux de la façade atlantique (FRISONI et CEJPA, 1989). Cette "maladie de l'étang", comme le ressentent les usagers de la lagune de Thau (FRISONI et CEJPA, 1989), se traduit par les symptômes suivant: disparition de l'oxygène dissous dans l'eau, eaux devenant rapidement très turbides et changeant de couleur (la coloration rouge, blanchâtre ou parfois brune, est reconnue comme étant d'origine bactérienne, BALEUX et SINEGRE, 1984, et ne doit pas être confondue avec les épisodes de blooms phytoplanctoniques s'accompagnant parfois aussi d'eaux colorées). Un dégagement nauséabond d'hydrogène sulfuré (H_2S) survient lorsque la totalité de la colonne d'eau est touchée. L'impact sur le milieu est énorme et se traduit par la mort de l'ensemble des organismes végétaux et animaux fixés ou ne pouvant fuir la zone de malaïgue, les exploitations conchylicoles subissant de fait d'importantes pertes.

Les phénomènes de minéralisation aérobie de la matière organique sont à l'origine du phénomène. Si la concentration sur de petites zones d'importantes quantités de matière organique est un des facteurs primordiaux dans le déclenchement des malaïgues, elle doit cependant s'accompagner de conditions météorologiques bien particulières telles que de très faibles vitesses de vent et de hautes températures de l'eau et de l'air (CHAPELLE *et al.*, sous presse). Ces conditions météorologiques peuvent favoriser la formation d'une thermocline dans les zones de profondeur supérieure à 6 m (SOUCHU *et al.*, 1998 a), où un foyer de malaïgue peut alors s'épandre, c'est la malaïgue "de fond". Le foyer peut à l'inverse se situer sur les bords de la lagune et être initié par la dégradation rapide de macrophytes, c'est la malaïgue "de bordure".

Pendant la propagation de la crise, les processus de minéralisation aérobie basculent lorsque l'oxygène a complètement disparu vers des processus de minéralisation anaérobie. Les bactéries utilisent alors les sulfates comme source d'énergie ce qui provoque l'apparition de composés sulfurés hautement toxiques. D'une part, les végétaux et les animaux qui meurent, participent à la propagation de la malaïgue, et d'autre part, les sulfures qui diffusent dans la colonne d'eau se ré-oxydent dès qu'ils sont en présence d'oxygène, causant à leur tour une surconsommation d'oxygène (SOUCHU *et al.*, comm. pers.). SOUCHU *et al.* (1998 a) ont par ailleurs montré que les flux de nutriments (ammonium et phosphates) depuis le sédiment vers la colonne d'eau sont largement amplifiés par les conditions anoxiques, et entraînent des concentrations en nutriments exceptionnellement hautes qui peuvent favoriser par la suite le développement de blooms phytoplanctoniques. La ré-oxygénation de l'eau semble être le seul facteur pouvant mettre un terme à la crise anoxique. Elle reprend lorsque la direction et la vitesse du vent favorisent les échanges à l'interface air/mer et le mélange des eaux (CHAPELLE *et al.*, sous presse).



D'après SOUCHU *et al.* (non publié)

I.4 Variations saisonnières d'un herbier à *Z. marina*, étude d'un cas particulier: suivi de recolonisation d'un site perturbé par une crise anoxique.

I.4.1 Introduction

La disparition d'herbiers à phanérogames, et leur éventuelle recolonisation, est depuis fort longtemps un sujet particulièrement étudié du fait de l'importance écologique de ces plantes (très forte productivité, zone d'abris et de développement larvaire, substrat propice au développement d'une chaîne alimentaire diversifiée, etc. ...). Plusieurs causes de disparition ont depuis longtemps été étudiées, parmi les plus importantes on trouve, le "wasting disease", maladie qui généra une régression spectaculaire des herbiers à *Zostera marina* de tout l'Atlantique nord dans les années 1930 (DEN HARTOG, 1970, DE JONGE et RUITER, 1996), l'eutrophisation croissante (BURDICK *et al.*, 1994, DUARTE, 1995), les événements météorologiques de type cyclone ou tempête (PATRIQUIN, 1975, SHORT et WYLLIE-ECHEVERRIA, 1996), les dommages provoqués par les mouillages de bateaux (CREED et AMADO FILHO, 1999), les marées noires (JACOBS, 1980, ZIEMAN *et al.*, 1984).

La lagune de Thau est depuis longtemps soumise, comme plusieurs étangs littoraux du Languedoc Roussillon, à des crises anoxiques (les "malaïgues", lire encadré I.2) responsables dans certains cas de véritables catastrophes pour les activités halieutiques et conchylicoles. Du 23 au 29 août 1997 un épisode de malaïgue survenu au niveau de la zone conchylicole B (voir photographie I.1, SOUCHU *et al.*, 1998 b, CHAPELLE *et al.*, sous presse) provoqua la disparition totale du benthos des zones touchées ainsi que des pertes considérables au niveau des coquillages cultivés (estimées à environ 3500 tonnes de coquillages, soit près du tiers de la production annuelle de Thau). La végétation qui, d'après les cartographies de LAURET (1990), était dense à cet endroit (herbiers denses de *Zostera marina* cohabitant avec



Photo J.-M. Deslous-Paoli

Photographie I.1: Vue aérienne de la malaïgue prise le 27 août 1997 en zone conchylicole B et port conchylicole du Mourre Blanc. La tache blanche d'origine bactérienne délimite la zone de malaïgue.

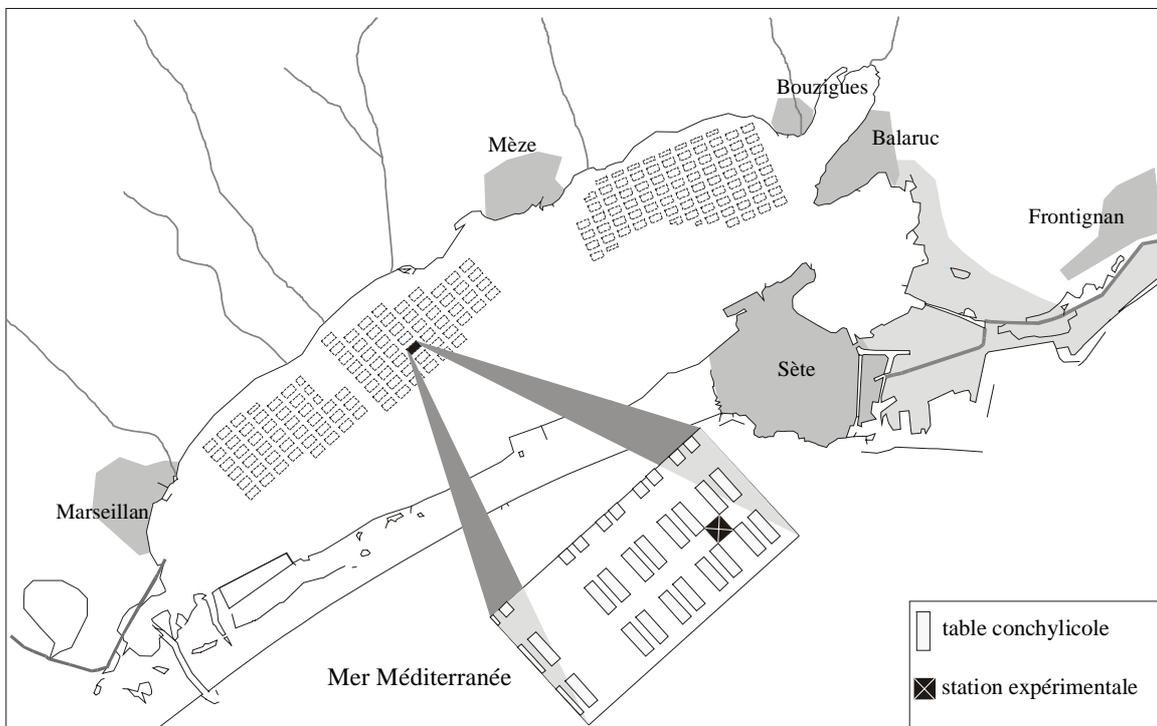


Figure I.27: La lagune de Thau: localisation de la station expérimentale du suivi de recolonisation de l'herbier à *Zostera marina* et détail des tables conchylicoles.

Gracilaria spp., *Alsidium corallinum* et *Codium fragile*) disparut donc totalement lors de cette crise, laissant alors un sédiment parfaitement nu en surface et en profondeur (les rhizomes et les racines des phanérogames disparurent de la même façon). Cependant l'hiver suivant, la découverte fortuite de nombreux jeunes faisceaux de *Zostera marina* issus de la germination de graines nous décida à suivre la recolonisation de ce sédiment.

Le suivi *in situ* de recolonisation par un herbier après disparition due à une crise anoxique n'a jamais, à notre connaissance, fait l'objet d'étude auparavant. Les travaux publiés se rapprochant le plus de ce cas restent probablement les suivis de recolonisation après création expérimentale de "trouées" à l'intérieur d'herbiers (CHIARELLO et BARRAT-SEGRETAIN, 1997, RASHEED, 1999), ou le suivi de recolonisation d'un herbier à *Posidonia oceanica* après installation d'une station d'épuration d'eaux usées (PERGENT-MARTINI et PASQUALINI, 2000). Le but de cette étude est de suivre, sur une période suffisamment longue, les caractéristiques de cette recolonisation au niveau de la morphologie de l'herbier, la vitesse de recolonisation, la croissance des organes souterrains afin d'estimer l'impact à court et moyen terme des malaïgues sur les herbiers à phanérogames dans l'étang de Thau.

1.4.2 Site d'étude, matériel et méthodes

Le site étudié se trouve dans la zone conchylicole B (figure I.27), à une profondeur de 4,2 m, bien délimité par l'intersection de deux petits couloirs conchylicoles. Il forme un rectangle de 20 par 25 m.

20 cerceaux PVC de diamètre 31 cm, de hauteur 25 cm, ont été enfoncés délicatement dans le sédiment de façon à isoler quelques jeunes faisceaux de zostères (5 au maximum), et

leurs parties endogées. Chaque cerceau est numéroté de 1 à 20 et est marqué par des encoches permettant de relever leurs numéros "au touché" même lorsque la visibilité est très réduite.

Tous les mois, de février 1998 à septembre 1999, les densités de faisceaux ont été relevées à l'intérieur de chaque cerceau. De plus, à l'intérieur de la zone d'étude, mais à l'extérieur des cerceaux, la densité de l'herbier est estimée par dix échantillonnages successifs au hasard sur une surface de 0,15 m². Enfin, une trentaine de pieds est prélevée au hasard et ramenée au laboratoire puis congelée pour d'une part une étude biométrique et d'autre part une analyse des contenus en azote et carbone des différentes parties de la plante (lyophilisation préalable, puis passage à l'analyseur CHN LECO 800). La présence d'autres macrophytes n'a pas fait l'objet d'un suivi quantitatif néanmoins, à chaque sortie des notes étaient prises par les plongeurs afin de conserver des indications d'ordre général (présence/absence, période de développement maximum, espèces rencontrées ...).

Tous les trois mois, l'ensemble des faisceaux présents à l'intérieur de trois cerceaux tirés au sort, a été prélevé en prenant bien soin de la rhizosphère. Les trois échantillons sont ensuite ramenés au laboratoire puis congelés en attendant l'étude biométrique.

Cette dernière comprend les mesures de la longueur et de la largeur des feuilles, du nombre de feuilles par pied, de la biomasse sèche (après séchage à l'étuve 48 heures à 80 °C) des feuilles et des organes souterrains et des longueurs d'entrenœuds des rhizomes.

Toutes les manipulations *in situ* ont été réalisées en plongée. Les données de températures et de salinité de l'eau sont fournies par les suivis effectués par le laboratoire IFREMER DEL/ST dans le cadre du réseaux REMI (station n°18, zone conchylicole B). Les données d'ensoleillement durant toute la période d'étude sont celles mesurées par Météo France à la station de Fréjorgues.

Calcul des taux de recrutement et de mortalité:

Les calculs de recrutement et de mortalité que nous utiliserons ici se basent sur l'hypothèse que l'apparition de jeunes faisceaux ainsi que la disparition des vieux faisceaux se produisent d'une façon continue plutôt que discrète. Ainsi, si la population en question comprend N faisceaux, chacun est capable de produire en moyenne β nouveaux faisceaux par unité de temps. De la même façon si l'on considère que tous les faisceaux meurent au même taux δ , la variation subie par la population au cours du temps peut s'écrire:

$$\frac{dN}{dt} = (\beta - \delta) \times N$$

Si β et δ sont constants alors la solution de cette équation est:

$$N_t = N_0 \times e^{(\beta - \delta) \times t} \quad (7)$$

avec N_0 le nombre de faisceaux au départ et N_t , le nombre de faisceaux au bout du temps t . A partir de l'équation (7) on peut calculer les taux de recrutement β et de mortalité δ , exprimés en j^{-1} :

$$\begin{cases} \beta = \ln\left(\frac{N_t}{N_t - n}\right) \times \frac{1}{t} \\ \delta = \ln\left(\frac{N_0}{N_t - n}\right) \times \frac{1}{t} \end{cases}$$

avec n , le nombre de faisceaux apparus au cours du temps t . Ce nombre est obtenu en comptant le nombre d'entre-nœuds présents sur les rhizomes prélevés tous les trois mois. Les taux de recrutement et de mortalité seront donc considérés constants durant trois mois à chaque fois.

GURNEY et NISBET (1998) font remarquer que ces calculs ne sont valables que sous les hypothèses citées précédemment et qu'ils ne peuvent décrire de façon satisfaisante les populations dont les taux de croissance varient en fonction des conditions environnementales

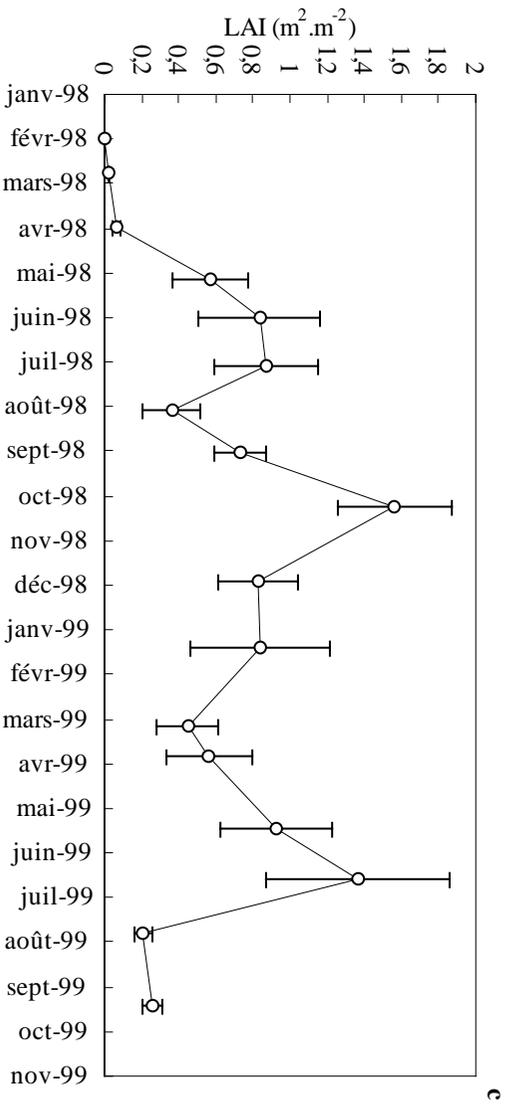
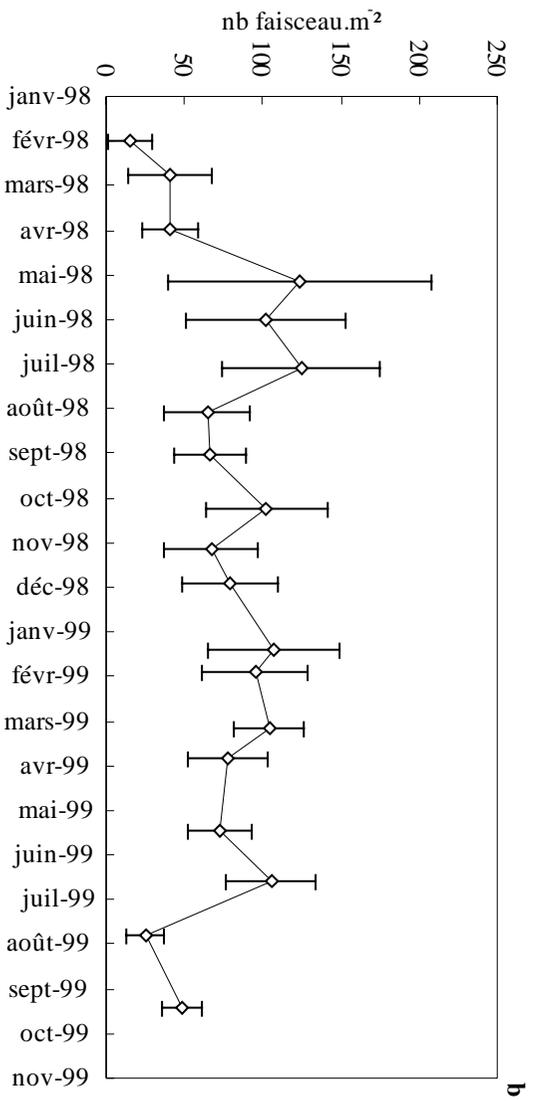
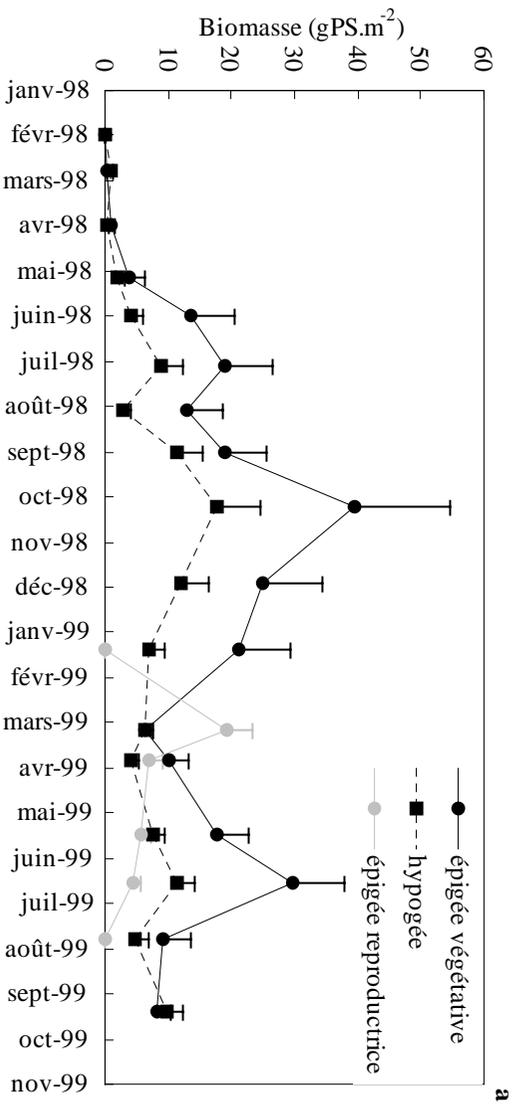


Figure I.28: Evolutions saisonnières des biomasses (a), des densités de faisceaux (b) et de l'indice foliaire (LAI, c) de l'herbier à *Zostera marina* en phase de recolonisation. Les barres d'erreurs représentent les écarts standards au risque 5%.

ou des variations de la population elle-même (phénomènes de densité dépendance). L'échantillonnage effectué tous les trois mois dans les cerceaux nous permet, toutefois, de calculer plusieurs taux de recrutement et de mortalité et de tenir compte, sinon des variations à court terme, au moins des variations saisonnières. D'autre part, l'herbier étudié est en phase de recolonisation, ce qui permet d'écarter, du moins dans un premier temps, l'hypothèse d'une limitation du recrutement par la lutte pour l'espace. L'équation de croissance exponentielle a de plus été fréquemment utilisée pour caractériser la croissance des herbier à phanérogames marines (VERMAAT *et al*, 1987, OLESEN et SAND-JENSEN, 1994, LAUGIER *et al*. 1999).

Calculs du taux d'élongation et de croissance de l'hypogée.

C'est la structure recourbée, en forme crosse pointue, d'une des extrémités du rhizome qui permet de savoir quel est le premier entrenœud, en général très petit, suivant la germination de la graine. Cette extrémité dite "scorpioïde" permet de caractériser le sens de propagation du rhizome. Le taux d'élongation de l'hypogée est calculé à partir du nombre total d'entrenœuds compté entre l'extrémité scorpioïde et le dernier faisceau de l'extrémité apicale et de la longueur de chaque entrenœuds. Les calculs de reconstruction de l'age proposés par DUARTE *et al*. (1994) et du "plastochrone interval" ne sont pas nécessaires car nous connaissons l'age des rhizomes. Ces calculs ont été effectués sur chaque rhizome principal retrouvé entier, c'est à dire avec à la fois une extrémité scorpioïde et une extrémité apicale portant des feuilles.

Le taux de croissance journalier de l'hypogée a été calculé de la même façon que le recrutement:

$$B_t = B_0 \times e^{\mu \times t}$$

$$\Leftrightarrow \mu = \ln\left(\frac{B_t}{B_0}\right) \times \frac{1}{t}$$

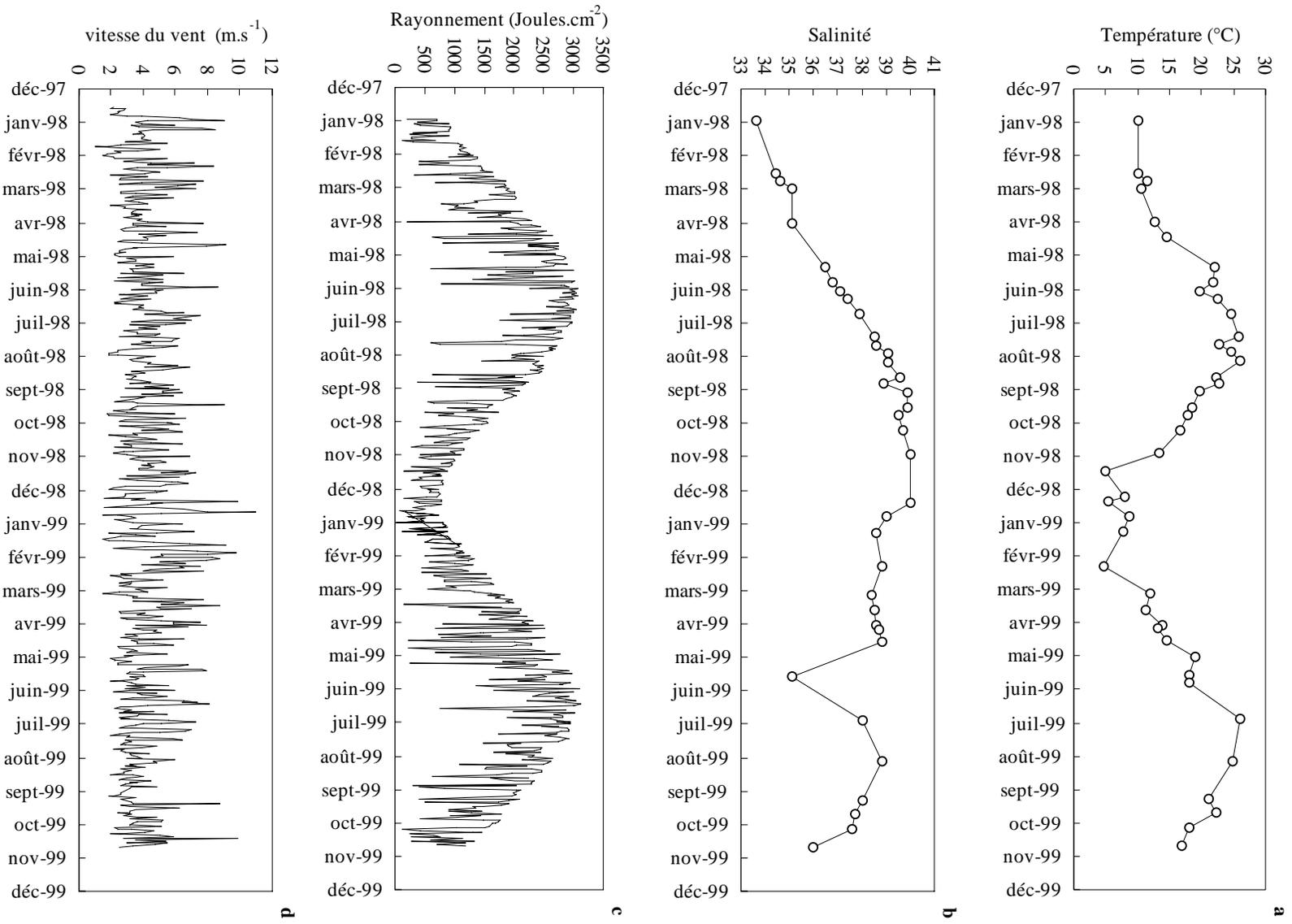


Figure 1.29: Données de température (a) et de salinité (b) de l'eau, de rayonnement global journalier (source Météo France, station de Fréjorgues, c) ainsi que de vitesse du vent (mesurée au sémaphore de Sète, moyennée sur 5 jours, d), relevées durant la période de suivi de recolonisation de l'herbier à *Zostera marina*.

Avec B_t , la biomasse (gPS) au temps t (en jour), B_0 la biomasse initiale (gPS), et μ , le taux de croissance brute journalière (j^{-1}). Le poids moyen d'une graine a été pris comme biomasse initiale.

Le nombre de faisceaux au départ donne le nombre de rhizomes que l'on doit retrouver au moment de calculer la croissance (car 100 % des faisceaux sont issus d'une graine et donneront un rhizome principal). Le taux de croissance n'est calculé qu'à partir du moment où tous les rhizomes sont retrouvés entiers, car il ne nous est pas possible de calculer précisément la biomasse perdue quand certains rhizomes manquent. Par ailleurs, il est difficile de distinguer les parties de rhizome mort des parties vivantes. Même quand la couleur du rhizome dans sa partie la plus vieille est noire, il n'est pas rare de constater au centre de sa section, une zone plus claire qui semble bien vivante. Nous ne considérerons donc pas la mortalité des rhizomes dans cette étude.

Analyse statistique:

Toutes les moyennes sont données avec leur erreur standard au risque 5% ($\pm t_{95} \times \frac{s}{\sqrt{n}}$). Plusieurs tests statistiques ont été réalisés pour comparer les données entre elles: des tests d'analyse de variance à un ou deux critères de classification lorsque les données satisfaisaient aux conditions d'homosédasticité et de normalité des distributions, et des test non paramétriques (test de rang de Wilcoxon) lorsque ce n'était pas le cas. Afin de comparer les longueurs d'entrenœuds obtenues à chaque saison avec celles obtenues aux autres saisons, la méthode de comparaisons multiples dite de Tukey-Kramer (SPLUS, 1997, et références incluses) a été utilisée après avoir vérifié de la même façon les conditions liées aux tests d'égalité des variances qu'elle utilise.

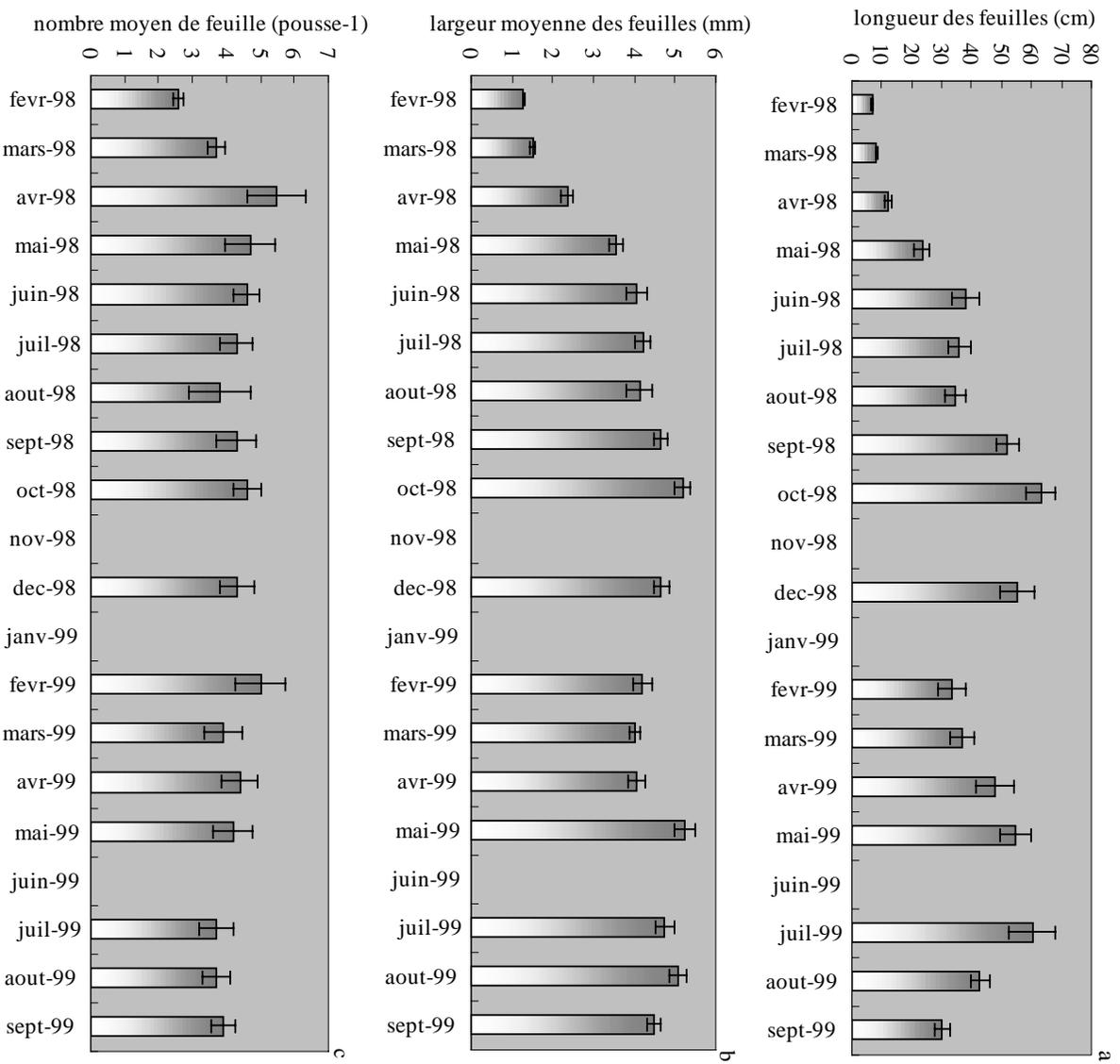


Figure 1.30: Caractéristiques de longueurs moyenne des feuilles (a), largeur moyenne des feuilles (b) et nombre moyen de feuilles par pied (c) mesurées sur l'herbier à *Zostera marina* en phase de recolonisation de février 1998 à septembre 1999. Les barres d'erreurs représentent les écarts standards au risque 5 %.

I.4.3 Résultats

I.4.3.1 Biomasses et densités

Les suivis de biomasse et de densité montrent une recolonisation relativement rapide par l'herbier. En effet, les biomasses maximum sont atteintes dès le mois d'octobre de la première année, soit environ neuf mois après l'apparition des premiers faisceaux (figure I.28 a). A l'exception du premier relevé en février 1998, où absolument tous les faisceaux ont été retrouvés avec leur graine à la base, aucune autre preuve de germination n'a été rencontrée, et ce quelle que soit la période. La recolonisation observée ne s'est donc effectuée que par reproduction végétative.

Les conditions météorologiques relevées durant cette étude sont résumées sur la figure I.29. Les variations de température et de salinité sont de grande amplitude comme habituellement dans la lagune de Thau. On pourra noter cependant l'influence de fortes pluies de l'hiver 1997-1998 sur la salinité à cette époque (33,6 en janvier 1998). L'hiver suivant ne montre pas de salinités aussi basses mais a été plus rigoureux avec des températures de l'ordre de 5 °C en février 1999.

Les densités maximum sont atteintes dès le mois de mai 1998 (figure I.28 b), alors que la biomasse épigée au mètre carré reste encore très faible ($3,7 \pm 2,5 \text{ gPS.m}^{-2}$). On observe dans un deuxième temps une augmentation de la biomasse tout au long de l'été due à l'allongement et à l'élargissement des feuilles (voir figure I.30 a et b et tableau I.15). Le maximum de biomasse ($39,5 \pm 15 \text{ gPS.m}^{-2}$) est atteint en octobre 1998. Le nombre moyen de feuilles par faisceau (voir figure I.30 c) suit pour sa part une dynamique comparable à celle de la densité, à savoir une augmentation rapide dès les premiers mois (une moyenne maximum

Tableau I.15: Caractéristiques de longueurs des feuilles de largeurs des feuilles et du nombre de feuilles par faisceau (moyennes \pm écart standard, minima et maxima), relevées de février 1998 à septembre 1999. L'effet de la saison et de l'année (analyse de variance à deux critères de classification) est noté de la façon suivante: ns = non significatif, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$ et *** = $p < 0,0001$.

	moyenne	minimum	maximum	saison	année
Longueurs (cm)	37,3 \pm 3,8	1,2	124,5	***	**
Largeurs (mm)	4,0 \pm 0,2	0,9	7,9	***	***
Nombre de feuilles par faisceau	4,2 \pm 0,5	2,0	8,0	ns	ns

Tableau I.16: Caractéristiques morphologiques des faisceaux reproducteurs (moyennes \pm écarts standards) et estimation de l'effort reproducteur ($\frac{\text{Biomasse épigée reproductrice}}{\text{Biomasse épigée reproductrice} + \text{végétative}} \times 100$).

	Mars 1999	Avril 1999	Juin 1999	Juillet 1999
Hauteurs des faisceaux (cm)	54,5 \pm 6,5	80,6 \pm 11,9	45,4 \pm 5,0	47,7 \pm 10,7
Nombre de spathes par pousse	4,0 \pm 0,7	3,3 \pm 2,0	4,0 \pm 1,8	2,8 \pm 0,7
Effort reproducteur (%)	75,3	40,5	24,2	13,3

de $5,5 \pm 0,86$ feuilles par faisceau est atteinte en avril 1998), puis se stabilise à un niveau légèrement inférieur, environ 4 feuilles par faisceau.

Durant l'automne et l'hiver 1998-1999, l'herbier subit une perte importante de biomasse épigée végétative par réduction de la largeur et de la longueur moyenne de ses feuilles: les vieilles feuilles longues ayant poussé pendant l'été précédent tombent et laissent place à des feuilles hivernales, plus courtes et étroites.

Le printemps 1999 est caractérisé par l'apparition des premiers rameaux florifères dès le mois de mars. Les faisceaux reproducteurs sont présents toute la première partie de l'été jusqu'en août 1999. L'effort reproducteur est maximum au mois de mars 1999 (la biomasse des faisceaux reproducteurs atteint 75 % de la biomasse totale épigée, tableau I.16) puis baisse tout au long de l'été.

La pousse végétative reprend-elle aussi au printemps et en été pour atteindre en juillet 1999 un niveau légèrement inférieur à celui de l'été 1998. Toutefois si l'on ajoute les biomasses végétatives et reproductrices on obtient des biomasses épigées estivales similaires à celles obtenues l'année précédente ($34,3 \pm 9,3$ gPS.m⁻²). Le 6 juillet 1999, lors de la plongée de prélèvement, nous avons noté la présence d'une couche anoxique près du fond, bien délimitée, car de couleur blanchâtre (voir encadré I.2), environ 20 cm au-dessus du sédiment. Les vents faibles couplés aux hautes températures du mois juillet 1999 (voir figure I.29) étant probablement à l'origine de cette stratification. L'herbier d'une hauteur moyenne de 60 cm à cette époque semblait bien résister à l'inverse des quelques touffes d'algues cantonnées dans la couche anoxique qui disparurent. Aucune malaïgue généralisée à toute la colonne d'eau n'est cependant survenue. On notera toutefois qu'au mois d'août 1999 l'herbier connaît une nette régression tant au niveau de sa biomasse qu'au niveau de sa densité.

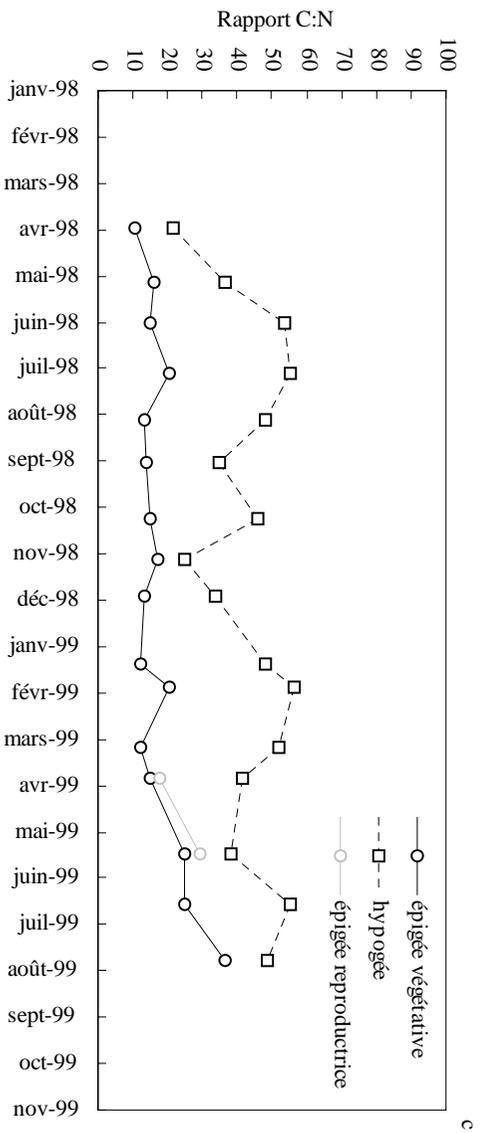
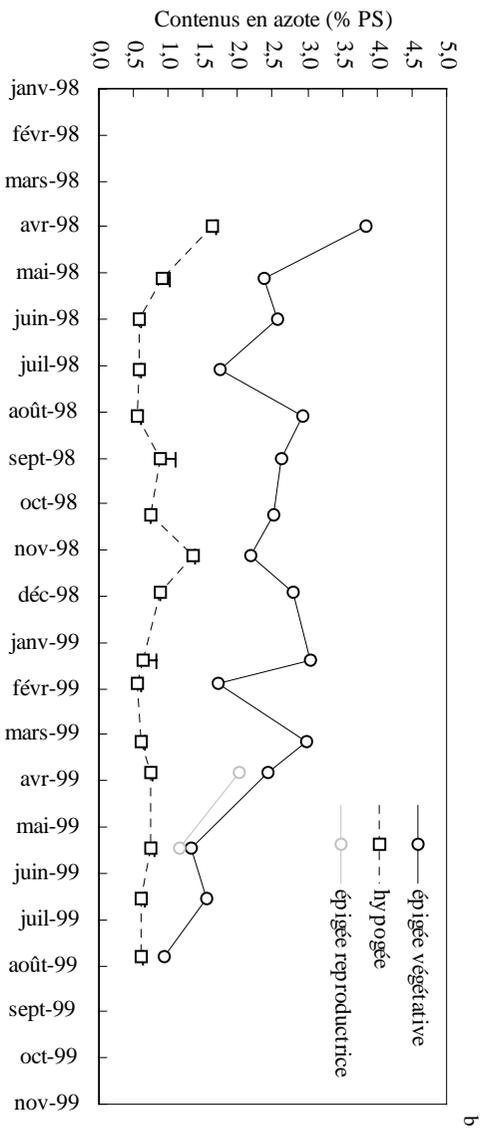
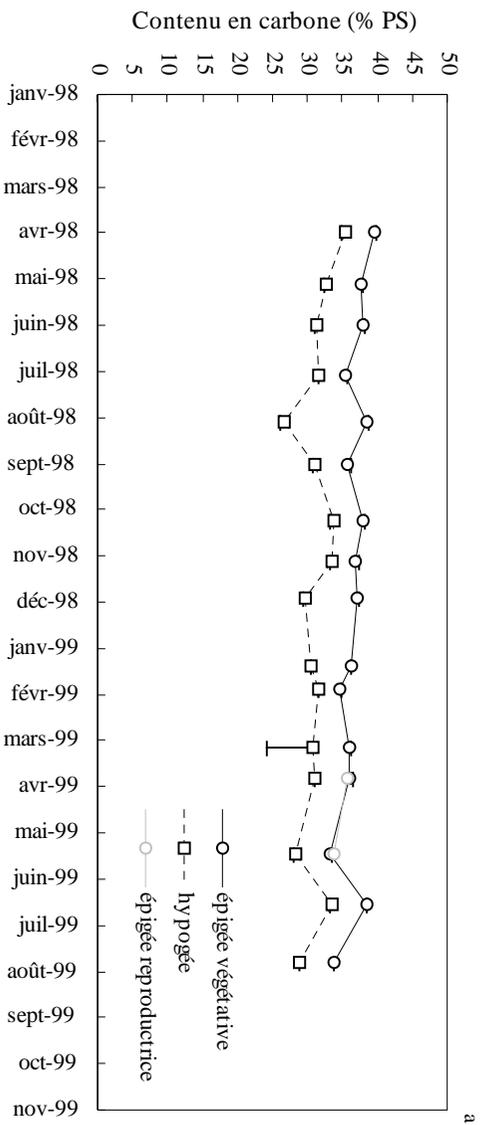


Figure 1.31: Variations saisonnières des contenus tissulaires en carbone (a) et azote (b) et du rapport C:N (c). Les valeurs des contenus en carbone et azote sont exprimées en % de la biomasse sèche. Les barres d'erreurs sont les écart standards au risque 5%.

L'indice foliaire (figure I.28 c) suit le même schéma général que la biomasse avec un maximum à $1,56 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, atteint en octobre 1998 et l'année suivante un peu plus tôt, au début du mois de juillet. La simultanéité de diminution des densités (figure I.28 b), du nombre moyen de feuilles par faisceau et des longueurs des feuilles (figures I.30 b et c) au mois d'août 1998 provoque une chute de l'indice foliaire à cette période vite compensée les mois suivants.

La présence d'autres macrophytes a été notée dès le mois de mai 1998, elle est plus importante tout au long de l'été et l'automne et décroît durant l'hiver. Plusieurs espèces se sont en effet développées. Les espèces les plus couramment rencontrées ont été *Gracilaria spp.*, *Alsidium corallinum* (Florideophyceae), *Sargassum muticum* (Fucophyceae), *Codium fragile* et *Cladophora sp.* (Chlorophyceae). Les espèces *Codium fragile* et *Sargassum muticum* ont été uniquement rencontrées cramponnées à des substrats divers durs: débris de coquilles d'huîtres, déchets de l'activité conchylicole, cerceaux de l'expérimentation. Les autres macrophytes se développent entre les pieds de zostères sans jamais atteindre des épaisseurs supérieures à 20-25 cm. Durant l'anoxie de fond de l'été 1999, la quasi-totalité des macrophytes disparurent.

La biomasse hypogée suit le même schéma unimodal que la biomasse épigée (figure I.28 a). L'amplitude de ses variations est néanmoins plus faible, en particulier durant l'hiver 1998-1999, où la forte baisse de biomasse épigée n'est pas suivie d'une baisse aussi importante de la biomasse des organes souterrains ce qui amène le rapport épigée:hypogée à 1 au mois de mars 1999. Durant les autres saisons le rapport épigée:hypogée est égal en moyenne à $2,6 \pm 0,5$ (maximum à 4,6 en août 1998). Les deux plus fortes baisses de la biomasse épigée se produisent en août 1998 et 1999.

Les variations annuelles des contenus tissulaires en carbone et azote sont reportées sur la figure I.31. A l'inverse des contenus tissulaires en carbone, qui subissent peu de variations à

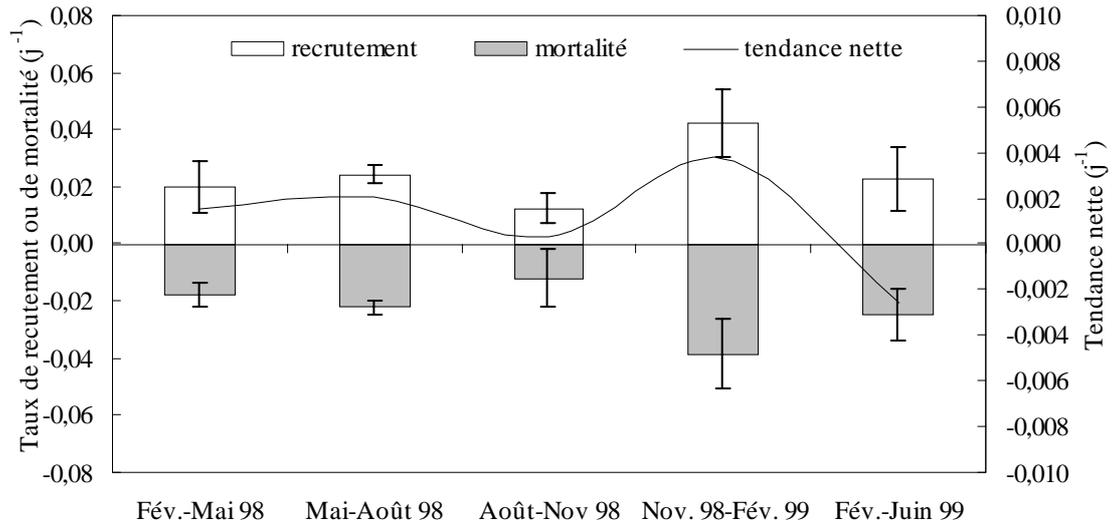


Figure I.32: Taux journaliers moyens de recrutement et de mortalité (axe de gauche, j^{-1}), et tendance nette (recrutement + mortalité, axe de droite, j^{-1}) calculés pour l'herbier de *Zostera marina* en phase de recolonisation à différentes périodes de l'année. Les barres d'erreurs sont les écarts standards au risque 5 %.

court terme, les contenus en azote varient fortement d'une saison à l'autre. On notera cependant une tendance à la baisse des contenus en carbone tout au long de l'étude, qui passent respectivement pour les feuilles et l'hypogée de $39,6 \pm 0,4$ % PS et de $34,43 \pm 0,6$ % PS en avril 1998 à $33,7 \pm 0,1$ % PS et à $28,9 \pm 0,02$ % PS en août 1999. D'une façon générale, le contenu en azote des feuilles baisse durant le printemps et l'été et augmentent durant l'automne et l'hiver. En ce qui concerne les organes souterrains, l'augmentation des teneurs en azote ne se produit que pendant l'automne 1998. Les teneurs en azote des feuilles varient de $3,8 \pm 0,02$ % PS (avril 1998) à $0,9 \pm 0,03$ % PS (août 1999) alors que celles des tissus souterrains varient de $1,6 \pm 0,05$ % PS (avril 1998) à $0,55 \pm 0,05$ % PS (août 1998). Les teneurs en carbone et en azote sont significativement ($p < 0,001$) plus importantes dans les feuilles que dans les rhizomes et les racines. De la même façon que pour les teneurs en carbone, les maxima pour l'azote se trouvent en début d'expérimentation, au départ de la recolonisation, ils tendent à baisser ensuite tout au long de l'étude. Contrairement aux contenus en carbone qui sont identiques dans l'épiguée végétative et dans les faisceaux reproducteurs, les contenus en azote semblent légèrement inférieur dans ces derniers que dans l'épiguée végétative. Le rapport C:N de l'épiguée de *Z. marina* varie donc entre 10,3 (avril 1998) et 36,4 (août 1999), la chute des quotas en azote durant les derniers mois provoquant une augmentation sensible de ce dernier. Pour les rhizomes et les racines, le rapport C:N varie entre 21,6 (avril 1998) et 55,5 (juillet 1999) et suit de la même façon une tendance à l'augmentation.

1.4.3.2 Recrutement (végétatif) et mortalité

Le 26 août 1998, soit 6 mois environ après la germination des graines, le taux de survie des jeunes pousses est de 79,2 %.

La figure I.32 présente les résultats des taux journaliers moyen de recrutement et de mortalité sur différentes périodes. Il n'a malheureusement pas été possible d'exploiter le dernier prélèvement (en septembre 1999) tant les parties les plus vieilles des rhizomes étaient abîmées, rendant le comptage de la totalité des entrenœuds impossible.

Le taux de recrutement journalier calculé varie entre $0,012 \pm 0,005 \text{ j}^{-1}$ à l'automne 1998 et $0,042 \pm 0,012 \text{ j}^{-1}$ durant l'hiver 1998-1999. Les taux de mortalités suivent le même schéma saisonnier avec un maximum atteint pendant l'hiver ($-0,039 \pm 0,012 \text{ j}^{-1}$) et un minimum en automne ($-0,012 \pm 0,01 \text{ j}^{-1}$). La résultante nette est positive tout au long du printemps et de l'été de la première année, elle baisse ensuite pendant l'automne pour reprendre fortement pendant l'hiver durant l'hiver 1998-1999. Le printemps 1999 est caractérisé par une résultante recrutement / mortalité négative, le bilan négatif de ce printemps se remarquant au niveau de la densité sur la figure I.28 b.

1.4.3.3 Croissance de l'hypogée

Les figures I.33 et I.34 présentent les résultats de l'analyse biométrique effectuée sur quelques rhizomes des deux premiers prélèvements (29 mai et 26 août 1998).

Dès le mois de mai, soit environ 90 jours après la germination des graines, des ramifications secondaires apparaissent sur certains rhizomes principaux. Les entrenœuds des rhizomes principaux sont alors significativement plus longs que les entrenœuds des ramifications secondaires ($p < 0,001$). L'été suivant les ramifications secondaires sont présentes sur tous les rhizomes et des ramifications tertiaires sont déjà visibles sur certains. C'est au cours du premier hiver qu'une séparation entre rhizomes principaux et rhizomes secondaires intervient, la ramification se poursuit par la suite de la même façon, les rhizomes fils partant à chaque fois pratiquement perpendiculairement aux rhizomes parents.

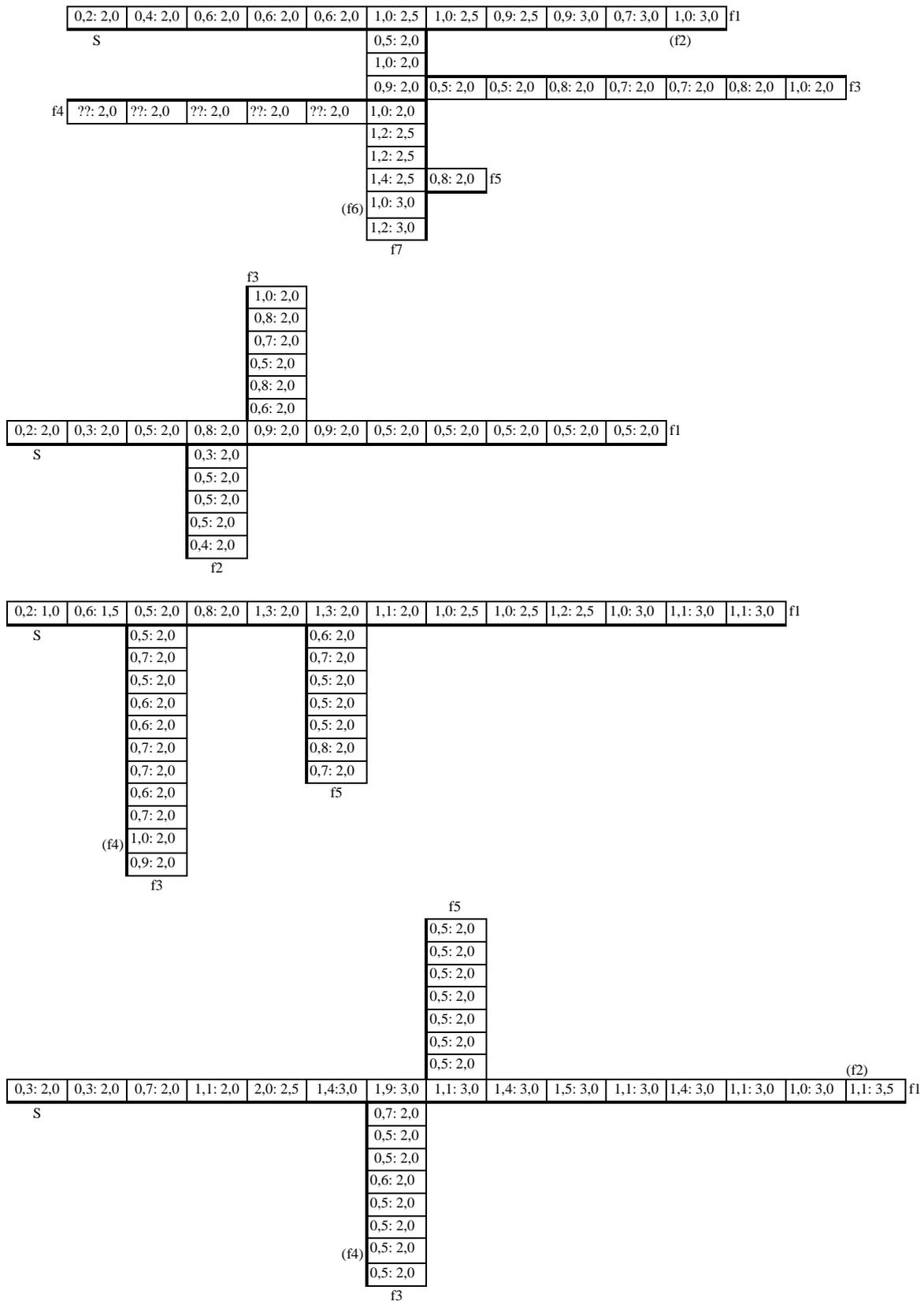


Figure I.34: Analyse biométrique de quelques rhizomes prélevés le 26 août 1998 (7 mois de croissance). Seuls sont présentés les rhizomes pour lesquels l'extrémité scorpiode a été retrouvée. Légende: voir figure I.33.

Afin de pouvoir les comparer, les longueurs des entrenœuds apicaux (dernier entrenœud porteur d'un faisceau) ont été regroupées par saison et sont présentées sur la figure I.35. Deux catégories d'entrenœuds apparaissent alors, les entrenœuds courts (environ 0,7 cm), caractéristiques de l'été et de l'automne, et les entrenœuds longs (supérieurs à 1 cm) que l'on remarque en hiver et au printemps. La variabilité des longueurs d'entrenœuds apicaux rencontrés au printemps est de loin la plus forte.

Au bout de la première année, au total vingt rhizomes apicaux entiers ont été retrouvés, la moyenne des taux journaliers d'élongation calculés sur ces rhizomes est de $0,14 \pm 0,03$ cm.j⁻¹.apex⁻¹, soit $51,1 \pm 11$ cm.an⁻¹.apex⁻¹. Le taux de croissance des organes souterrains n'a pu être calculé que pour les deux premiers prélèvements, pour lesquels l'intégralité des rhizomes a été retrouvée (rhizome apical plus ramifications). Du 24 février 1998 au 29 mai 1998, le taux de croissance journalière moyen de l'hypogée est égal à $0,038 \pm 0,019$ j⁻¹. Il est de $0,012 \pm 0,002$ j⁻¹ en moyenne du 29 mai 1998 au 26 août 1998.

1.4.4 Discussion et conclusion

Si l'initiation de la recolonisation est clairement d'origine sexuée, cette étude a montré que la recolonisation en elle-même était uniquement végétative, par élongation des rhizomes puis propagation des pieds par recrutement végétatif. L'importance de ce mode de recolonisation avait déjà été remarquée pour d'autres espèces de phanérogames par DUARTE et SAND JENSEN en 1990 a et 1990 b (espèce étudiée: *Cymodocea nodosa*), CREED et AMADO FILHO en 1999 (espèce étudiée: *Halodule wrightii*) ou RASHEED en 1999 (espèce étudiée: *Zostera capricorni*).

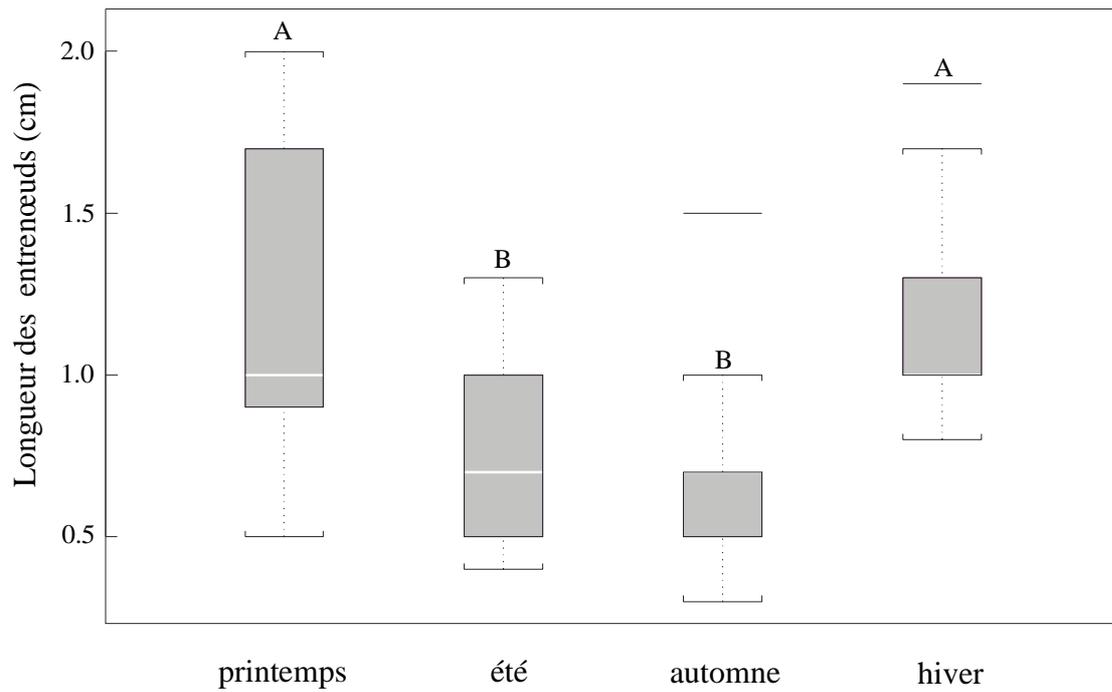


Figure I.35: Boîte à moustaches des longueurs moyennes (en cm) des entrenœuds apicaux (rhizomes principaux plus ramifications) en fonction des saisons. Un lettrage différent est utilisé pour marquer une différence significative ($p < 0,05$ par comparaisons multiples, méthode de Tukey) entre les saisons.

Le nombre de graines ayant germé par unité de surface durant l'hiver 1997-1998 est de $15,7 \pm 13,9 \text{ m}^{-2}$. Ces nouveaux faisceaux sont issus de la banque de graine du sédiment, qui a donc bien résisté non seulement à l'anoxie, ce qui est logique, les sédiments à cet endroit étant presque perpétuellement anoxiques, mais aussi au dégagement de composés sulfurés toxiques liés à la dégradation anaérobie de la matière organique lors de la malaïgue, l'été précédent (CHAPELLE *et al.*, sous presse). Aucun nouveau faisceau issu de la germination n'a été observé après le premier prélèvement, la totalité de la germination s'est donc effectuée avant février 1998. Après six mois, le taux de survie des jeunes plantules est proche de 80 %, ce qui est beaucoup plus important que celui rapporté pour l'espèce *Cymodocea nodosa*, inférieur à 10 %, par DUARTE et SAND-JENSEN (1990 a). BUIA et MAZELLA (1991), pour leur part, ont noté un taux de survie des jeunes plantules de *Posidonia oceanica* en laboratoire, égal à 28 % au bout de huit mois.

L'herbier en phase de recolonisation a atteint son maximum de biomasse en octobre de la première année ce qui est un peu décalé par rapport au maxima de biomasse rapportés par LAUGIER (1998) pour un herbier à *Z. marina* de la bordure nord de la lagune de Thau (maxima atteints en août et septembre au cours des années 1994 et 1995). Il n'est cependant pas certain que ce décalage soit dû à la recolonisation tant les conditions de température sont restées favorables durant cette période (supérieures à 15 °C jusqu'à la fin du mois d'octobre). Par la suite la biomasse de l'herbier suit un schéma unimodal (passage par un minimum en hiver) comparable à ce qui est communément admis pour les herbiers de la lagune de Thau (LAUGIER *et al.*, 1999).

Il semble que la recolonisation se soit produite en deux étapes, en premier lieu une augmentation rapide de la densité due à la germination de nouvelles graines et à l'apparition de faisceaux issus du recrutement végétatif, puis dans un deuxième temps, une augmentation de la biomasse par augmentation des surfaces foliaires (longueur et largeur des feuilles,

Tableau I.17: Taux de recrutement (j^{-1}) et de mortalité (j^{-1}) moyens de quelques espèces de phanérogames marines parus dans la littérature.

Espèces	Site d'étude	Recrutement (j^{-1})		Mortalité (j^{-1})		Références
		max.	min.	max.	min.	
<i>Zostera marina</i>	Lagune de Thau	0,007	≈ 0,0	0,017	≈ 0,0	LAUGIER <i>et al.</i> (1999)
	Lagune de Thau	0,042	0,012	0,039	0,012	Présente étude
<i>Zostera noltii</i>	Lagune de Thau	0,050	≈ 0,0	0,042	≈ 0,0	LAUGIER <i>et al.</i> (1999)
<i>Thalassia hemprichii</i>	Philippines	0,002 ⁽¹⁾		0,001 ⁽¹⁾		VERMAAT <i>et al.</i> (1995)
	Philippines	0,013 ⁽²⁾		nd	nd	ROLLON <i>et al.</i> (1999)
<i>Cymodocea rotundata</i>	Philippines	0,003 ⁽²⁾		nd	nd	ROLLON <i>et al.</i> (1999)
	Philippines	0,003 ⁽¹⁾		0,003 ⁽¹⁾		VERMAAT <i>et al.</i> (1995)

⁽¹⁾ = moyenne annuelle ; ⁽²⁾ = durant les mois de juillet et novembre ; nd = données non disponibles.

nombre de feuilles par pied). Ce schéma de recolonisation semble être le même que celui de *Cymodocea nodosa* (DUARTE et SAND-JENSEN, 1990 a) et de *Zostera capricorni* (RASHEED, 1999).

Les contenus tissulaires en carbone et azote des feuilles et des organes souterrains mesurés sur l'herbier en phase de recolonisation sont proches de ceux mesurés par LAUGIER (1998) sur des herbiers de la bordure nord. L'absence de schéma saisonnier marqué pour les contenus en carbone contraste avec le schéma saisonnier prononcé des contenus en azote. Les contenus en azote sont en effet tributaires directement des concentrations en ammonium et nitrates de l'eau au contact des feuilles ou de l'eau interstitielle au contact des racines. La forte croissance estivale, s'ajoute aux faibles concentrations rencontrées dans les eaux de la lagune de Thau en été pour provoquer un effet de "dilution" de l'azote dans la plante et entraîner la chute des contenus tissulaires en azote. Cet effet est aussi visible, dans une moindre mesure du fait de la plus grande disponibilité des sels nutritifs dans le sédiment, sur les quotas internes des organes souterrains. Sur la figure I.31, une tendance à la décroissance des contenus en carbone et en azote au cours du temps apparaît. L'importance des phénomènes de redistribution et de réallocation des composés azoté depuis les tissus vieux vers les tissus jeunes a été depuis longtemps démontrée (PEDERSEN et BORUM, 1992 et 1993, RISGAARD-PETERSEN *et al.*, 1998). Ceux-ci entraînent un déséquilibre entre les teneurs rencontrées dans les jeunes et dans les vieilles feuilles. Ainsi, semble-t-il logique de penser que les jeunes plantules issues de la germination, et ne comportant pas encore de vieilles feuilles, sont plus riches en azote que les plantes adultes, le dosage des contenus tissulaires se faisant sur l'ensemble des feuilles. D'autre part, les réserves en hydrates de carbone contenues dans les graines peuvent être une des raisons expliquant que les contenus en carbone soient plus importants chez les jeunes plantules.

Le tableau I.17 reprend quelques-uns des taux de recrutement et de mortalité d'herbier à phanérogames parus dans la littérature. Il en ressort une grande variabilité des taux de recrutement selon les espèces ce qui tend à penser que les recolonisations ont des vitesses très différentes selon qu'il s'agisse de telle ou telle espèce. Les taux de recrutement obtenus lors de cette étude sont parmi les plus forts toutes espèces confondues. Cependant le recrutement est balancé par une forte mortalité qui impose un recrutement net compris entre $-0,003 \text{ j}^{-1}$ (printemps 1999) et $0,004 \text{ j}^{-1}$ durant l'hiver 1999.

Le taux d'élongation des rhizomes de *Zostera marina* relevé dans cette étude est de $0,51 \text{ m.an}^{-1}.\text{apex}^{-1}$. Ce taux est supérieur à celui rapporté par VERMAAT *et al.* (1995) pour l'espèce *Thalassia hemprichii*, égal à $0,20 \text{ m.an}^{-1}.\text{apex}^{-1}$ mais est inférieur au taux d'élongation rapportés par DUARTE et SAND-JENSEN (1990 a) pour *Cymodocea nodosa*, égal en moyenne à $1,6 \text{ m.an}^{-1}.\text{apex}^{-1}$, et par GALLEGOS *et al.* (1994) pour *Halodule wrightii*, égal à $0,8 \text{ m.an}^{-1}.\text{apex}^{-1}$. Le taux de croissance de l'hypogée calculé pour *Zostera marina* varie entre $0,012 \text{ j}^{-1}$ et $0,038 \text{ j}^{-1}$ et est comparable aux taux estimés pour la même espèce, dans les modèles de VERHAGEN et NIENHUIS (1983), $0,015 \text{ j}^{-1}$, et plus récemment de BACH (1993), $0,029 \text{ j}^{-1}$.

La recolonisation du site hautement perturbé par la malaïgue de juillet 1997, s'est déroulée avec une surprenante rapidité. Environ neuf mois ont été nécessaires à l'herbier monospécifique de *Zostera marina* pour atteindre une biomasse comparable à celles qui avaient été rapportées dans le passé pour la même zone et une profondeur similaire (GERBAL, 1994). La zone étudiée, d'une profondeur relativement importante, semble soumise à des crises anoxiques chroniques démarrant du fond qui ont un effet néfaste à court terme sur les herbiers (exemple de la chute de biomasse et de densité durant l'été 1999), mais la capacité qu'ont les herbiers à pouvoir allier une reproduction sexuée et une production végétale active les rendent aptes à une recolonisation relativement rapide. Toutefois, cette

recolonisation reste tributaire de la germination des graines, et donc de la reproduction sexuée ayant eu lieu au printemps de l'année précédente. Au cours de la première année de recolonisation, aucun faisceau reproducteur n'ayant été dénombré, il est probable que si deux malaïgues se produisent durant deux années consécutives, la recolonisation serait beaucoup lente car tributaire d'un apport de graines depuis des zones épargnées, via le transport advectif.

DEUXIEME PARTIE:

MODELISATION DE LA CROISSANCE D'UN HERBIER A *ZOSTERA NOLTII*.

MODELE MEZO-1D.

La construction d'un modèle de croissance des phanérogames de la lagune de Thau à été séparée volontairement en deux parties: dans un premier temps la modélisation des processus liés à l'oxygène (photosynthèse et respiration des herbiers), et dans un second temps, de ceux liés à l'azote (avec prise en compte des variations saisonnières des teneurs tissulaires en azote). Cette scission bien que totalement empirique, présente l'avantage de pouvoir simplifier des phénomènes physiologiques couplés et complexes, d'avancer pas à pas dans la modélisation et d'observer à chaque étape, la liaison entre les simulations et les mesures issues des expérimentations de terrain.

Des deux espèces de phanérogames marines présentant des biomasses importantes dans la lagune (*Zostera marina* et *Zostera noltii*), le choix s'est porté sur *Z. noltii* pour les raisons suivantes. Cette espèce représente tout d'abord une biomasse parmi les plus importantes des macrophytes présents dans la lagune: GERBAL (1994) évaluait sa biomasse en novembre 1986 à 5% de la biomasse totale des macrophytes (5^{ème} rang) soit environ 500 tPS, et plus récemment, la campagne de réactualisation de la flore de Thau réalisée par VERLAQUE, BELSHER et DESLOUS-PAOLI (au printemps 1998, communication personnelle) plaçait *Z. noltii* au 3^{ème} rang des biomasses les plus importantes avec 13 % de la biomasse fraîche totale relevée. L'espèce *Z. noltii* est par ailleurs présente sur des surfaces importantes, formant de grands herbiers mono spécifiques et plurispécifiques (LAUGIER, 1998) en particulier dans le sud de la lagune, le long du lido sableux. De plus, si plusieurs modèles de croissance de *Z. marina* existent déjà dans la littérature (BACH, 1993, BOCCI *et al.*, 1997, VAN LENT, 1995, VERHAGEN et NIENHUIS, 1983, WETZEL et NECKLES, 1986), les études sur *Z. noltii* restent beaucoup plus rares et, à notre connaissance, aucun modèle de croissance n'est encore publié pour cette espèce. Enfin, *Z. noltii* est présente dans plusieurs lagunes méditerranéennes telles que celles de Bages-Sigean, de l'Ayrolle, de Gruissan, de Salses-Leucate (CLANZIG, 1987), du Vaccarès (VAQUER et HEURTEAUX 1989), ainsi que de Biguglia en Corse

Tableau II.1: Liste des processus utilisés dans le modèle de production primaire. sd = sans dimension. Références: 1, JASSBY et PLATT (1976) ; 2, VARLET-GRANCHET *et al.* (1993) ; 3, PLUS *et al.* (soumis) ; 4, PÉREZ-LLORENS et NIELL (1993) ; 5, FONG et HARWELL (1993) ; tent. = tentative.

PROCESSUS		EQUATIONS	REFERENCES
Photosynthèse des zostères			
P_{tot}	production brute totale ($gO_2 \cdot mmolC^{-1} \cdot j^{-1}$)	$P_{tot} = P_{max} \times \int_{z=0}^{LAI} \tanh\left(\frac{Q_{can} \times f_2(l)}{I_{k1}}\right) \times dz$	1, 2
P_{max}	taux de production maximum ($gO_2 \cdot mmolC^{-1} \cdot j^{-1}$)	$P_{max} = \Theta_{P_{max}} \times t - P_{max}^{0^\circ C}$	tent.
t	température de l'eau ($^\circ C$)		
LAI	indice foliaire ($m^2 \cdot m^{-2}$)	$LAI = K_{LAI} \times LB$	3, 4
Q_{can}	lumière en haut de la canopée ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	$Q_{can} = I \times f_1(E) \times e^{(-K_1 \times (D-0.3))}$	
I	EPAR à la surface de l'eau ($W \cdot m^{-2}$)		
$f_1(E)$	fonction de limitation due aux épiphytes (sd)	$f_1(E) = e^{(-K_2 \times \frac{EB}{LB})}$	5
$f_2(l)$	fonction d'interception de la lumière par le couvert végétal (sd)	$f_2(l) = e^{(-K_3 \times z)}$	2
I_{k1}	intensité lumineuse de saturation ($W \cdot m^{-2}$)	$I_{k1} = \frac{I_{k \max} + I_{k \min}}{2} + \frac{I_{k \max} - I_{k \min}}{2} \times \cos\left(2\pi \times \frac{j-110}{365}\right)$	tent.
Respiration des zostères			
LR	respiration des feuilles ($gO_2 \cdot mmolC^{-1} \cdot j^{-1}$)	$LR = \Theta_{LR} \times t + LR_{0^\circ C}$	tent.
RR	respiration des rhizomes et des racines ($gO_2 \cdot mmolC^{-1} \cdot j^{-1}$)	$RR = \Theta_{RR} \times t + RR_{0^\circ C}$	tent.
Photosynthèse et respiration des épiphytes			
EP	production des épiphytes ($gO_2 \cdot mmolC^{-1} \cdot j^{-1}$)	$EP = EGR \times \frac{\omega \times 32}{1000}$	tent.
ER	respiration des épiphytes ($gO_2 \cdot mmolC^{-1} \cdot j^{-1}$)	$ER = ER_{20^\circ C} \times f_3(t) \times \frac{\omega \times 32}{1000}$	tent.
$f_3(t)$	fonction de limitation de la respiration par la température (sd)	voir tableau II-5 (bis)	
EGR	Taux de croissance des épiphytes (j^{-1})	voir tableau II-5 (bis)	

(CHASSANY DE CASABIANCA, 1980, ORSONNEAU, 1994). Par ailleurs, le Bassin d'Arcachon abrite sans doute le plus grand herbier européen à *Zostera noltii* (environ 7000 ha, AUBY, 1991). Un modèle développé sur cette espèce pourrait donc se révéler un outil important lors de l'étude des macrophytes d'autres lagunes.

II.1 Modélisation de la production primaire. Description des variables d'état et des processus liés à la photosynthèse et à la respiration

Dans le but de simuler la production primaire d'un herbier à phanérogames, nous avons choisi de bâtir un modèle biologique simple mais tenant compte des spécificités de tels écosystèmes afin de rester aussi réaliste que possible.

Ce modèle à été conçu comme une unité venant compléter les modèles des cycles biogéochimiques de la lagune de Thau de CHAPELLE (1995) et CHAPELLE *et al.* (2000) construits à l'aide du logiciel de modélisation ELISE (MENESGUEN, 1990). Ainsi, en plus des variables déjà existantes, nous ajoutons les variables d'état suivantes, la biomasse épigée (feuilles), ainsi que la biomasse hypogée (rhizomes et racines) pour les zostères et la biomasse des épiphytes autotrophes.

La structure verticale du modèle comprend deux compartiments (la colonne d'eau et le sédiment) représentés par la superposition de quatre boîtes homogènes: une boîte d'eau de profondeur fixée surmontant trois boîtes de sédiment d'épaisseurs respectives 0,5, 1,5 et 38 cm. Cette division du sédiment en trois couches permet d'une part de tenir compte des flux d'oxygène et de nutriments à l'interface eau-sédiment (premiers centimètres) et d'autre part de donner aux rhizomes et aux racines une couche suffisamment importante pour éviter l'épuisement des réserves du sédiment. La variabilité horizontale est pour l'instant négligée, nous considérons donc l'homogénéité totale des herbiers dans ce plan et nous nous proposons

de simuler donc dans un premier temps la production d'un herbier à l'intérieur du système simplifié suivant: une colonne d'eau et le sédiment sous-jacent.

L'environnement physique n'est pas simulé mais son action se fait sentir par l'intermédiaire de variables forçantes (données d'insolation, de température et de vent). Le bilan de matière est maintenu constant dans le système car aucune advection horizontale n'est permise (pas d'apports ni de pertes) mais il existe des transferts de matière sur la verticale liés à la sédimentation des variables particulaires et à la diffusion des variables dissoutes (CHAPELLE *et al.*, 2000).

Tous les processus décrits ci-après sont repris dans le tableau II.1.

II.1.1 La photosynthèse des zostères

La lumière et la température sont deux facteurs environnementaux depuis longtemps reconnus comme fondamentaux dans le contrôle des processus de production des phanérogames marines (ZIEMAN et WETZEL, 1980, DENNISON et ALBERTE, 1982, EVANS *et al.*, 1986, BULTHUIS, 1987, PEREZ et ROMERO, 1992). Cependant, si l'effet de la température semble directement se faire sentir au niveau des processus physiologiques, augmentation des vitesses de réactions biochimiques avec l'augmentation de la température de l'eau par exemple, il semble que la lumière soit, outre son action directe au niveau de la photosynthèse, elle-même dépendante de la morphologie des herbiers – auto-ombrage – et des épiphytes colonisant les feuilles – ombrage dû aux épiphytes –. PEREZ et ROMERO (1992) ont en effet montré qu'un modèle uniquement basé sur la température et la lumière parvenant à la canopée d'un herbier à *Cymodocea nodosa*, tendait à surestimer sa production estivale, tandis que la prise en considération des phénomènes d'auto-ombrage se traduisait par une amélioration importante du modèle proposé.

Ces phénomènes ont en fait, depuis longtemps été étudiés par nos collègues agronomes, qui ont développé de nombreux modèles plus ou moins complexes de pénétration de la lumière dans un couvert végétal, dont une description relativement exhaustive peut-être trouvée dans VARLET-GRANCHET *et al.* (1993).

Le modèle de production primaire que nous avons développé est basé sur le modèle "Big Leaf" décrit par DAUDET et TCHAMICHIAN (1993), considérant l'homogénéité horizontale de la canopée, la répartition uniforme de l'orientation des feuilles (distribution sphérique des angles formés par la direction du rayonnement solaire et la normale à la surface des feuilles) et l'absence de superposition privilégiée des feuilles les unes par rapport aux autres (VARLET-GRANCHET *et al.*, 1989).

L'indice foliaire d'un herbier (LAI en anglais) représente la surface foliaire totale ramenée à une surface unitaire au sol, il permet de calculer la quantité d'énergie lumineuse captée par les feuilles au fur et à mesure que l'on pénètre dans la canopée (DAUDET et TCHAMICHIAN, 1993). L'indice foliaire est ici calculé grâce à une fonction linéaire de la biomasse foliaire sèche (PÉREZ-LLORÉNS et NIELL, 1993 b).

Afin de pouvoir tenir compte de l'ombrage provoqué par les couches supérieures de la canopée, l'herbier est considéré, dans le modèle, comme une superposition de dix couches élémentaires qui retiennent chacune une partie de la lumière disponible au bas de la couche immédiatement supérieure. Ainsi, la photosynthèse totale est donnée par la somme des photosynthèses de chaque couche élémentaire. La production d'une couche étant calculée grâce à l'équation de JASSBY et PLATT (1976) dans laquelle le taux de production maximum est une fonction linéaire de la température (calculée à partir des données de I. AUBY, communication personnelle), l'intensité de lumière saturante varie au cours de l'année suivant une fonction sinusoïdale empirique du jour julien et la lumière utile est celle qui est retenue dans la couche en question.

Encadré II.1: Caractéristiques du rayonnement solaire et utilisation dans les modèles biologiques

D'après VALET-GRANCHET et al. (1989)

Le rayonnement solaire reçu à la surface du globe terrestre sur un plan horizontal est constitué par les **rayonnements directs** provenant du soleil (ces rayonnements frappent le plan horizontal avec l'angle que fait le plan avec le soleil) et par les **rayonnements diffus** provenant de la diffusion, de l'absorption et de la rediffusion des rayonnements directs lors de la traversée de l'atmosphère (ces rayonnements frappent le plan depuis toutes les directions). **Le rayonnement solaire global** représente donc l'intégration de ces deux rayonnements sur 2π stéradians dans la gamme de longueur d'onde 300-3000 nm. Les sigles les plus couramment utilisés pour désigner ce dernier sont, dans les pays anglo-saxons I, S, K, SI, SR ou G et en France Rg. Le rayonnement solaire global est exprimé en terme d'énergie ($W.m^{-2}$) selon le système international et son intégration, selon la période de temps considérée (heure, jour, décade ...), sera exprimée en $J.m^{-2}$ ou en $MJ.m^{-2}$.

Le rayonnement utile à la photosynthèse, est la partie du rayonnement solaire global correspondant aux longueurs d'ondes comprises entre 400 et 700 nm (gamme communément admise depuis les travaux de McCree, 1972 et 1973). Le sigle **PAR (Photosynthetically Active Radiation)** est sans doute le plus répandu pour caractériser le rayonnement utile à la photosynthèse. Il peut être exprimé en énergie ou bien en nombre de photons utiles à la photosynthèse et reçu par unité de temps sur une surface horizontale, il est alors le plus souvent désigné par le sigle **PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density)**. Le PPFD doit être exprimé en micro moles de photons par mètre carré et par seconde (noté $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$, selon le système international). L'utilisation de l'Einstein comme unité du PPFD est assez répandue mais ne correspond pas exactement à la définition de cette unité (INCOLL *et al.*, 1977), de même les unités photométriques (exprimées en lux) devraient être abandonnées car définies à partir de la perception de l'œil humain. Il peut néanmoins parfois être intéressant de disposer de coefficients de conversion avec des unités correctes (THIMIJEAN et HEINS, 1983). VARLET-GRANCHET *et al.* (1989) proposent de garder les dénominations françaises respectives suivantes pour désigner le PAR et le PPFD: éclairage énergétique utile à la photosynthèse (symbole EPAR) et éclairage quantique utile à la photosynthèse (symbole QPAR).

Les données de rayonnement incident utilisées en modélisation de systèmes biologiques sont, soit celles fournies par la météorologie, en général le rayonnement solaire global exprimé en $J.cm^{-2}$, soit celles issues d'un modèle physique, exprimé en $W.m^{-2}$. Il est donc nécessaire de transformer ces données pour pouvoir les comparer aux capacités photosynthétiques des plantes, intensités lumineuses de saturation ou de compensation (exprimées le plus souvent en $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) par exemple. Le tableau ci-dessous regroupe quelques conversions et relations pouvant être alors utiles:

$$\frac{EPAR}{Rg} = 0,48 \pm 0,02 \quad (\text{EPAR et Rg en J}) \quad \text{VARLET-GRANCHET } et al., 1982$$

$$\frac{QPAR}{EPAR} = 4,54 \mu mol.W^{-1} \quad \text{McCARTNEY, 1978}$$

$$\frac{QPAR}{Rg} = 2,02 \pm 0,01 mol.MJ^{-1} \quad \text{VARLET-GRANCHET } et al., 1981$$

Rappel: $1W = 1 J.s^{-1}$

La lumière parvenant à la surface de la canopée est calculée à partir de la lumière à la surface, diminuée par l'extinction lumineuse due à l'eau et aux matières en suspension suivant une loi de BEER, puis diminuée par une fonction de limitation due aux épiphytes tirée du modèle de FONG et HARWELL (1994). Par lumière nous entendons ici éclaircissement énergétique utile à la photosynthèse noté EPAR (voir encadré II.1).

II.1.2 La respiration des zostères

La respiration des feuilles et des parties souterraines (rhizomes et racines) est habituellement calculée par des fonctions du type EPPLEY (1972) avec un Q_{10} légèrement supérieur à deux, traduisant ainsi une multiplication environ par deux des processus de respiration lorsque la température se trouve augmentée de dix degrés (VERHAGEN et NIENHUIS, 1983, BACH, 1993, PEREZ et ROMERO, 1992, VAN LENT, 1995). Si ces fonctions de type exponentiel semblent présenter de bons ajustements avec les mesures de respiration effectuées sur les espèces *Zostera marina* et *Cymodocea nodosa* (BULTHUIS, 1987 et modèles suscités), aucune étude sur l'impact de la température sur la respiration des feuilles et des parties souterraines de *Zostera noltii* n'est, à notre connaissance, encore disponible dans la littérature. Cependant de récentes mesures ont été réalisées sur des plants de *Z. noltii* de l'étang de Thau (AUBY, communication personnelle) et semblent montrer une relation linéaire entre la respiration des feuilles ou des parties souterraines et la température, dans une gamme allant de 7 à 20 °C. Les relations utilisées dans le modèle proposé ici seront donc de type linéaire.

Les sédiments colonisés par les phanérogames marines peuvent être très différents suivant les espèces (depuis un sédiment très sableux, pauvre en matière organique, jusqu'à un sédiment vaseux, riche en matière organique). Cependant, et cela quel que soit le type de

sédiment, la quantité d'oxygène qu'il renferme reste insuffisante pour pallier la respiration des rhizomes et des racines qui y sont plongés. BROTAS *et al.* (1990), ont montré que la profondeur de pénétration de l'oxygène dans le sédiment dépend de la durée d'émersion (s'il s'agit d'une zone intertidale), de l'hydrodynamisme de la couche d'eau au contact du sédiment, de la quantité de matière organique sédimentaire et du microphytobenthos à sa surface. Dans la lagune de Thau la couche oxique des sédiments reste de toute façon très mince (DESLOUS-PAOLI, communication personnelle) même pour des sédiments sableux. En effet, les profils de potentiels d'oxydoréduction réalisés pendant la campagne Ecothau montrent des valeurs très négatives dès la profondeur de 5 cm, caractéristiques de processus anaérobies (MESNAGE, 1994).

On supposera donc dans le modèle, que la respiration des parties souterraines des plantes s'effectue par l'intermédiaire des feuilles, dans la colonne d'eau.

II.1.3 La photosynthèse et la respiration des épiphytes

Les herbiers à phanérogames peuvent être considérés comme le premier maillon de toute une chaîne trophique non seulement en tant que producteur primaire pouvant être consommé, mais aussi en tant que support physique sur lequel se développent dans un premier temps des bactéries et dans un deuxième temps une flore algale – cyanophycées, algues vertes, brunes ou rouges – ainsi qu'une faune d'invertébrés sessiles – hydraires, bryozoaires et spongiaires – (HARLIN, 1980, BOROWITSKA et LETHBRIDGE, 1989). La contribution des épiphytes autotrophes à la production totale d'un herbier à phanérogames est difficile à mesurer, néanmoins plusieurs études ont montré que cette dernière est loin d'être négligeable. En effet, en zone tempérée, PENHALE (1977) estime que les épiphytes de

Zostera marina contribuent à 18 % de la production totale (feuilles plus épiphytes) sur une base annuelle. En milieu tropical (Papouasie Nouvelle-Guinée), HEIJS (1984) montre que cette contribution peut-être encore plus forte puisque, suivant les sites, il l'évalue entre 19 et 37 % de la production nette moyenne annuelle (espèce *Thalassia hemprichii* plus épiphytes). Chez *Zostera noltii* en revanche les études sont beaucoup plus rares, AUBY (1991) observe que la flore épiphytique de cette espèce est principalement composée de diatomées et que, du fait de leur plus faible biomasse et du caractère temporaire de leur présence sur les feuilles, leur contribution à la production de la communauté pourrait être inférieure. Néanmoins, il nous a paru important pour le modèle de prendre en considération la présence de ces épiphytes autotrophes, en tant que variable d'état participant d'une part à la production primaire de l'herbier, et jouant d'autre part un rôle indirect négatif sur la production des zostères à certaines périodes de l'année (diminution de la lumière atteignant les feuilles). PHILIPPART (1995 b) considère en effet que le périphyton joue un rôle important dans la dynamique des herbiers à *Z. noltii* de la mer de Wadden.

A partir de la croissance des épiphytes (voir chapitre II.3.2.6) on calcule la production équivalente d'oxygène par le biais de l'équation simplifiée de la photosynthèse ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + \text{CHOH}$) corrigée par le quotient photosynthétique (production brute d' O_2 / consommation brute de CO_2). La respiration des épiphytes est une fonction exponentielle de la température, classiquement utilisée pour la modélisation de la respiration du phytoplancton (BACHER *et al.*, 1997, CHAPELLE *et al.*, 2000).

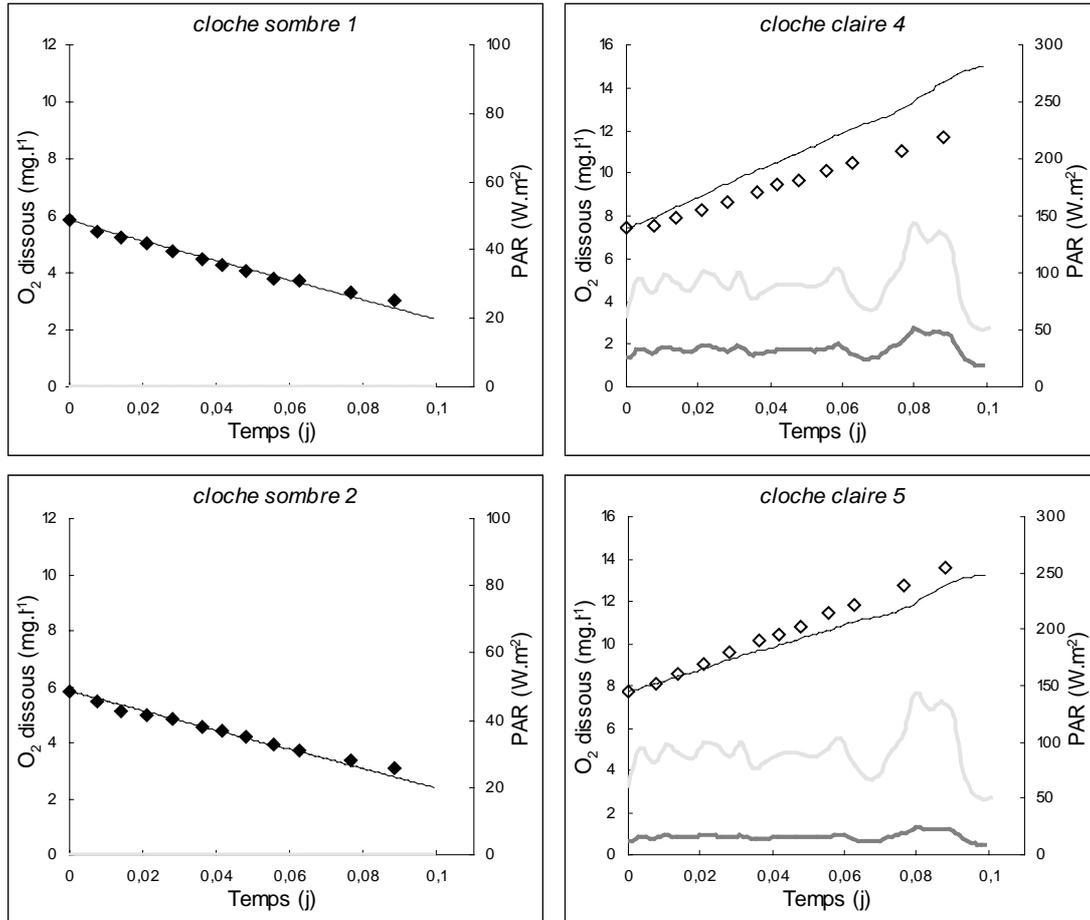


Figure II.1: Simulations de calibration (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 4 juillet 1996 (température de l'eau: 21,5 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle en W.m⁻²) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

II.2 Calibration et validation du modèle de production primaire sur les mesures « cloches benthiques »

Le modèle en boîte proposé, permet de simuler la production primaire d'un herbier isolé et ainsi, de le calibrer et de le valider sur les mesures *in situ* par "cloches benthiques" réalisées aux quatre saisons sur des herbiers mono spécifiques (*Zostera noltii*) dans le sud de la lagune (pour la description du protocole expérimental, se reporter à la section I, chapitre 1). Toutes les expérimentations de chaque saison ont été simulées (57 simulations au total) de façon à avoir une vue d'ensemble et de pouvoir comparer ainsi les simulations aux résultats expérimentaux.

II.2.1 Conditions aux limites et caractéristiques géométriques du système

Tous les flux des variables biologiques sont nuls aux limites du système. Le système biologique est fermé et le bilan de masse pour les 4 boîtes est donc conservatif. Le volume de la boîte d'eau ainsi que sa surface au sol sont fixés égaux à celui de la cloche benthique simulée (volume 16,1 l et surface au sol 0,113 m²). Par ailleurs, les surfaces de contact entre deux boîtes de sédiment (liaison des boîtes 2-3 et 3-4) sont égales à celle de l'interface eau-sédiment (liaison des boîtes 1-2).

En ce qui concerne la variable "oxygène dissous", les flux aux limites du système sont nuls de la même façon. Ainsi, les processus de réaération existant dans le modèle de CHAPELLE et al. (2000) sont supprimés, aucun contact entre l'atmosphère et l'intérieur des

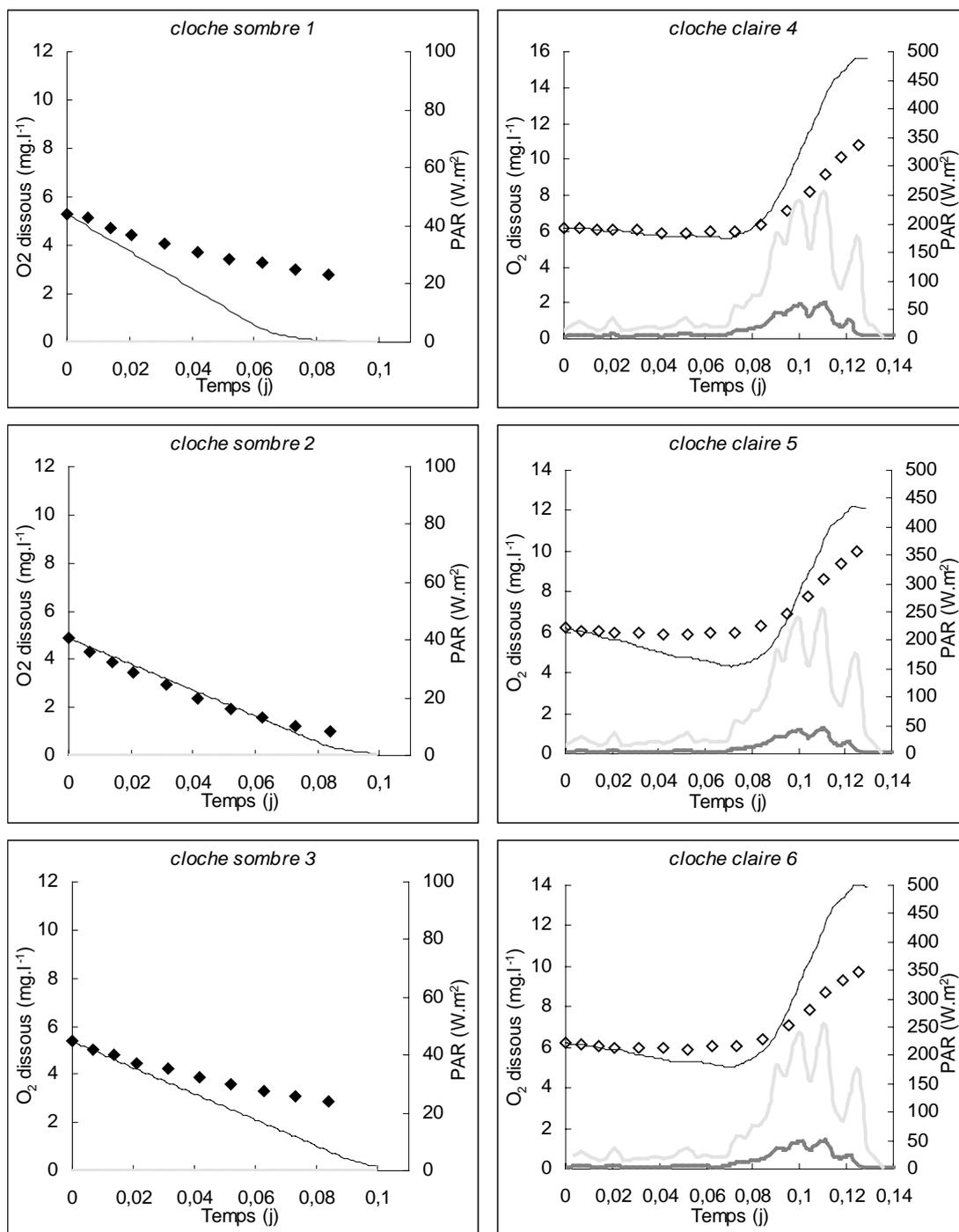


Figure II.2: Simulations de calibration (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en $mg.l^{-1}$) d'herbiers à *Zostera noltii* le 5 juillet 1996 (température de l'eau: 21,7 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en $W.m^{-2}$) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle en $W.m^{-2}$) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

enceintes n'étant possible. Il faut noter cependant que le bilan de l'oxygène n'est pas conservatif en raison des processus de minéralisation de la matière organique.

II.2.2 Conditions initiales

Les conditions initiales des variables de la boîte d'eau sont fournies par les mesures expérimentales. Ainsi la variable "oxygène dissous" par exemple, prendra comme condition initiale, la concentration mesurée dans la cloche au départ de l'expérimentation. Les valeurs de biomasses végétales, bien que mesurées en fin d'expérience, sont entrées comme conditions initiales des variables représentant les zostères compte tenu de la courte durée des expériences (4 heures au maximum). Nous ignorons donc les variations de biomasse ayant eu lieu entre le début et la fin de la manipulation. Par ailleurs, faute de mesures, les conditions initiales des variables dans les boîtes de sédiment sont tirées de la littérature (CHAPELLE, 1995, PLANTE-CUNY *et al.*, 1998, travaux réalisés sur le site de Thau).

II.2.3 Variables forçantes et discrétisation des équations

Les deux variables forçantes nécessaire au fonctionnement du modèle (lumière et température) sont issues des suivis en continu réalisés durant les mesures. A chaque pas de temps, les valeurs des variables forçantes sont entrées et permettent de calculer les processus de production et de respiration qui sont eux-mêmes ensuite multipliés par leurs biomasses respectives (biomasse de l'épigée, de l'hyogée ou des épiphytes) pour obtenir les variations par unité de temps de la variable "oxygène" (en $\text{gO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$).

Tableau II.2: Paramètres utilisés dans le modèle de production primaire. sd = sans dimension, références: 1, AUBY (communication personnelle) ; 2, PLUS *et al.* (soumis) ; 3, PÉREZ-LLORENS et NIELL (1993) ; 4, CHAPELLE *et al.* (2000) ; 5, FONG et HARWELL (1994) ; 6, VARLET-GRANCHET *et al.* (1993) ; 7, CLAVIER *et al.* (1994) ; cal, estimé par calibration.

	<i>PARAMETRES</i>	<i>VALEURS</i>	<i>UNITES</i>	<i>REFERENCES</i>
$\Theta_{P_{max}}$	vitesse d'augmentation de la production maximale avec la température	0,0265	$gO_2.mmolC^{-1}.^{\circ}C^{-1}.j^{-1}$	1, cal
$P_{max}^{0^{\circ}C}$	production maximale théorique à 0°C	-0,0467	$gO_2.mmolC^{-1}.j^{-1}$	1, cal
K_{LAI}	coefficient de conversion LAI/biomasse foliaire	0,000864	$m^2.mmolC^{-1}$	2, 3
K_1	coefficient d'extinction verticale due à la colonne d'eau	0,4	m^{-1}	4
K_2	coefficient d'extinction dû aux épiphytes	4,8	sd	5
K_3	coefficient d'absorption lié aux propriétés optiques et géométriques du couvert végétal	0,6	sd	6, 3
I_{kmax}	intensité lumineuse maximale de saturation	80	$W.m^{-2}$	1
I_{kmin}	intensité lumineuse minimale de saturation	35	$W.m^{-2}$	1
j	jour julien	variable	sd	
Θ_{LR}	vitesse d'augmentation de la respiration des feuilles avec la température	0,000045	$gO_2.mmolC^{-1}.^{\circ}C^{-1}.j^{-1}$	1, cal
$LR_{0^{\circ}C}$	respiration théorique des feuilles à 0°C	0,00059	$gO_2.mmolC^{-1}.j^{-1}$	1, cal
Θ_{RR}	vitesse d'augmentation de la respiration de l'hypogée avec la température	0,000014	$gO_2.mmolC^{-1}.^{\circ}C^{-1}.j^{-1}$	1, cal
$RR_{0^{\circ}C}$	respiration théorique des parties souterraines à 0°C	0,000147	$gO_2.mmolC^{-1}.j^{-1}$	1, cal
$ER_{20^{\circ}C}$	respiration théorique des épiphytes à 20°C	0,00176	$gO_2.mmolC^{-1}.j^{-1}$	4, cal
ω	quotient photosynthétique	1,1	$molO_2.molC^{-1}$	7

Le pas de temps maximum utilisé est de 0,001 j et l'intégration temporelle est réalisée grâce au logiciel ELISE (MENESGUEN, 1990) qui utilise la méthode de Runge Kutta d'ordre 4 à pas variable. Les simulations sont lancées sur toute la durée d'expérimentation, soit environ 3 heures (variable selon les manipulations).

II.2.4 Calibration du modèle

Les mesures des capacités photosynthétiques des *Zostera noltii* de la lagune de Thau réalisées par AUBY (communication personnelle) ainsi que les campagnes de mesures *in situ* de la production et de la respiration d'herbiers les 4 et 5 juillet 1996, ont permis la calibration du modèle (figures II.1 et II.2).

En ce qui concerne les mesures réalisées sur le terrain avec les cloches benthiques, l'attention a été portée sur le début de l'expérience de façon à s'affranchir des problèmes causés par le confinement. En effet, une baisse ou une hausse trop importante de la concentration en oxygène dissous dans les enceintes pouvant entraîner des adaptations du métabolisme (DROMGOOLE, 1978), la calibration a été réalisée systématiquement sur le début des expériences avant l'apparition de ces dernières (survenant en général après une heure et demie de mesure, voir section I, chapitre 1).

Une fois la calibration réalisée, tous les paramètres ont été maintenus constants pour les simulations aux autres saisons. L'ensemble des paramètres utilisés lors de ces simulations est repris dans le tableau II.2.

Tableau II.3: Taux de respiration ($\text{mgO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) d'herbiers à *Zostera noltii* simulés (sim.) et mesurés (mes.), et indices de comparaison (IC) obtenus à chacune des quatre saisons. Les moyennes (n = 3) sont données avec leurs intervalles de confiance au risque de 5 %.

respiration ($\text{mgO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)															
8 avril 1997			9 avril 1997			20 août 1997			21 août 1997						
mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC				
4	-112,6	-169,4	0,50	1	-43,7	-210,9	3,83	1	-483,7	-444,4	-0,08	4	-439,4	-553,7	0,26
5	-125,0	-199,1	0,59	2	-121,2	-174,3	0,44	2	-437,2	-471,3	0,08	5	-314,5	-424,3	0,35
6	-121,4	-160,7	0,32	3	-97,12	-138,8	0,43	3	-363,3	-395,1	0,09	6	-394,3	-410,8	0,04
moy.	-119,6	-176,4	0,47		-87,3	-174,6	1,56		-428,1	-436,9	0,03		-382,8	-462,9	0,22
e. s. (5%)	7,2	22,8	0,15		44,9	40,8	2,22		68,7	43,7	0,11		71,6	89,3	0,18
29 octobre 1997			30 octobre 1997			25 février 1998			26 février 1998						
mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC				
4	-76,9	-140,9	0,83	1	-134,7	-120,6	-0,11	4	-72,6	-75,5	0,04	1	-63,1	-59,8	-0,05
5	-71,9	-125,4	0,74	2	-65,0	-85,8	0,32	5	-42,3	-32,9	-0,22	2	-90,9	-55,6	-0,39
6	-111,9	-76,8	-0,31	3	-52,5	-93,9	0,79	6	-69,4	-33,0	-0,52	3	-63,6	-65,0	0,02
moy.	-86,9	-114,4	0,42		-84,1	-100,1	0,33		-61,4	-47,1	-0,24		-72,5	-60,1	-0,14
e. s. (5%)	24,7	37,8	0,72		50,1	20,6	0,51		18,9	27,8	0,32		18,0	5,3	0,25

Tableau II.4: Taux de production nette ($\text{mgO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) d'herbiers à *Zostera noltii* simulés (sim.) et mesurés (mes.), et indices de comparaison (IC) obtenus à chacune des quatre saisons. Les moyennes (n = 3) sont données avec leurs intervalles de confiance au risque de 5 %.

production nette ($\text{mgO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)															
8 avril 1997			9 avril 1997			20 août 1997			21 août 1997						
mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC				
1	260,9	207,1	-0,21	4	250,5	285,1	0,14	4	195,1	847,0	3,34	1	234,0	595,0	1,54
2	232,1	267,1	0,15	5	262,0	245,3	-0,06	5	233,5	874,0	2,74	2	195,2	248,7	0,27
3	179,5	298,5	0,66	6	272,0	292,4	0,08	6				3	188,9	656,0	2,47
moy.	224,1	257,5	0,20		261,5	274,3	0,05		214,3	860,5	3,04		206,0	499,9	1,43
e. s. (5%)	46,7	52,6	0,49		12,2	28,7	0,12		30,7	21,6	0,59		27,6	248,6	1,25
29 octobre 1997			30 octobre 1997			25 février 1998			26 février 1998						
mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC	mes.	sim.	IC				
1	189,7	161,7	-0,15	4	479,3	577,4	0,21	1	313,8	145,0	-0,54	4	354,7	293,0	-0,17
2	159,2	157,3	-0,01	5	458,7	544,6	0,19	2	317,5	130,2	-0,59	5	274,9	131,1	-0,52
3	250,8	140,5	-0,44	6	370,6	480,3	0,30	3	227,1	150,0	-0,34	6	238,7	173,8	-0,27
moy.	199,9	153,2	-0,20		436,2	534,1	0,23		286,1	141,7	-0,49		289,4	199,3	-0,32
e. s. (5%)	52,8	12,6	0,25		65,4	55,9	0,07		57,9	11,6	0,15		67,2	94,9	0,2

II.2.5 Résultats du modèle de production primaire et validation

Les figures A1.1 à A1.8 (se reporter à l'annexe 1) présentent les résultats des simulations aux quatre saisons pour la variable "oxygène dissous" dans la boîte d'eau ainsi que les variations de lumière au niveau des herbiers.

Afin de valider le modèle, nous avons choisi de calculer un indice rendant compte des écarts existant entre les résultats du modèle et les mesures, et qui puisse être comparé d'une simulation à une autre: l'indice de comparaison IC résulte du rapport entre l'écart des pentes simulées et calculées sur la première heure et demie et les donnée mesurées¹:

$$IC = \frac{X_{sim} - X_{mes}}{X_{mes}}$$

avec $\begin{cases} X_{sim} : \text{respiration ou production nette simulée (mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}) \\ X_{mes} : \text{respiration ou production nette mesurée (mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}) \end{cases}$

Le signe de l'indice exprimera donc soit une sous-estimation du modèle (si IC est négatif) soit une surestimation du modèle (si IC est positif). Plus il est proche de zéro et meilleures sont les simulations. Les tableaux II.3 et II.4 présentent les résultats des calculs effectués.

- La respiration des herbiers isolés à l'intérieur des cloches obscures semble dans l'ensemble bien reproduite. L'observation des indices de comparaison montre que les écarts entre simulations et mesures dépassent 50 % dans un cas sur quatre. Les meilleures simulations sont celles des mois d'août 1997 et de février 1998 avec des IC moyens sur les deux jours de, respectivement, $0,12 \pm 0,13$ et $-0,19 \pm 0,19$. Le mauvais résultat du 9 avril 1997 est à tempérer aux vues des résultats cloche par cloche. En effet, le taux de respiration mesuré dans la cloche n°1 ($-43,7$

¹ Exception faite des cloches claires du 21 août 1997, date à laquelle les calculs ont été réalisés, faute de production durant la première heure et demie, sur les pentes de fin d'expérience.

mgO₂.m⁻².h⁻¹) est étonnamment faible au regard des biomasses présentes dans cette dernière (plus forte biomasse végétale des six enceintes avec 23,5 gPS) et par comparaison avec les respirations observées dans les cloches 2 et 3. Plus qu'une faiblesse du modèle, l'hypothèse d'une étanchéité imparfaite de la cloche pourrait être avancée. Les simulations du mois d'octobre sont d'autre part légèrement moins bonnes que celles des autres saisons (IC moyen sur les deux jours de $0,46 \pm 0,49$). Il faut noter par ailleurs, que le modèle a tendance à surestimer les taux de respiration à trois des quatre saisons étudiées. Seul le mois de février 1998, où la température de l'eau était somme toute douce pour la saison (9 et 9,6 °C), présente une sous-estimation de l'ordre de 20 % des taux de respiration calculés par le modèle.

- Les productions nettes simulées sont de même très proches de celles mesurées *in situ*, à l'exception de la campagne d'août 1997. En effet, si les indices de comparaison restent très bons en avril et octobre 1997, avec des IC moyens sur deux jours égaux à, respectivement, $0,13 \pm 0,23$ et $0,02 \pm 0,22$, et satisfaisant en février 1998 avec un IC moyen de $-0,41 \pm 0,13$, en revanche les taux de production calculés par le modèle pour les 20 et 21 août 1997 sont très largement surestimés. Il n'est cependant pas surprenant que le modèle calcule de forts taux de production à cette saison compte tenu des conditions très favorables de lumière et de température (se reporter aux figures A1.3 et A1.4 et à la description des conditions environnementales, section I, chapitre 1), il semble donc qu'un facteur de limitation de la production manque réellement au modèle. On notera par ailleurs que, de la même façon que pour la respiration, les taux de productions calculés au mois de février sont inférieurs à ceux constatés sur le terrain. Cette

sous-estimation est de l'ordre de 40 % et reste donc toutefois relativement modérée.

II.2.6 Discussion

D'une manière générale le modèle reproduit de façon relativement satisfaisante les respirations observées à toutes les saisons, ainsi que les productions exception faite des mesures des 20 et 21 août 1997. Cependant, les quelques points suivants méritent d'être discutés.

L'observation de la figure A1.6, permet de noter en particulier, dans la seconde partie de l'expérimentation, une différence plus grande entre simulations et mesures que celle qui apparaît grâce au seul indice IC, calculé pour sa part sur le début d'expérience. Néanmoins une explication semble pouvoir être considérée pour l'expliquer. La production des herbiers est telle à faible profondeur que bien souvent les niveaux de sursaturation de l'eau en oxygène sont très élevés, induisant un dégagement d'oxygène directement sous forme gazeuse. Il n'est pas rare de constater alors de véritables rideaux de petites bulles d'oxygène remontant vers la surface (observations personnelles). Le 30 octobre 1997, la sursaturation de l'eau en oxygène a atteint près de 300 % et la présence de volumes importants d'oxygène gazeux a été notée sur les parois des trois cloches benthiques transparentes. Cet oxygène non pris en compte par les sondes YSI, explique peut-être l'apparente baisse de production en fin d'expérience, alors que les niveaux de lumière étaient encore relativement élevés (éclairage utile à la photosynthèse supérieur à 100 W.m^{-2} au niveau des herbiers). Cette remarque est aussi valable pour les expérimentations d'août 1997, où la solubilité de l'oxygène dans l'eau à des températures élevées est encore plus faible.

Il est nécessaire de rappeler aussi que les processus modélisés sont ceux issus d'écosystèmes complexes composés des compartiments connexes suivants: la colonne d'eau et le plancton en suspension, l'herbier à zostères ainsi que l'ensemble des épiphytes présents sur les feuilles, le microphytobenthos et le sédiment sous-jacent.

Le métabolisme du sédiment (la minéralisation benthique et la dénitrification en particulier) ainsi que les processus liés au cycle de l'oxygène et se situant dans la colonne d'eau (la photosynthèse et la respiration du plancton, la minéralisation de la matière organique) sont déjà pris en compte dans le modèle biologique de CHAPELLE *et al.* (2000) auquel sont couplées les équations liées aux zostères. Si l'on considère le fait que les épiphytes végétaux font, en ce qui les concernent, partie du modèle "zostère" en tant que variable d'état à part entière, le microphytobenthos reste le seul compartiment autotrophe, c'est à dire à la fois producteur et consommateur, non pris en compte par le modèle biologique global. Cependant, on peut penser que la production du microphytobenthos présent sous les herbiers reste relativement faible comparée à celle des phanérogames. En effet PLANTE-CUNY *et al.* (1998) notent des productions brutes sur les sédiments de la lagune de Thau uniquement couverts par du microphytobenthos environ douze fois inférieures à celles mesurées sur des sédiments couverts par des macrophytes (macro algues et phanérogames).

Toutefois si la contribution du microphytobenthos à la production d'un herbier à phanérogames semble pouvoir être négligée, dans le futur et dans la mesure où l'on voudra avoir un modèle de la production végétale à l'échelle de la lagune, un sous-modèle de production microphytobenthique devra être développé et intégré au modèle existant. De la même façon l'impact du zoobenthos tant au niveau du cycle de l'oxygène (respiration) qu'au niveau de celui de l'azote (excrétion azotée, mortalité et passage dans le compartiment détritique), reste négligé pour l'instant.

Les simulations effectuées sur les données du mois de février 1998, bien que globalement bien représentatives (voir indices de comparaisons, tableau II.4), sous-estiment systématiquement les taux de production mesurés pour ces herbiers. Il apparaît donc que les faibles températures, 9 et 9,6 °C relevés à cette période, n'empêchent pas de fortes productions lorsque la lumière est suffisante. A l'inverse, il apparaît que les surestimations du modèle correspondent aux mesures réalisées à hautes températures (juillet 1996 et août 1997). Une nouvelle formulation de l'impact de la température sur la production, ainsi que sur la respiration d'ailleurs, pourrait donc peut-être encore améliorer les simulations. Il serait éventuellement utile de tester des fonctions de type exponentiel (classiquement utilisées en modélisation biologique) plutôt que linéaires (voir tableau II.1).

Les productions simulées les plus mauvaises ont été obtenues pour les dates des 20 et 21 août 1997 où l'on note une forte surestimation. Un ou plusieurs facteurs de limitation non considérés par le modèle semble donc être à l'origine des faibles productions observées – elles sont en moyenne de $214,3 \pm 30,7 \text{ mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ le 20 août et de $206 \pm 27,6 \text{ mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ le 21 août alors qu'on note des productions moyennes de $436,2 \text{ mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ en octobre et de $289,4$ en février –. Comme nous l'avons mentionné précédemment (section I, chapitre 1), il semble que les teneurs en azote dans les tissus foliaires de l'espèce *Zostera noltii* dans la lagune de Thau passent par un minimum en été (voir tableau I.3 et LAUGIER, 1998), ce qui plaiderait en faveur d'une limitation par l'azote pendant cette période. Plusieurs auteurs ont démontré que la capacité des phanérogames à maintenir des productions importantes durant les périodes où les ressources en sels nutritifs sont faibles, était due à leur capacité de stockage de l'azote et aux mécanismes de ré allocation et de redistribution des réserves (ZIMMERMAN *et al.* 1987, SAND-JENSEN et BORUM, 1991, PERDERSEN et BORUM 1992 et 1993,). Une solution pourrait donc être de prendre en compte les quotas internes des feuilles et des parties souterraines dans le modèle, afin de connaître à chaque instant les conditions dans lesquelles

se trouvent ces réserves, de pouvoir éventuellement considérer les mécanismes de redistribution interne de l'azote, afin de tester l'hypothèse d'une éventuelle limitation par l'azote.

L'apport et la dynamique des nutriments dans la lagune de Thau sont gouvernés par les entrées d'eau douce, dues aux précipitations sur son bassin versant, par leur utilisation par le phytoplancton, par les effluents domestiques et par le recyclage interne (à l'intérieur des sédiments essentiellement). Les travaux de PICOT *et al.* (1990) ont montré que les variations saisonnières du phosphore total de la lagune restaient faibles comparées à celles de l'azote total, et que ces dernières étaient corrélées aux variations de biomasses du phytoplancton. Ils ont pu ainsi déterminer l'azote comme élément limitant de la croissance phytoplanctonique dans l'étang de Thau. C'est pourquoi les modèles développés par BACHER et CHAPELLE (1999) et CHAPELLE *et al.* (2000) ont été construits sur la base du cycle de l'azote. Les travaux précédents ainsi que l'observation des teneurs tissulaires en phosphore des zostères de la lagune (tableau III.6 et LAUGIER, 1998) permettent donc d'écarter l'hypothèse d'une limitation par le phosphore de la production primaire estivale des herbiers à zostères. Dans leur revue sur le métabolisme des nutriments chez les phanérogames, TOUCHETTE et BURKHOLDER (2000) établissent que d'une manière générale, les phanérogames sont considérées limitées par l'azote dans les zones de sédiment sableux ou vaseux alors qu'une limitation par le phosphore intervient sur les herbiers des zones où le sédiment est riche en carbonates, soit principalement dans les régions tropicales et sub-tropicales.

En résumé:

Si les simulations présentées et les comparaisons entre ces dernières et les mesures *in situ* ont apporté d'une part une validation solide du modèle de production primaire des herbiers à *Zostera noltii* de la lagune de Thau, elles ont permis d'autre part de

souligner ses points forts et ses points faibles, de façon à pouvoir envisager de façon objective des simulations à des échelles de temps très supérieures (saison, année, ...).

La limitation par l'azote semble être l'amélioration la plus importante à apporter au modèle dans un premier temps. Cependant, plus qu'une limitation directe de la production primaire par les concentrations dans la colonne d'eau (comme il est souvent le cas dans les modèles de production phytoplanctonique), le perfectionnement du modèle devra passer par la prise en considération des quotas internes en azote, et ainsi des éventuels stockages survenant à certaines périodes de l'année.

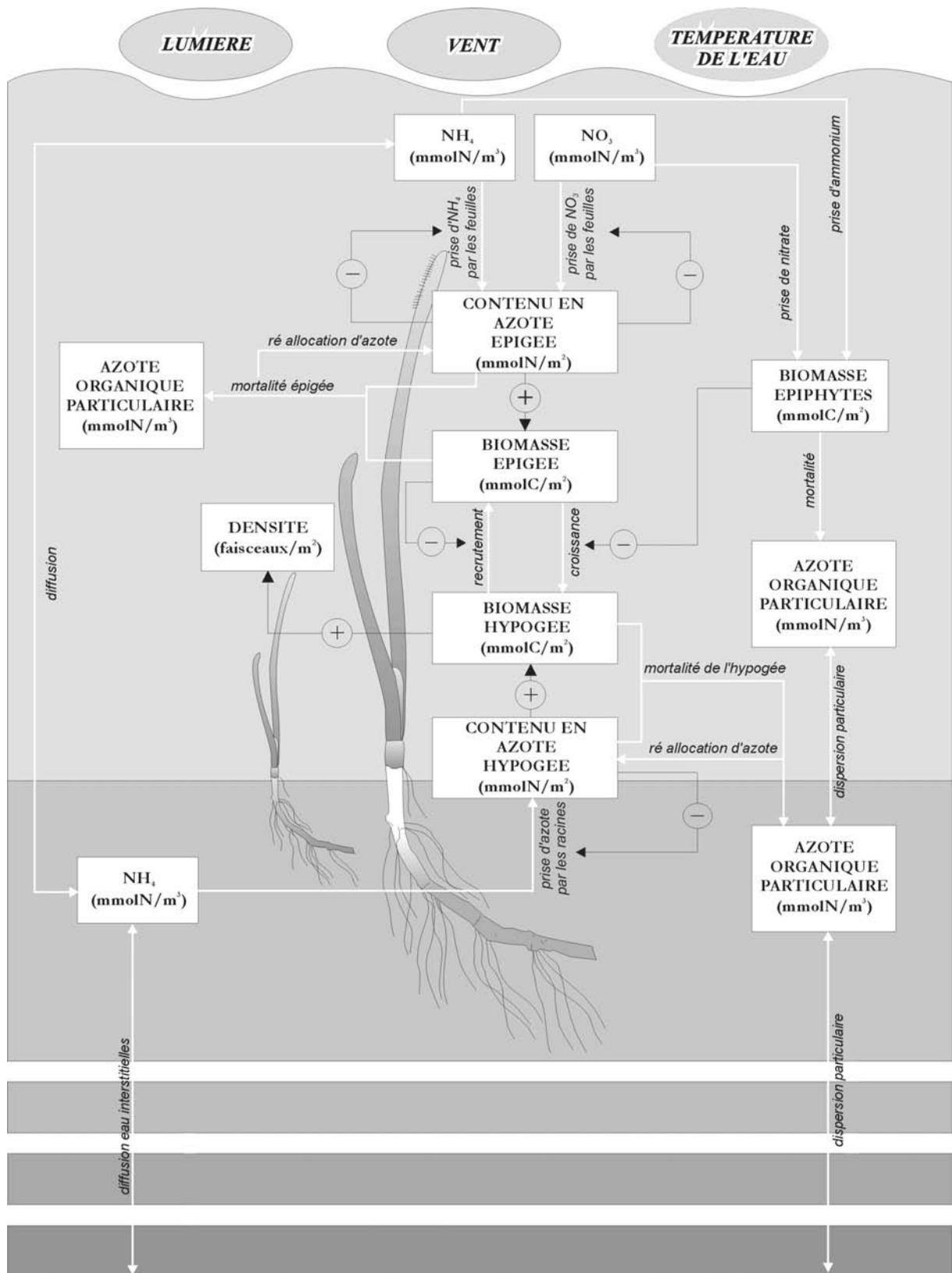


Figure II.3: Schéma conceptuel du modèle MEZO-1D. Les variables d'état sont encadrées sur fond blanc, les variables forçantes sont entourées sur fond gris, les flèches blanches matérialisent les flux de matière, et sont chacune liée à un processus, et les flèches noires expriment les facteurs de limitation des processus.

II.3 Prise en compte du cycle de l'azote: Description du modèle à quotas MEZO-1D

Le modèle décrit dans ce chapitre doit être considéré comme une prolongation du modèle de production primaire. Toutes les équations de processus se rapportant à la variable d'état "O₂" sont décrites dans le chapitre II.1 et les tableaux II.1 et II.2 et restent inchangées dans le nouveau modèle. Cependant une fonction de limitation par le contenu en azote des feuilles est ajoutée au calcul de la production primaire de façon à suivre les conclusions du chapitre précédent. Nous avons vu, en effet, l'importance que revêt la prise en compte du cycle de l'azote, quand l'objectif est de construire un modèle d'écosystème à zostères (ci-après désigné MEZO-1D) de façon à pouvoir simuler les variations saisonnières d'un herbier.

Les modèles développés (pour l'espèce *Zostera marina*) par VERHAGEN et NIENHUIS (1983), ZIMMERMAN *et al.* (1987), BACH (1993) et plus récemment ceux de VAN LENT (1995) et de BOCCI *et al.* (1997) ont servi de base au modèle détaillé dans ce travail.

II.3.1 Schéma conceptuel

Le schéma conceptuel du modèle est présenté sur la figure II.3. Les flux de matière sont exprimés en terme d'azote dans le modèle de façon à pouvoir s'intégrer parfaitement au modèle de CHAPELLE *et al.* (2000). Toutefois les variables d'état représentant les biomasses des feuilles (épigée), des parties souterraines (hypogée) et des épiphytes sont exprimées en mmolC.m⁻², d'autre part, la densité des faisceaux dans l'herbier est considérée comme une variable d'état à part entière (unité: nb de faisceaux.m⁻²). Cette dernière permet d'avoir une

Tableau II-5: Liste des processus utilisés dans le modèle MEZO-1D. sd = sans dimension. Références: 1, VAN LENT (1995) ; 2, VERHAGEN et NIENHUIS (1983) ; 3, BACH (1993) ; 4, BOCCI *et al.* (1997) ; 5, ZIMMERMAN *et al.* (1987) ; tent = tentative.

PROCESSUS		EQUATIONS	REFERENCES
Croissance des zostères			
TG	taux de croissance net total (mmolC.m ⁻² .j ⁻¹)	$\begin{cases} TG = [Ptot \times f_3(LN) - (LR + RR)] \times \frac{LB \times 1000}{32 \times \omega} \\ TG = 0 \quad \text{si } TG < 0 \end{cases}$	1
f ₃ (LN)	fonction de limitation par l'azote des feuilles (sd)	$f_3(LN) = LN_{sat}^{\epsilon_1}$	1
LN _{sat}	saturation du quota en azote des feuilles (sd)	$LN_{sat} = \frac{LN_{quot} - LN_{quot\ min}}{LN_{quot\ max} - LN_{quot\ min}}$	1
LN _{quot}	quota en azote des feuilles (mmolN.mmolC ⁻¹)	$LN_{quot} = \frac{LN}{LB}$	1
RGR	taux de croissance de l'hypogée (mmolC.m ⁻² .j ⁻¹)	$RGR = TG \times f_4(RN) \times K$	1, 2, 3
f ₄ (RN)	fonction de limitation par l'azote de l'hypogée (sd)	$f_4(RN) = RN_{sat}^{\epsilon_2}$	1
RN _{sat}	saturation du quota en azote de l'hypogée (sd)	$RN_{sat} = \frac{RN_{quot} - RN_{quot\ min}}{RN_{quot\ max} - RN_{quot\ min}}$	1
RN _{quot}	quota en azote de l'hypogée (mmolN.mmolC ⁻¹)	$RN_{quot} = \frac{RN}{RB}$	1
LGR	Taux de croissance de l'épiguée (mmolC.m ⁻² .j ⁻¹)	$LGR = TG - RGR$	1
Dynamique de l'azote			
LABS _{NH₄}	absorption d'ammonium par les feuilles (mmolN.mmolC ⁻¹ .j ⁻¹)	$LABS_{NH_4} = LV_m \times \frac{NH_4}{(NH_4 + K_L)} \times (1 - LN_{sat})^{\delta_1}$	1, 4, 5
LABS _{NO₃}	absorption de nitrates par les feuilles (mmolN.mmolC ⁻¹ .j ⁻¹)	$LABS_{NO_3} = LV_m \times \frac{NO_3}{(NO_3 + K_L)} \times (1 - LN_{sat})^{\delta_1}$	1, 4, 5
RABS _{NH₄}	absorption d'ammonium par les racines (mmolN.mmolC ⁻¹ .j ⁻¹)	$RABS_{NH_4} = RV_m \times \frac{NH_4}{(NH_4 + K_R)} \times (1 - RN_{sat})^{\delta_2}$	1, 4, 5
Δ _{sat}	écart de saturation épiguée-hypogée	$\Delta_{sat} = RN_{sat} - LN_{sat}$	tent.
L _{trans}	taux de transfert de carbone depuis les feuilles vers les rhizomes (mmolN.mmolC ⁻¹ .j ⁻¹)	$\begin{cases} \text{si } \Delta_{sat} > 0 \text{ et } LN_{sat} < 0,75 \text{ alors } \begin{cases} L_{trans} = 0 \\ R_{trans} = \Delta_{sat} \times \tau \end{cases} \\ \text{si } \Delta_{sat} < 0 \text{ et } RN_{sat} < 0,75 \text{ alors } \begin{cases} L_{trans} = \Delta_{sat} \times \tau \\ R_{trans} = 0 \end{cases} \end{cases}$	tent.
R _{trans}	taux de transfert de carbone depuis les rhizomes vers les feuilles (mmolN.mmolC ⁻¹ .j ⁻¹)	$\text{si } \Delta_{sat} = 0 \text{ alors } \begin{cases} L_{trans} = 0 \\ R_{trans} = 0 \end{cases}$	
LN _{red}	pourcentage d'azote redistribué à l'intérieur des feuilles (sd)	$\begin{cases} LN_{red} = \left[1 - \left(\frac{LN_{sat}}{S_{red}} \right)^2 \right] \times RED_{max} \\ LN_{red} = 0 \quad \text{si } LN_{sat} > S_{red} \end{cases}$	
RN _{red}	pourcentage d'azote redistribué à l'intérieur des rhizomes et des racines (sd)	$\begin{cases} RN_{red} = \left[1 - \left(\frac{RN_{sat}}{S_{red}} \right)^2 \right] \times RED_{max} \\ RN_{red} = 0 \quad \text{si } RN_{sat} > S_{red} \end{cases}$	tent.

bonne description de la morphologie de l'herbier tant au niveau de sa densité qu'au niveau de la hauteur moyenne des feuilles par exemple, obtenue en divisant la biomasse de l'épiguée par la densité. Les trois variables forçant le modèle sont la lumière, la vitesse du vent (par l'intermédiaire de l'agitation de l'eau) et la température de l'eau.

II.3.2 Description des processus élémentaires

La liste de tous les processus élémentaires est présentée dans les tableaux II.5 et II.5 (bis).

II.3.2.1 La croissance des zostères

La croissance totale des zostères, celle de l'hypogée plus celle de l'épiguée, est calculée sur la base de la production nette, issue du modèle de production primaire et affectée d'une fonction de limitation liée au quota interne en azote des feuilles. La transformation de la production nette, exprimée en terme d'oxygène, en croissance, exprimée en terme de carbone, est faite grâce à l'équation simplifiée de la photosynthèse corrigée du quotient photosynthétique (voir encadré II.2).

La croissance des parties souterraines est déterminée par la croissance totale des zostères, la part de carbone fixée par la photosynthèse qui est allouée à la biomasse souterraine et le quota interne en azote de l'hypogée. La croissance de l'épiguée résulte ensuite tout simplement de la différence entre la croissance totale et la croissance de l'hypogée.

Tableau II-5 (bis): Suite de la liste des processus utilisés dans le modèle MEZO-1D. sd = sans dimension.
Références: 1, VAN LENT (1995) ; 3, BACH (1993) ; 6, FONG et HARWELL (1994) ; tent. =tentative.

PROCESSUS		EQUATION	REFERENCES
Mortalité			
LM	taux d'arrachage des feuilles (j^{-1})	$LM = LMR_{20^{\circ}C} \times f_5(t) + f_6(v)$	1, 3, tent.
$f_5(t)$	fonction de limitation de la mortalité des feuilles par la température (sd)	$f_5(t) = \Theta_{LM}^{(t-20)}$	1, 3
$f_6(v)$	fonction d'arrachage des feuilles liée à l'agitation de l'eau due au vent (j^{-1})	$f_6(v) = LMR_v \times \frac{V_{vent}}{10} \times e^{(-K_4 \times D)}$	tent.
V_{vent} , D	vitesse du vent ($m.s^{-1}$) et profondeur (m)		
RM	Taux de sénescence de l'hypogée (j^{-1})	$RM = RMR_{20^{\circ}C} \times f_5(t)$	1
Recrutement			
REC	taux de recrutement des faisceaux de zostère (j^{-1})	$REC = REC_{max} \times f_7(t) \times f_8(LB) \times f_9(RB)$	1, tent.
$f_7(t)$	fonction de limitation du recrutement par la température (sd)	$\begin{cases} f_7(t) = 0 & \text{si } t < 5^{\circ}C \\ f_7(t) = \Theta_{REC}^{(t-12)} & \text{si } 5^{\circ}C \leq t \leq 22^{\circ}C \\ f_7(t) = 2,8 & \text{si } t > 22^{\circ}C \end{cases}$	tent.
$f_8(LB)$	fonction de limitation du recrutement due à l'ombrage provoqué par les feuilles (sd)	$\begin{cases} f_8(LB) = 0 & \text{si } lum_{fond} < 10 W.m^{-2} \text{ sinon :} \\ f_8(LB) = \frac{(lum_{fond} - 10)}{(lum_{fond} - 10) + K_{rec1}} & \end{cases}$	tent.
$f_9(RB)$	fonction de limitation du recrutement lié à la biomasse souterraine (sd)	$f_9(RB) = \frac{RB}{(RB + K_{rec2})}$	tent.
Croissance des épiphytes			
EGR	taux de croissance des épiphytes (j^{-1})	$EGR = EGR_{max} \times f_{10}(l) \times f_{11}(t) \times f_{12}(N) \times f_{13}(LG)$	6, tent.
$f_{10}(l)$	fonction de limitation par la lumière (sd)	$f_{10}(l) = \tanh \left(\frac{Q_{can}}{I_{k2}} \frac{f_1(E)}{I_{k2}} \right)$	tent.
$f_{11}(t)$	fonction de limitation par la température (sd)	$\begin{cases} f_{11}(t) = 0 & \text{si } t < 10^{\circ}C \\ f_{11}(t) = \Theta_E^{(t-20)} & \text{si } 10^{\circ}C \leq t \leq 27^{\circ}C \\ f_{11}(t) = 2 & \text{si } t > 27^{\circ}C \end{cases}$	tent.
$f_{12}(N)$	fonction de limitation par l'azote inorganique dissous (sd)	$f_{12}(N) = \frac{(NH_4 W + NO_3 W)}{(NH_4 W + NO_3 W) + K_E}$	6, tent.
$f_{13}(LG)$	fonction de limitation par le taux de croissance des feuilles de zostères (sd)	$f_{13}(LG) = 1 - \left(\frac{\frac{LGR}{LB}}{\frac{LGR}{LB} + K_{LGR}} \right)$	tent.
Mortalité des épiphytes			
EM	mortalité des épiphytes	$EM = LM$	tent.

II.3.2.2 La dynamique de l'azote

L'azote inorganique dissous est présent sous deux formes dans le modèle: ammonium et nitrates. Cependant comme les concentrations en nitrate restent très faibles dans le sédiment, en raison des forts taux de réduction en conditions anoxiques, la prise d'azote par les racines des zostères ne concernera que l'ammonium. A l'inverse, dans la colonne d'eau, les deux formes d'azote sont susceptibles d'être pompées par les feuilles des zostères. Le pompage d'azote par les feuilles comme celui effectué par les racines est défini dans le modèle par les concentrations en azote du milieu extérieur et les quotas internes relatifs aux bornes minimum et maximum de ces derniers – *i. e.*, le degré de saturation des quotas par rapport aux bornes fixées –.

Par ailleurs, comme nous avons pu déjà le souligner, les phanérogames sont reconnues comme étant bien adaptées pour résister aux environnements pauvres en sels nutritifs (ZIMMERMAN *et al.*, 1987, PEDERSEN et BORUM, 1992 et 1993). Des mécanismes permettant les transferts d'azote par exemple entre feuilles et racines, ainsi que la redistribution de l'azote depuis les vieux tissus à faible croissance vers les tissus jeunes à forte croissance, jouent en grand rôle semble-t-il dans le bilan azoté de la plante. Ainsi, PEDERSEN et BORUM (1993) estiment à 27 % la contribution du recyclage interne aux besoins annuels en azote. Le modèle prend en compte ces mécanismes: la différence de degré de saturation en azote entre les feuilles et les parties souterraines détermine le sens et la vitesse du transfert entre les deux parties ; la redistribution d'azote des vieux tissus vers les jeunes tissus, dépend pour sa part du degré de saturation en azote du tissu considéré – épigée ou hypogée –, et il agit comme un coefficient réduisant la perte de l'azote due à la mortalité. Le coefficient maximum de redistribution est considéré dans le modèle comme égal pour l'épigée et l'hypogée (voir tableau II.5) et un seuil pour le degré de saturation est fixé au-dessus

Encadré II.2: Les quotients métaboliques: quotient photosynthétique et quotient respiratoire

"La mesure des transferts de carbone organique entre les compartiments fonctionnels des réseaux trophiques est un élément nécessaire à l'estimation des flux d'énergie dans les écosystèmes marins. Ces flux sont souvent mesurés par les échanges de gaz carbonique, qui sont à la fois le produit ultime de la dégradation aérobie et anaérobie de la matière organique et la source de carbone pour l'élaboration des tissus végétaux." (CLAVIER *et al.*, 1994).

Dans le milieu naturel, les mesures des flux d'oxygène sont plus aisées que les mesures de flux de gaz carbonique, les quotients métaboliques permettent donc de passer de l'un à l'autre facilement.

Le **quotient photosynthétique** (QP) d'une plante est défini comme le taux de production d'oxygène divisé par le taux de consommation de dioxyde de carbone (BURRIS, 1981). A l'inverse, au cours de la respiration, on définira le **quotient respiratoire** (QR) comme étant le taux de consommation d'oxygène divisé par le taux de production de dioxyde de carbone.

Habituellement, le quotient photosynthétique est basé sur l'équation générale simplifiée de la photosynthèse ($6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$) qui permet d'estimer qu'une mole d'oxygène est produite pour chaque mole de dioxyde de carbone fixée, et d'en déduire un quotient photosynthétique égal à 1. Cette estimation n'est cependant pas tout à fait juste si l'on considère: 1) que les seuls produits de la photosynthèse ne sont pas des carbohydrates mais que d'autres produits, tels que des composés plus réduits (lipides, $\text{QP} > 1$) ou des composés plus oxydés (acides organiques, $\text{QP} < 1$), sont aussi synthétisés ; et 2) que la photorespiration, favorisée par de fortes concentrations en oxygène, induit une baisse du quotient photosynthétique (BURRIS, 1981, ROSENBERG *et al.*, 1989). Le quotient photosynthétique n'est donc pas constant et peut subir des variations liées aux conditions environnementales ou à des impératifs métaboliques. Néanmoins, on trouve dans la littérature, des valeurs communément admises, allant de 1,1 à 1,3 pour le phytoplancton (RYTHER, 1956), 1,03 pour un écosystème benthique tropical groupant les activités photosynthétiques des macrophytes, des microphytes et d'algues symbiotiques (CLAVIER *et al.*, 1994), ...

Le quotient respiratoire est pour sa part, comme le font remarquer CLAVIER *et al.* (1994) dans le cas d'un écosystème benthique, un paramètre lié à des processus biogéochimiques multiples, *i.e.* les mécanismes de respiration aérobie et anaérobie, ceux d'oxydation des produits de la respiration anaérobie dissous et parvenant aux couches oxiqes du sédiment, etc. Un quotient respiratoire proche de 1 restera cependant révélateur d'un état d'équilibre entre les composés solubles et liés de la matière réduite alors qu'un quotient respiratoire supérieur à 1 indiquera une prédominance des processus anaérobies du sédiment (CLAVIER *et al.*, 1994, et références incluses).

duquel le taux de redistribution est nul (de façon à éviter que le quota ne finisse par dépasser le quota maximum).

II.3.2.3 La mortalité des feuilles

Deux types de pertes par mortalité sont définis et agissent sur les variables biomasse des feuilles, biomasse des rhizomes/racine et densité. D'une part la mortalité liée à la température, le processus normal de sénescence des tissus, et d'autre part la mortalité liée à l'arrachage de feuilles et de faisceaux entiers par l'agitation de l'eau due au vent, et n'intervenant donc qu'au niveau des variables "biomasse épigée" et "densité des faisceaux". L'amortissement des effets du vent avec la profondeur est calculé par une fonction exponentielle semblable à celles utilisées par VERHAGEN et NIENHUIS (1983) et VAN LENT (1995).

VAN LENT (1995), dans son modèle de croissance et de simulation des variations saisonnières de biomasse d'un herbier à *Zostera marina*, préconise d'ajouter une fonction de mortalité liée à la taille des feuilles, à la prédation par les oiseaux herbivores et au stress physique provoqué par les autres macroalgues. Cependant, d'une part la relation entre la taille des feuilles et la mortalité est loin d'être clairement établie dans la littérature, et d'autre part, dans le cas des herbiers à *Zostera noltii* de Thau, comme le signale LAUGIER (1998) pour un herbier du sud de la lagune, la taille moyenne des faisceaux varie relativement peu au cours de l'année. Il est par ailleurs probable que pour une espèce à larges feuilles comme *Z. marina*, offrant une résistance plus importante aux courants marins et aux vagues, la taille des faisceaux soit un élément important à considérer lors de l'étude des mécanismes d'arrachage des feuilles, et qu'à l'inverse pour une espèce à feuilles étroites comme *Z. noltii*, le paramètre de profondeur de l'herbier soit prépondérant. Dans ce travail, nous considérerons donc que

la taille des faisceaux n'a pas d'influence sur la mortalité due à l'arrachage. L'impact du broutage des oiseaux herbivores sur les herbiers à *Z. noltii* a fait l'objet d'études sur le bassin d'Arcachon (AUBY, 1991), sur la réserve de Lindisfarne au nord-est de l'Angleterre (PERCIVAL *et al.*, 1996) ou sur la mer de Wadden (JACOBS *et al.*, 1981), trois sites en milieu intertidal. Il semble que cet impact soit sensible localement, aux endroits où les colonies d'oies bernache cravant (*Branta bernicla hrota* ou *Branta bernicla bernicla*) et de canards (*Anas Acuta*, *A. platyrhynchos*, *A. penelope*) s'alimentent. Les herbiers de la lagune de Thau sont perpétuellement immergés et seuls les oiseaux capables de s'alimenter en plongée exercent donc une pression de broutage. Il y a une trentaine d'années une importante colonie de fuligules milouins (*Aythya ferina*) hivernait sur les étangs du Bagnas et de Thau, mais ces derniers ne sont à l'heure actuelle plus qu'un millier environ ne s'écartant que rarement de l'abri représenté par la Réserve Naturelle du Bagnas. Cette quasi-disparition est attribuée en grande partie à une chasse active et à une pêche traditionnelle qui consistait à caler des filets sur les zones d'alimentation de façon à "pêcher" les canards en plongée (GLEIZE, Réserve Naturelle du Bagnas, comm. pers.). On peut par ailleurs estimer que les dégâts provoqués sur les herbiers par les flamands roses (*Phoenicopterus ruber*) fouillant le sédiment pour s'alimenter reste limité en raison du faible nombre d'individus observés sur Thau, la plus profonde des lagunes Languedociennes. Le broutage serait donc surtout le fait d'invertébrés herbivores. Parmi ces derniers, l'oursin régulier *Paracentrotus lividus* (Lamarck) a déjà été reconnu responsable de la création de faciès de surpâturage dans l'infralittoral en Méditerranée (VERLAQUE et NEDELEC, 1983). Il semble cependant que les phanérogames marines ne soient pas consommées préférentiellement si l'on se réfère à l'étude *in situ* réalisée dans l'étang de Thau par SAN MARTIN (1987), qui a permis d'établir les *preferenda* alimentaires de *P. lividus*: on constate alors que ce

dernier préfère à *Z. marina* l'algue brune *Undaria pinnatifida*, l'algue rouge *Solieria chordalis* ou bien l'algue verte *Ulva sp.* Bien que les macrophytes soient peu abondants au sein des herbiers à zostères et que les espèces broutées soient en général liées aux abondances des espèces rencontrées (SAN MARTIN, 1987), nous ignorons dans le modèle la perte provoqué par le broutage des oursins. En ce qui concerne le stress physique dû aux macro algues, VAN LENT (1995) justifie sa prise en compte par le frottement induit par les algues libres se déplaçant avec les courants. Il est probable que VAN LENT (1995) ait voulu ajouter un facteur de mortalité supplémentaire englobant le stress physique provoqué par de grandes quantités d'algues dérivantes, de façon à pouvoir différencier l'étang de Veerse Meer, dessalé et eutrophe, de celui de Grevelingen, marin et mésotrophe, (VAN LENT et VERSCHUURE, 1994). Une fois de plus, compte tenu des faibles quantités algales observées dans et autour des herbiers à *Z. noltii* du sud de la lagune (observations personnelles, GERBAL et VERLAQUE, 1995, LAUGIER, 1999), il ne nous a pas paru nécessaire d'inclure ce facteur de mortalité dans le modèle.

Le processus de mortalité intervient en tant que perte pour les variables d'état biomasse des feuilles et densité, et en tant que source pour la variable azote organique particulaire.

II.3.2.4 La mortalité des rhizomes et des racines

Afin de prendre en compte le renouvellement des parties souterraines, un processus de sénescence, uniquement gouverné par la température, est imposé à la biomasse de l'hypogée. La fonction de contrôle par la température est une fonction exponentielle (VAN LENT, 1995) identique à celle utilisée pour la biomasse épigée. La sénescence des rhizomes et des racines alimente la réserve de matériel détritique

benthique représenté par la variable d'état "azote organique particulaire" dans le sédiment.

II.3.2.5 Le recrutement

Dans ce modèle, la reproduction sexuée n'est pas prise en considération. Cependant, si modéliser la floraison, l'émission de graines et leur germination est importante dans un modèle d'expansion d'herbier ou de colonisation de substrats nus, certains arguments permettent de penser que la seule prise en compte de la reproduction végétative (apparition de jeunes faisceaux issus des rhizomes rampants) suffit à expliquer les variations saisonnières d'un herbier déjà installé. Ainsi, LAUGIER (1998) explique que l'effort consacré par *Z. noltii* à la reproduction sexuée dans les zones où elle est dominante est pratiquement nul dans l'étang de Thau, de plus l'absence de rhizomes scorpioïde rencontrés (observations personnelles et LAUGIER *et al.*, 1999) confirment la difficulté qu'ont les graines à germer au sein des herbiers de Thau. La faible luminosité parvenant sous la canopée et des conditions de salinité élevées dans la lagune de Thau, peuvent être les causes d'un faible succès de la germination (LOQUES *et al.*, 1990, OLESEN et SAND-JENSEN, 1994).

L'apparition de nouveaux faisceaux au sein de l'herbier est contrôlée dans le modèle par les facteurs suivants: la température (VERHAGEN et NIENHUIS, 1983), la biomasse épigée (et l'auto-ombrage qu'elle provoque) et la biomasse hypogée (VAN LENT, 1995). Nous avons considéré le recrutement végétatif comme un transfert de matière depuis la biomasse des rhizomes vers la biomasse épigée. Ainsi, chaque nouveau faisceau apparaît avec une biomasse donnée, et représente un terme source pour les variables "biomasse des feuilles" et "densité" mais un terme de perte pour la variable "biomasse des rhizomes et des racines". C'est afin de ne pas épuiser totalement

la biomasse souterraine lors d'un recrutement intense qu'une limitation du recrutement par cette dernière intervient.

II.3.2.6 Les épiphytes

La lumière, la température et les concentrations en sels nutritifs sont en général considérées comme les facteurs contrôlant la dynamique des épiphytes (SHORT, 1980, BOROWITZKA et LETHBRIDGE, 1989, PHILIPPART, 1995 b, NELSON et WAALAND, 1997). Nous supposons que la population épiphytique est représentée seulement par des diatomées (AUBY, 1991 et références incluses) et que leur croissance est limitée par la lumière incidente, la température et la concentration en azote inorganique dissous de l'eau. De plus, pour tenir compte du renouvellement des feuilles, une quatrième fonction de limitation par la croissance des feuilles est imposée. En effet on observe que les jeunes feuilles à forte croissance sont bien souvent dépourvues d'épiphytes alors que les feuilles plus vieilles ne croissant plus en sont recouvertes.

Nous considérons que le stress physique dû aux courants s'applique autant sur les feuilles que sur les épiphytes et que les épiphytes emportés par l'arrachage des feuilles, passent de la même façon dans le compartiment détritique. Ainsi la mortalité est égale au taux de mortalité spécifique calculé pour les feuilles et multiplié par la biomasse des épiphytes.

L'absorption d'azote par le périphyton est calculée par transformation des gains de biomasse en terme d'azote, en utilisant le rapport molaire C:N égal à 9 défini par LIN *et al.* (1996). Aucune préférence dans une des deux formes d'azote inorganique dissous n'est prise en compte dans le modèle, et le pompage de chacune se fait au prorata des concentrations présentes dans le milieu.

Tableau II-6. Liste des variables d'état, unités de calcul et répartition dans le système de boîtes.

<i>VARIABLES D'ETAT</i>	<i>ABREVIATIONS</i>	<i>ETATS</i>	<i>UNITES DE CALCUL</i>	<i>DEFINITION DANS LES BOITES</i>			
				eau 1	séd. 2	séd. 3	séd. 4
ammonium	NH ₄	dissous	mmolN.m ⁻³	✓	✓	✓	✓
nitrate	NO ₃	dissous	mmolN.m ⁻³	✓	✓	✓	✓
azote organique détritique	Ndet	particulaire	mmolN.m ⁻³	✓	✓	✓	✓
biomasse épigée	LB	particulaire	mmolC.m ⁻²	✓			
contenu en azote de l'épigée	LN	particulaire	mmolN.m ⁻²	✓			
biomasse hypogée	RB	particulaire	mmolC.m ⁻²	✓			
contenu en azote de l'hypogée	RN	particulaire	mmolN.m ⁻²	✓			
densité des faisceaux	SD	particulaire	nb.m ⁻²	✓			
biomasse des épiphytes	EB	particulaire	mmolC.m ⁻²	✓			
oxygène	O ₂	dissous	g.m ⁻³	✓	✓	✓	✓

II.3.3 Caractéristiques géométriques du système et couplage au modèle de CHAPELLE et al. (2000)

La superposition des quatre boîtes décrites au chapitre II.1 est conservée dans le modèle MEZO-1D, cependant leurs volumes sont différents. En effet une colonne de section 10 m^2 est cette fois-ci modélisée, le volume de la boîte d'eau (boîte 1) étant donc défini par la profondeur de la colonne d'eau (1,4 m). En revanche, l'épaisseur des trois couches de sédiment reste de 0,5 cm (boîte 2), 1,5 cm (boîte 3) et 38 cm (boîte 4).

L'ensemble des processus liés aux phénomènes de minéralisation de la matière organique, de nitrification et de dénitrification ainsi que la ré aération de la colonne d'eau et les flux de diffusion entre boîtes sont calculés par le modèle de CHAPELLE *et al.* (2000) auquel sont couplées les équations de MEZO-1D. Toutefois la vitesse de dégradation de la matière organique détritique issue de la mortalité des zostères est reconnue comme un processus relativement lent (PELLIKAAN, 1984, AUBY, 1991). Ainsi BOURGUÈS *et al.* (1996) ont mesuré des taux de décomposition de détritits de *Z. noltii* au moins deux fois plus faibles que ceux de l'algue verte *Monostroma obscurum*. Dans le modèle de CHAPELLE *et al.* (2000) la matière organique détritique est issue uniquement (hors zones conchylicoles) de la mortalité du phytoplancton, du zooplancton et des faeces du zooplancton. Compte tenu de la petite taille des cellules planctoniques et du fait qu'un rapport surface sur volume important est un élément favorisant la colonisation par les bactéries et donc la décomposition (PELLIKAAN, 1982, BOURGUÈS *et al.*, 1996), il est probable que la différence de vitesse de dégradation entre zostères et cellules planctoniques soit encore supérieure. C'est pourquoi nous avons estimé que les processus de minéralisation des détritits de zostères seraient 5 fois plus lents que ceux utilisés dans le modèle de CHAPELLE *et al.* (2000).

Tableau II-7: Paramètres utilisés dans le modèle MEZO1D. sd = sans dimension, références: cal, calibration ; 1, VAN LENT (1995) ; 2, LAUGIER (1998) ; 3, présente étude (voir tableau I.3) ; 4, BACH (1993) ; 5, THURSBY et HARLIN (1982) ; 6, PEDERSEN et BORUM (1993) ; 7, VERHAGEN et NIENHUIS (1983) ; 8, FONG et HARWELL (1994) ; 9, CHAPELLE et al. (2000).

<i>PARAMETRES</i>		<i>VALEURS</i>	<i>UNITES</i>	<i>REFERENCES</i>
<i>Croissance des zostères</i>				
ε_1	coefficient pour la limitation par l'azote des feuilles	0,4	sd	1, cal
$LN_{quotmin}$	quota minimum des feuilles en azote	0,03	molN.molC ⁻¹	3
$LN_{quotmax}$	quota maximum des feuilles en azote	0,07	molN.molC ⁻¹	3
K	proportion de carbone transférée a l'hypogée	0,4	sd	1, 4, cal
ε_2	coefficient pour la limitation par l'azote des organes souterrains	1	sd	1, cal
$RN_{quotmin}$	quota en azote minimum de l'hypogée	0,01	molN.molC ⁻¹	3
$RN_{quotmax}$	quota en azote maximum de l'hypogée	0,05	molN.molC ⁻¹	3
<i>Dynamique de l'azote</i>				
LV_m	vitesse maximum d'absorption de l'azote par les feuilles	0,007	molN.molC ⁻¹ .j ⁻¹	5
K_L	coefficient de 1/2-saturation pour l'absorption d'azote par les feuilles	9,2	mmolN.m ⁻³	5
δ_1	coefficient pour la limitation de l'absorption d'azote par les feuilles	0,6	sd	cal
RV_m	vitesse maximum d'absorption de l'azote par les organes souterrains	0,0035	molN.molC ⁻¹ .j ⁻¹	5
K_R	coefficient de 1/2-saturation pour l'absorption d'ammonium par l'hypogée	104	mmolN.m ⁻³	5
δ_2	coefficient pour la limitation de l'absorption d'azote par les rhizomes et les racines	0,6	sd	cal
τ	vitesse de transfert de l'azote entre les feuilles et l'hypogée	0,1	molN.molC ⁻¹ .j ⁻¹	cal
S_{red}	seuil pour la redistribution interne d'azote	0,9	sd	cal
RED_{max}	taux de redistribution maximum	0,7	sd	6, cal
<i>Mortalité</i>				
$LMR_{20^\circ C}$	taux de mortalité maximum des feuilles à 20°C	0,025	j ⁻¹	1, cal
Θ_{LM}	coefficient d'augmentation de la mortalité avec la chaleur	1,1	sd	4, cal
LMR_v	coefficient d'arrachage des feuilles dû au vent	0,08	j ⁻¹	1, cal
K_4	coefficient de l'atténuation de l'effet du vent avec la profondeur	1,2	m ⁻¹	1, 7
$RMR_{20^\circ C}$	taux de mortalité maximum des organes souterrains à 20°C	0,025	j ⁻¹	1, cal
<i>Recrutement</i>				
REC_{max}	recrutement maximum théorique	0,039	j ⁻¹	2, cal
Θ_{REC}	coefficient d'augmentation du recrutement avec la chaleur	1,1	sd	4
SB_0	biomasse initiale de chaque nouveau faisceau	0,05	mmolC	1, 7, cal
K_{rec1}	coefficient de 1/2-saturation pour la lim. par la lumière	8	W.m ⁻²	cal
K_{rec2}	coefficient de 1/2-saturation pour la lim. par l'hypogée	10	gPS.m ⁻²	cal
<i>Croissance des épiphytes</i>				
EGR_{max}	croissance maximale	0,34	j ⁻¹	8, cal
I_{k2}	Intensité lumineuse de saturation	40	W.m ⁻²	9, cal
Θ_E	coefficient d'augmentation avec la chaleur	1,1	sd	9
K_E	coefficient de 1/2-saturation pour la lim. par l'azote	2	mmolN.m ⁻³	9
K_{LGR}	coefficient de 1/2-saturation de la limitation par le taux de croissance foliaire	0,1	j ⁻¹	cal

La biomasse phytoplanctonique n'est pas modélisée dans un premier temps en tant que variable d'état, mais les mesures de chlorophylle effectuées par LAUGIER (1998) sont entrées en tant que variables forçante de façon à calculer une atténuation réaliste de la lumière.

II.3.4 Variables d'états et équations différentielles

Le système d'équations différentielles du modèle MEZO-1D permettant le calcul de l'évolution dans le temps des variables d'état (tableau II.6) est présenté ci-dessous. Pour les processus et les paramètres, se référer aux tableaux II.1, II.2, II.5, II.5bis et II.7. On remarquera que les processus liés aux organes souterrains des zostères se déroulent à la fois dans l'eau (respiration, recrutement) et dans le sédiment (pompage d'azote inorganique, sénescence). Afin de simplifier la programmation des échanges entre l'épigée et l'hypogée, les variables biomasse de l'hypogée (RB) et contenu en azote de l'hypogée (RN) sont définies dans la colonne d'eau.

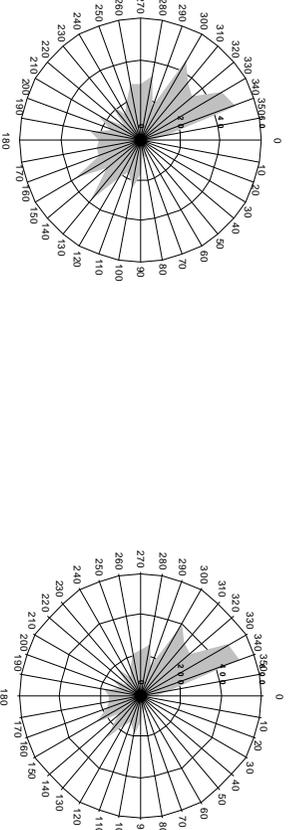


Figure II.4: De gauche à droite: diagramme des fréquences des directions des vents et des fréquences multipliées par les vitesses (moyennées sur les deux années pour une direction) pour les années 1994 et 1995.

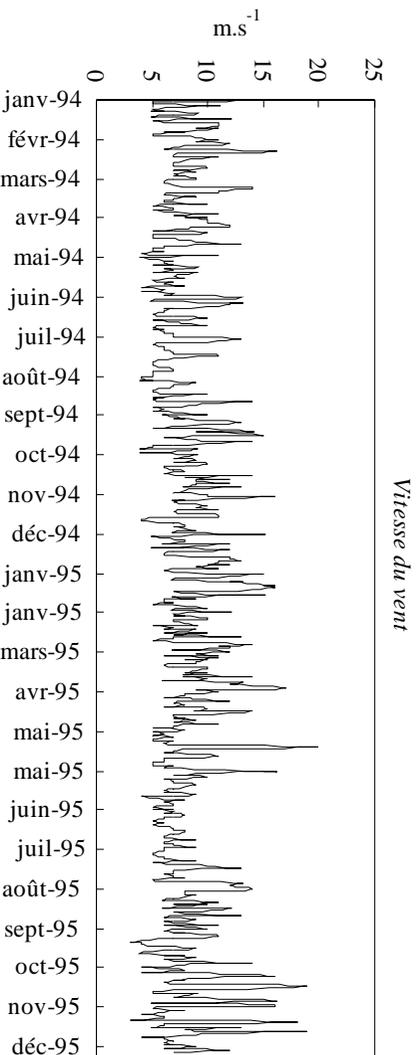
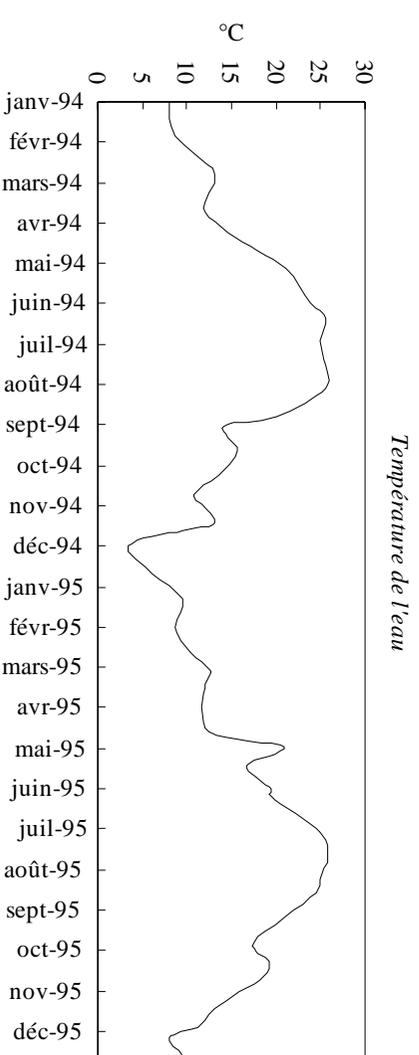
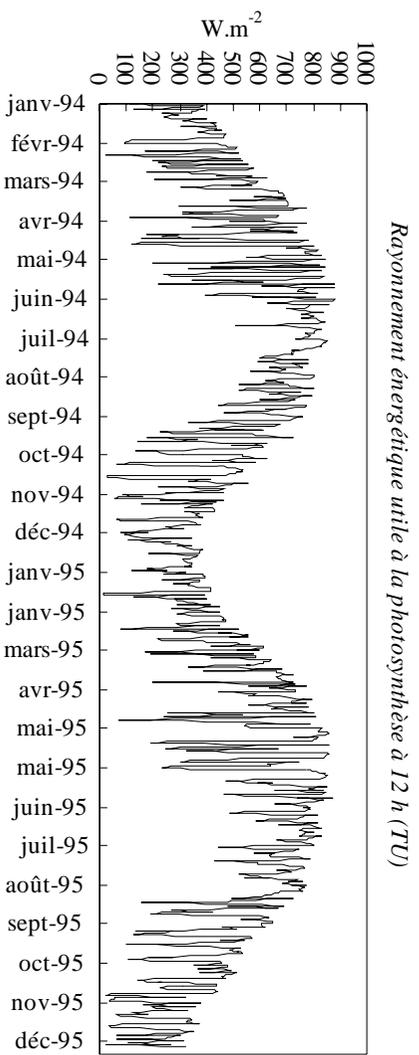


Figure II.5: Evolution temporelle des conditions météorologiques entrées comme variables forçantes du modèle. De haut en bas: rayonnement solaire à 12 h (TU), température de l'eau et vitesse du vent.

➤ Dans la colonne d'eau:

$$\begin{aligned} \frac{dNH_4}{dt} &= \frac{\min}{5} \times N_{det} - LABS_{NH_4} \times \frac{LB}{D} - EABS_{NH_4} \times \frac{EB}{D} \\ \frac{dNO_3}{dt} &= -LABS_{NO_3} \times \frac{LB}{D} - EABS_{NO_3} \times \frac{EB}{D} \\ \frac{dLB}{dt} &= LGR + REC \times SB_0 \times SD - LM \times LB \\ \frac{dRB}{dt} &= RGR - REC \times SB_0 \times SD - RM \times RB \\ \frac{dSD}{dt} &= (REC - LM) \times SD \\ \frac{dLN}{dt} &= (LABS_{NH_4} + LABS_{NO_3}) \times LB + REC \times SB_0 \times SD \times \frac{RN}{RB} + (R_{trans} - L_{trans}) \times LN - (1 - LN_{red}) \times LM \times LN \\ \frac{dLN}{dt} &= RABS_{NH_4} \times RB - REC \times SB_0 \times SD \times \frac{RN}{RB} + (L_{trans} - R_{trans}) \times RN - (1 - RN_{red}) \times RM \times RN \\ \frac{dEB}{dt} &= (EGR - EM) \times EB \\ \frac{dN_{det}}{dt} &= (1 - LN_{red}) \times LM \times \frac{LN}{D} + LM \times \frac{EB}{9 \times D} - \frac{\min}{5} \times N_{det} \\ \frac{dO_2}{dt} &= O_{réa} + P_{tot} \times f(LN) \times \frac{LB}{D} + EP \times \frac{EB}{D} - LR \times \frac{LB}{D} - RR \times \frac{RB}{D_{séd_{tot}}} - ER \times \frac{EB}{D} - O_{min} \end{aligned}$$

➤ Dans le sédiment:

$$\begin{aligned} \frac{dNH_4}{dt} &= \frac{\min_b}{5} \times \frac{1 - \text{poro}}{\text{poro}} \times N_{det} - \frac{RABS_{NH_4}}{D_{séd} \times \text{poro}} \times RB \\ \frac{dNO_3}{dt} &= \text{nitr}_b \times NH_4 - \text{denitr}_b \times NO_3 \\ \frac{dN_{det}}{dt} &= \frac{(1 - RN_{red}) \times RM}{D_{séd} \times (1 - \text{poro})} \times RN - \frac{\min_b}{5} \times N_{det} \\ \frac{dO_2}{dt} &= -O_{min_b} \end{aligned}$$

Les processus de minéralisation (\min et O_{min}), de minéralisation benthique (\min_b et O_{min_b}), de nitrification/dénitrification (nitr_b et denitr_b) et de ré aération ($O_{réa}$) sont décrits dans CHAPELLE *et al.* (2000). SB_0 est la biomasse initiale définie pour chaque nouveau faisceau issu du recrutement, poro est la porosité du sédiment, D est la profondeur de la boîte d'eau, $D_{séd}$ et $D_{séd_{tot}}$ sont respectivement l'épaisseur de la couche de sédiment traitée et l'épaisseur totale de sédiment sur les trois couches (soit 40 cm).

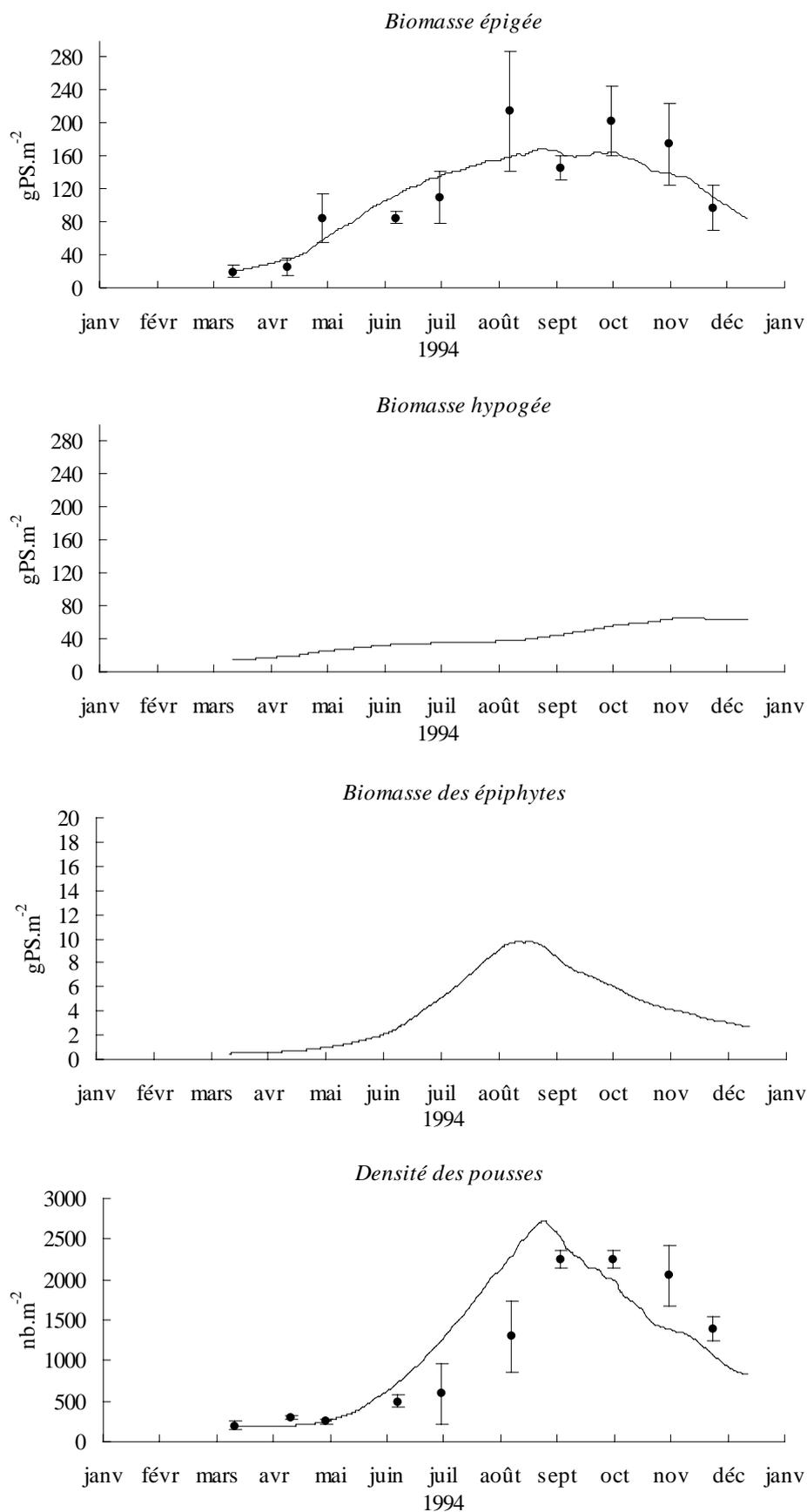


Figure II.6: Résultat de la calibration du modèle sur l'année 1994 pour la boîte 1 (colonne d'eau). Les simulations sont en traits continus et les mesures (\pm l'écart type) de LAUGIER (1998) sont représentées par les points noirs.

Le pas de temps utilisé est d'environ 15 minutes (0,01 j) et l'intégration des équations différentielles sur le temps est réalisée par la méthode de Runge Kutta avec le logiciel ELISE (MENESGUEN, 1990). Le choix du pas de temps a été fait de façon à avoir un compromis entre le fait de prendre en compte des variations biologiques rapides et celui de pouvoir lancer des simulations sur des périodes suffisamment longues sans avoir de trop longs temps de calcul.

II.3.5 Les conditions aux limites

Les flux des variables biologiques sont nuls aux limites du système. La seule entrée dans le système est le terme de ré aération pour la variable oxygène dissous. Les entrées d'azote dans la lagune de Thau sont encore mal connues (CHAPELLE et al., 2000) du fait du fonctionnement du bassin versant. En effet, les cours d'eau débouchant dans la lagune coulent dans leur grande majorité de façon intermittente, les apports d'azote sont donc très variables d'une saison sur l'autre et difficile à mesurer car ne dépendant pas seulement des débits des rivières mais mettant en jeu des phénomènes complexes de remise en suspension des boues et alluvions (SOUCHU, comm. pers.). Les apports du bassin versant sont donc pour l'instant absents du modèle et les termes sources d'azote sont issus de la reminéralisation de la matière organique dans la colonne d'eau et dans le sédiment.

II.3.6 Les données météorologiques

Le forçage du modèle par les conditions météorologiques a nécessité des séries temporelles de données de température de l'eau, d'insolation et de vitesse du vent pour les

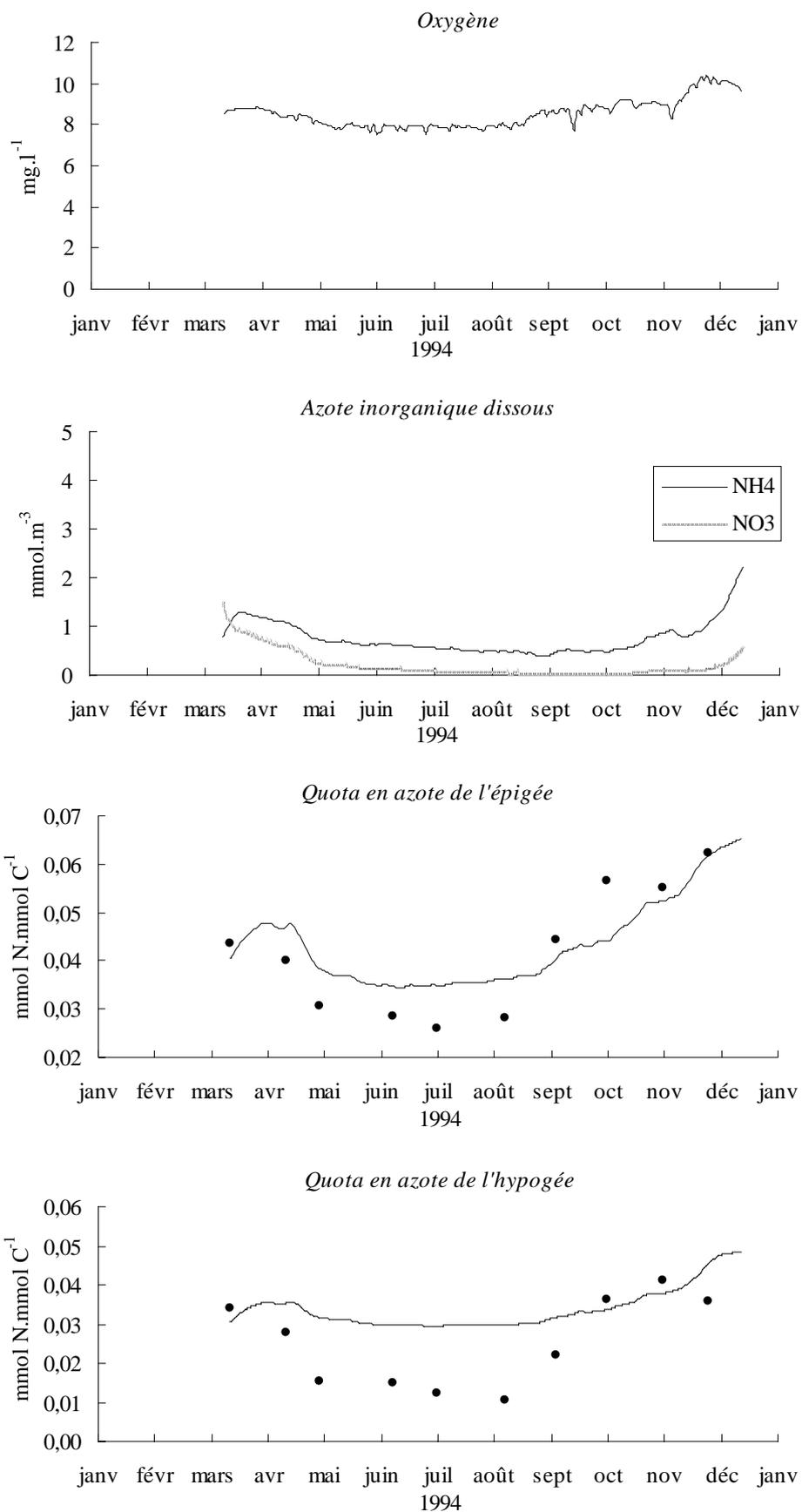


Figure II.7: Résultat de la calibration du modèle sur l'année 1994 pour la boîte 1 (colonne d'eau). Les simulations sont en traits continus et les mesures de LAUGIER (1998) sont représentés par les points noirs.

années 1994 et 1995. Les données d'insolation (rayonnement total journalier R_g en $J.cm^{-2}$) proviennent de la station météorologique Météo France de l'aéroport de Fréjorgues. Afin de pouvoir utiliser ces données dans MEZO-1D, des calculs ont été réalisés sur ces données pour les transformer en rayonnement énergétique utile à la photosynthèse (EPAR, exprimé en $W.m^{-2}$) au midi solaire (12 heures TU):

$$EPAR(J.m^{-2}) = R_g(J.cm^{-2}) \times 0,48 \times 10^4 \quad \text{VARLET-GRANCHET } et al. (1982)$$

$$EPAR_{\text{midi}}(W.m^{-2}) = \frac{\pi \times EPAR(J.m^{-2})}{3600 \times d(h)} \quad \text{avec } d = \text{durée du jour en heures}$$

Le calcul du rayonnement à chaque instant t est ensuite calculé par le modèle, entre l'aube et le crépuscule (il est fixé égal à zéro en dehors de cette période), suivant la formule:

$$EPAR_t(W.m^{-2}) = EPAR_{\text{midi}}(W.m^{-2}) \times \frac{1 + \cos\left(\frac{2\pi \times t(h)}{d(h)}\right)}{2} \quad \text{avec } t = \text{moment de la journée en heures}$$

Les données de vitesse du vent (en $m.s^{-1}$) sont mesurées au sémaphore de Sète toutes les trois heures. Seules les moyennes journalières sont entrées pour les besoins du modèle. Nous ne tenons pas compte de la direction du vent dans le modèle pour le calcul de l'effet du vent sur les zostères, bien qu'il soit certain qu'un long fetch augmente l'effet du vent sur les zostères. L'observation des fréquences des directions et des vitesses de vent (figure II.4) montre cependant le peu de variabilité des directions des vents sur Thau et la grande prédominance en vitesse et en fréquence des vents de secteur ouest à nord nord-ouest.

Les données de température de l'eau de l'étang sont fournies par les mesures réalisées lors des sorties de l'Ifremer dans le cadre des réseaux de surveillance phytoplanctonique et microbien.

La figure II.5 présente les variations saisonnières d'insolation, de vitesse du vent et de température de l'eau de la lagune de Thau au cours des années 1994 et 1995.

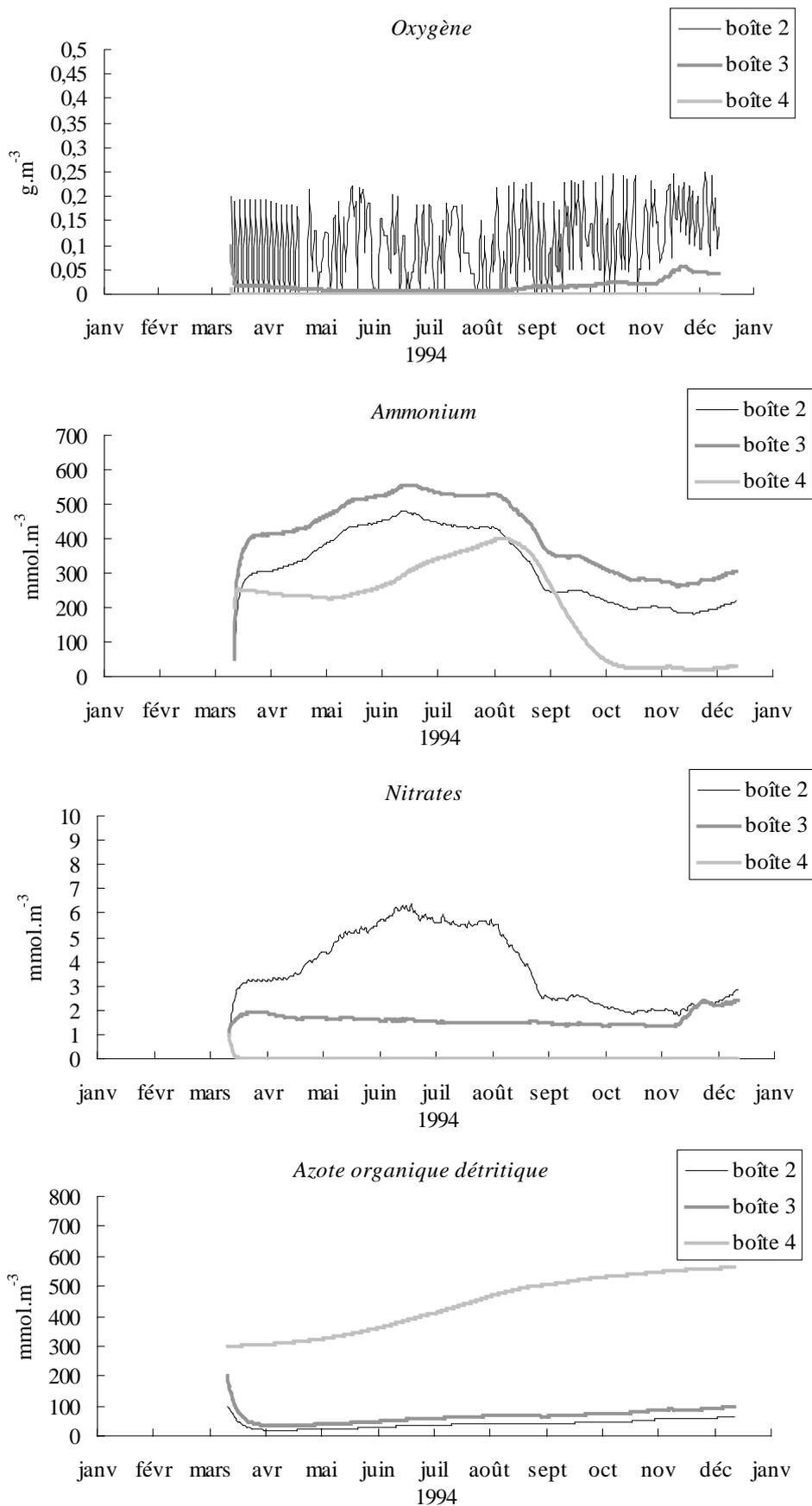


Figure II.8: Résultat de la calibration du modèle sur l'année 1994 pour les boîtes 2,3 et 4 (sédiment).

II.3.7 Calibration du modèle sur l'année 1994

Les travaux de LAUGIER (1998) et LAUGIER *et al.* (1999) présentent en particulier le suivi des variations saisonnières (durant les années 1994 et 1995) de deux herbiers à *Zostera spp.*, l'un dans le nord de l'étang entre la zone conchylicole C et la bordure nord, dominé par l'espèce *Z. marina*, et l'autre le long du cordon littoral au sud de la lagune, dominé par l'espèce *Z. noltii*. Les données concernant l'herbier du site sud de mars à décembre 1994 (biomasse épigée, densité des faisceaux, contenus en azote des feuilles et de l'hypogée) ont été retenues pour la calibration du modèle. En ce qui concerne les autres variables (biomasse de l'hypogée et des épiphytes), la calibration a été réalisée à partir des données rencontrées dans la littérature pour des herbiers européens de la même espèce (herbiers du bassin d'Arcachon, AUBY, 1991, herbiers de l'estuaire de la rivière Palmones en Espagne, PÉREZ-LLORENS et NIELL, 1993 a et b), et des observations réalisées sur le terrain (présente étude, se reporter à la description des processus liés à la production de *Z. noltii*, section I). Les conditions initiales pour le lancement des simulations de calibration sont résumées dans le tableau II.8.

Les résultats de la calibration du modèle sur l'année 1994 sont présentés sur les figures II.6 à II.8. Tous les paramètres obtenus sont reportés dans le tableau II.7.

Les conséquences de cette calibration ont été de pouvoir caler certaines variables du modèle sur des données mesurées sur un cycle annuel pour l'étang de Thau (les biomasses épigées et hypogées, les contenus en azote des feuilles et des parties souterraines) tout en surveillant les autres variables de façon à ce qu'elles ne sortent pas des ordres de grandeur rencontrés dans la littérature. Les analyses succinctes qui suivent n'ont pas pour but de faire une comparaison entre les simulations et les mesures puisqu'il s'agit d'une étape de calibration du modèle (la comparaison sera faite dans le prochain chapitre), cependant il nous a

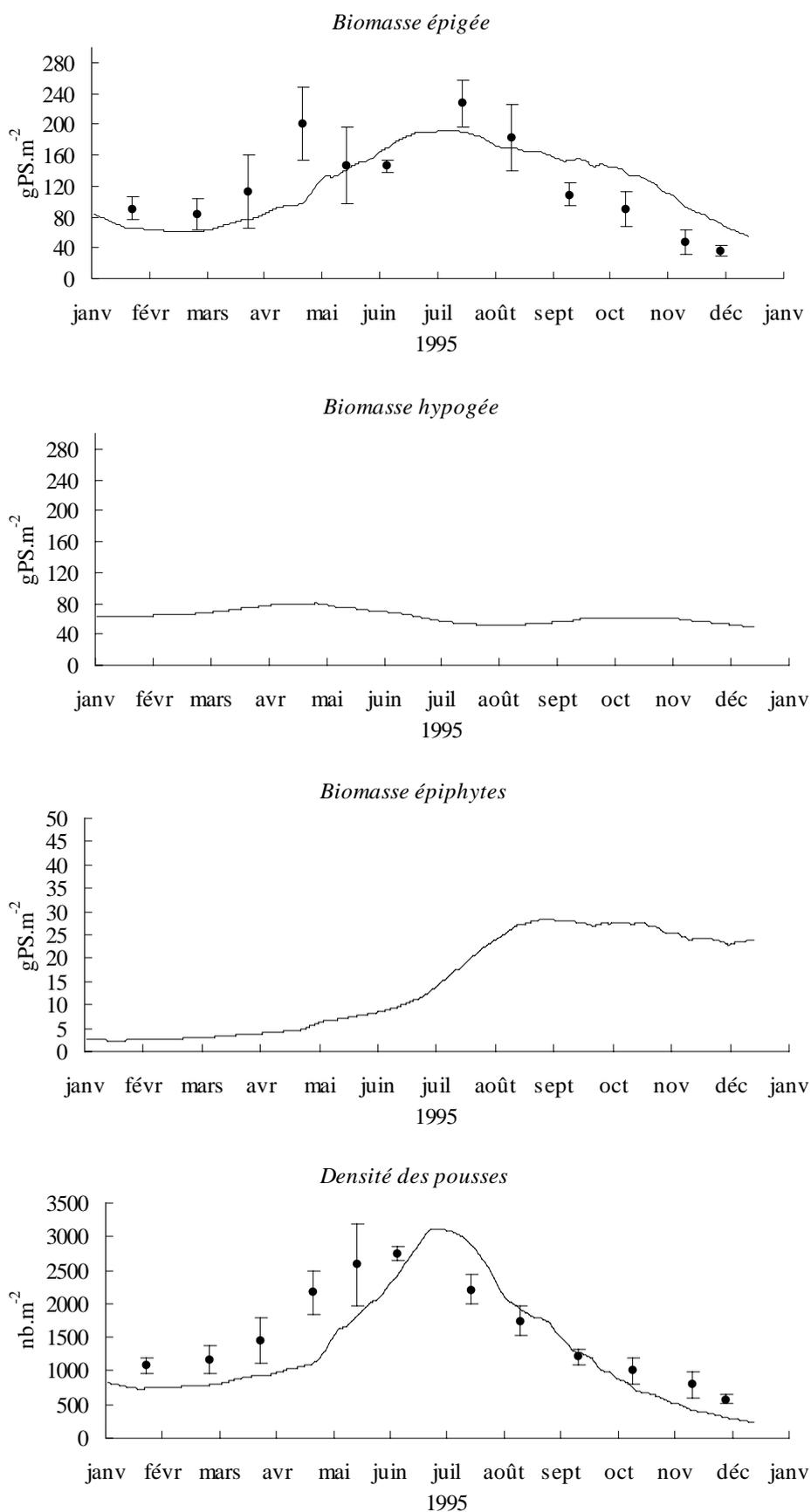


Figure II.9: Evolution temporelle de la biomasse des zostères et des épiphytes et de la densité des pousses calculée par le modèle MEZO1D pour l'année 1995 (boîte n°1, colonne d'eau). Les simulations sont en traits continus et les mesures (\pm l'écart-type) de LAUGIER (1998) sont représentés par les points noirs.

paru intéressant d'examiner rapidement les traits généraux de la simulation du développement de cet herbier durant l'année 1994:

Ainsi le caractère unimodal saisonnier et pérenne du développement des zostères dans la lagune de Thau (LAUGIER 1998, LAUGIER *et al.*, 1999, LAURET, 1990, RIGOLLET *et al.*, 1998) est reproduit par le modèle (figure II.6). La biomasse des feuilles ne cesse d'augmenter tout au long du printemps puis de l'été (maximum calculé au tout début septembre: 169,9 gPS.m⁻²) puis commencer à baisser pendant l'automne, où la conjonction de vents plus violents, de températures passant en dessous de 15 °C et de plus faibles luminosités (voir figure II.5), entraîne l'arrachage des feuilles. La biomasse des rhizomes et des racines simulée reste beaucoup plus stable tout au long de l'année. Elle croît depuis le début des simulations (mois de mars) jusqu'au mois de novembre, en marquant un léger ralentissement de croissance au moment où le recrutement est le plus fort (de juin à fin août), puis décroît lentement en fin d'année. Le rapport de la biomasse épigée maximale sur la biomasse hypogée maximale est de 2,6. La biomasse des épiphytes suit un cycle saisonnier comparable à celui de la biomasse des feuilles, passant par un maximum à la fin de l'été (9,8 gPS.m⁻²). Le rapport maximal de la biomasse des épiphytes sur la biomasse foliaire atteint 6 % fin août. L'évolution de la densité est un cycle saisonnier comparable à celui de la biomasse des zostères avec un recrutement durant le printemps et l'été, un maximum à la fin de l'été, puis une baisse à l'automne. Les densités calculées par le modèle montrent une croissance légèrement plus précoce que les données même si les niveaux de densités maximales, 2700 faisceaux.m⁻² simulées à la fin août, restent relativement proches de ces dernières (2250 faisceaux.m⁻² environ). Les quotas en azote des feuilles et des organes souterrains sont maximum en hiver et au printemps et passent par un minimum l'été (0,034 molN.molC⁻¹ pour les feuilles et 0,029 molN.molC⁻¹ pour les rhizomes et les racines).

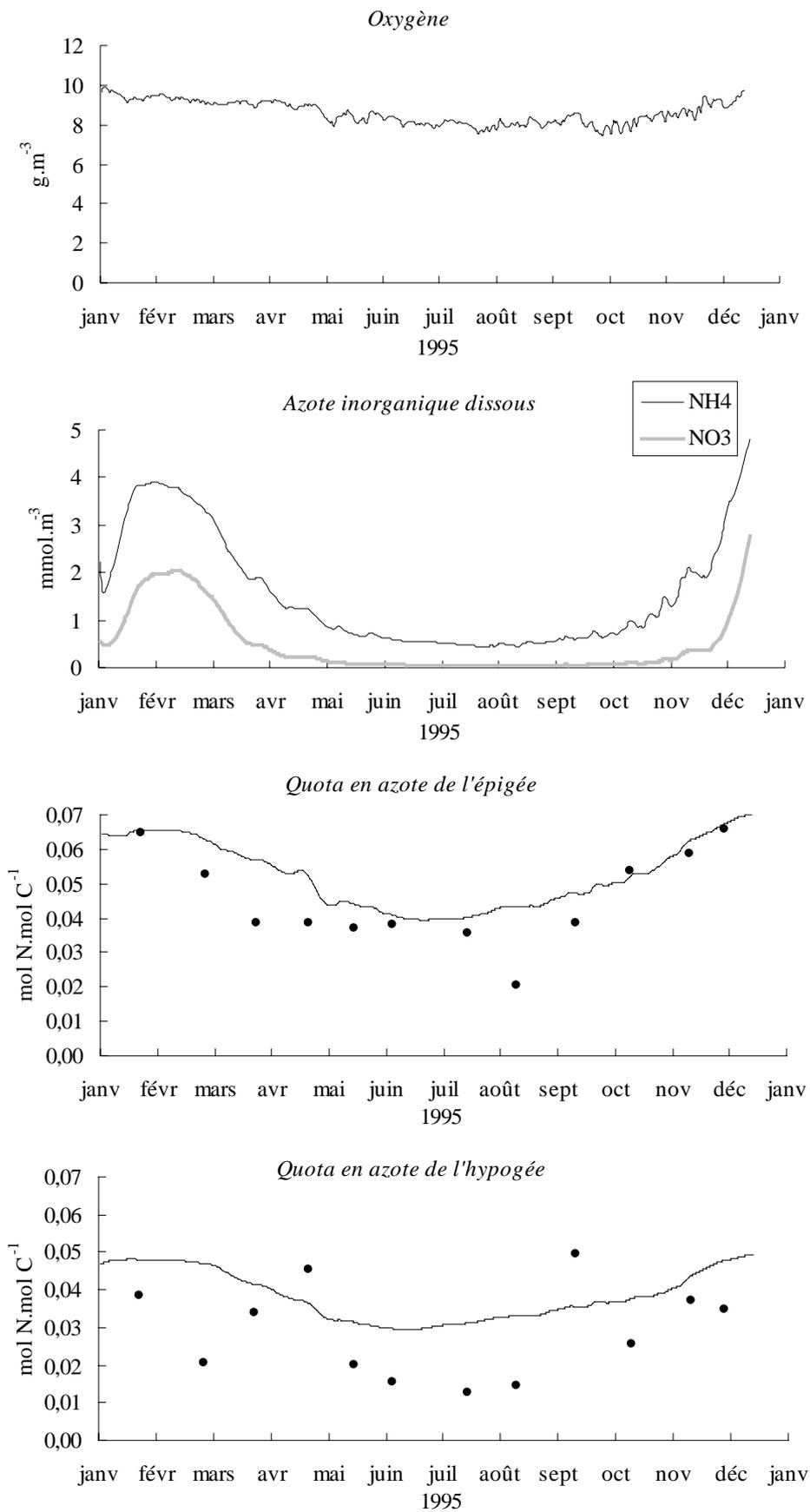


Figure II.10: Evolution temporelle de l'oxygène dissous, de l'azote inorganique dissous et des quotas en azote des zostères calculée par le modèle MEZO1D pour l'année 1995 (boîte n°1, colonne d'eau). Les simulations sont en traits continus et les mesures de LAUGIER (1998) sont représentés par les points noirs.

On peut remarquer que les mesures de LAUGIER (1998) des contenus en azote de l'hypogée suivent une saisonnalité plus marquée, avec un minimum inférieur à celui simulé par le modèle.

Les concentrations en azote inorganique dissous simulées restent légèrement plus faibles que celles relevées dans la littérature: CASELLAS *et al.* (1990) calculent des concentrations moyennes sur l'année en ammonium de $3,58 \mu\text{mol.l}^{-1}$ ($\pm 0,82 \mu\text{mol.l}^{-1}$) et en nitrates de $6,51 \mu\text{mol.l}^{-1}$ ($\pm 3,82 \mu\text{mol.l}^{-1}$) pour la zone où se trouve l'herbier simulé. Cette différence tient vraisemblablement au fait que les apports extérieurs d'azote ne sont pas simulés par le modèle. L'impact du pompage par les zostères et les épiphytes se fait bien sentir dans la colonne d'eau au printemps et en été, les deux nutriments passant alors par un minimum. Dans le sédiment, les teneurs en ammonium de l'eau interstitielle simulées restent comparables aux mesures réalisées par LAUGIER *et al.* (1999) – $278 \pm 31 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en moyenne annuelle – ou par DESLOUS-PAOLI *et al.* (1998) – dans la gamme de 51 à 258 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ sur des eaux interstitielles obtenues par centrifugation –.

L'oxygène est pratiquement absent dans les couches superficielles du sédiment et disparaît peu à peu avec la profondeur. Le sédiment fortement réduit implique une réduction assimilatrice puis déssimilatrice des nitrates aboutissant à leur disparition plus on s'enfonce dans le sédiment, au profit de la forme ammonium de l'azote. Dans la colonne d'eau, les teneurs en oxygène passent par un minimum en été (solubilité moindre et minéralisation intense à hautes températures) et un maximum en décembre.

II.4 Résultats et validation du modèle sur l'année 1995

Le modèle, une fois calibré, a été lancé sur une période d'un an (l'année 1995), en prenant comme conditions initiales les valeurs des variables d'état issues de la simulation

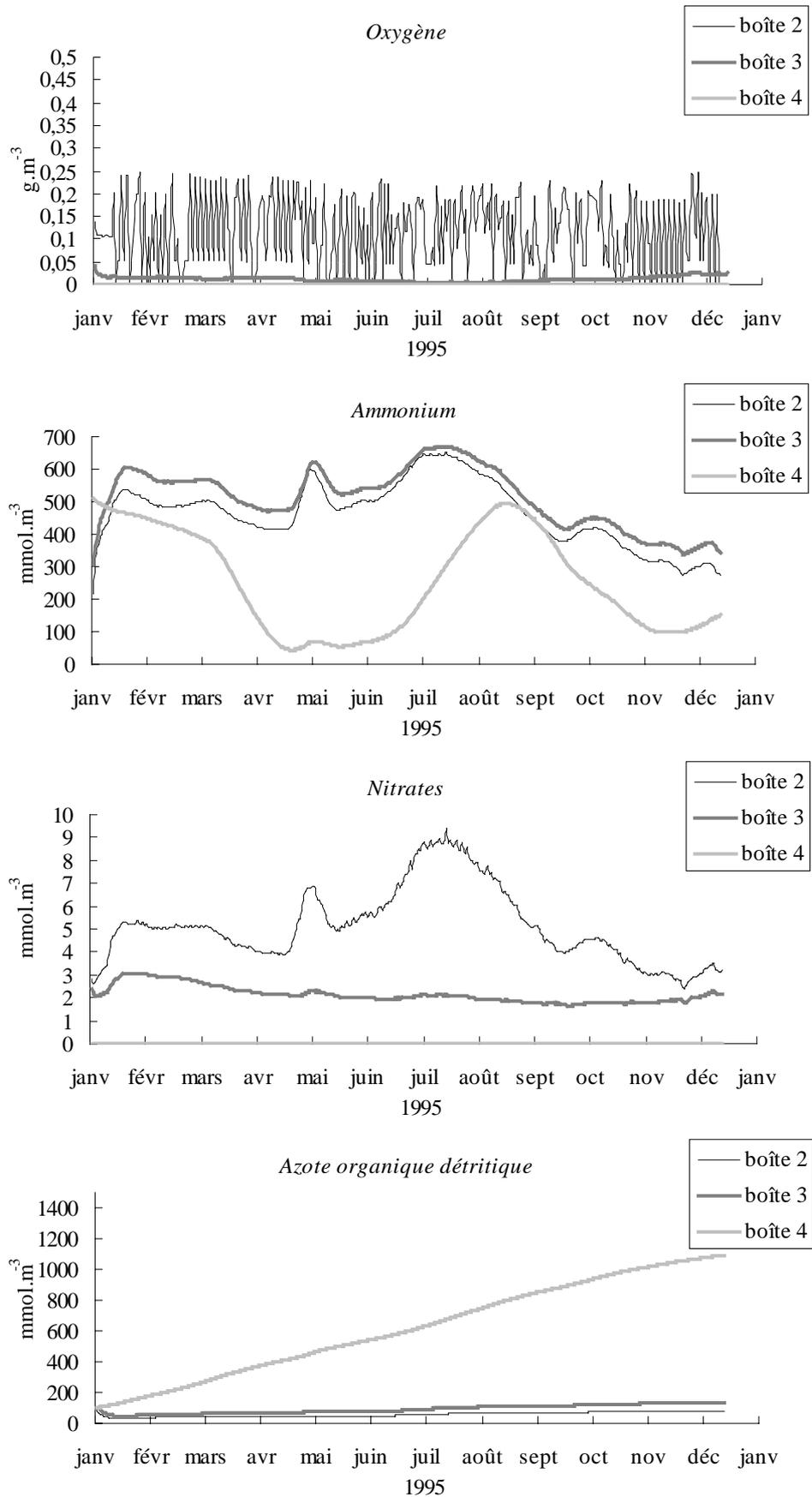


Figure II.11: Evolution temporelle de l'oxygène dissous, de l'azote inorganique dissous et de l'azote organique détritique calculés par le modèle MEZO1D pour l'année 1995 (boîte 2, 3 et 4: sédiment).

de l'année précédente (année de calibration). De cette façon le modèle a pu être découplé au premier janvier des données de terrain et la comparaison entre la simulation et les mesures de LAUGIER (1998) et LAUGIER *et al.* (1999) est pertinente toute l'année.

Les figures II.9 à II.11 présentent les résultats de la simulation et les données mesurées d'évolution saisonnière d'un herbier à *Z. noltii* du sud de la lagune (LAUGIER, 1998).

Le modèle reproduit bien le cycle saisonnier unimodal de la biomasse et de la densité des faisceaux de *Z. noltii* dans la lagune de Thau (cf figure II.9). La biomasse maximale de l'épigée simulée, bien que légèrement inférieure aux données de terrain (190 gPS.m^{-2} contre $230 \pm 30 \text{ gPS.m}^{-2}$), est atteinte au même moment que ces dernières (à la fin du mois de juillet) et est suivi d'une baisse tout au long de l'automne et de l'hiver. De même, l'amplitude des variations annuelles de biomasse épigée, amplitude simulée de l'ordre d'un facteur 3 entre l'hiver et l'été, est bien représentative des données.

Nous ne disposons pas de données concernant la biomasse des organes souterrains pour l'année 1995. Cependant les données de biomasses épigées et hypogées obtenues lors de la campagne de mesure de la production primaire des herbiers au cours des années 1996 et 1997 (voir section 1, chapitre 3.2) permettent d'avoir une bonne idée des rapports biomasse épigée sur biomasse hypogée moyens sur chaque saison (noté ci-après $R_{\text{épi/hypo}}$) et de les comparer avec la simulation. Le tableau II.9 confronte les différents rapports obtenus. A l'exception de l'automne, le rapport $R_{\text{épi/hypo}}$ simulé est significativement différent de celui mesuré les années suivantes (il est supérieur au printemps et en été et inférieur en hiver). L'hypothèse d'une variation saisonnière de biomasse hypogée de plus grande amplitude que celle calculée par le modèle peut être avancée. Cette dernière devra néanmoins être confirmée par l'obtention de mesures plus précises.

Tableau II-9: Comparaison des rapports de biomasse épigée sur biomasse hypogée ($R_{\text{épi/hypo}}$). Les données ont été moyennées sur chaque saison. Les probabilités présentées sont les résultats d'un test de comparaison des moyennes (test de rang de Kruskal et Wallis).

<i>R_{épi/hypo}</i>	<i>Printemps</i>	<i>Eté</i>	<i>Automne</i>	<i>Hiver</i>
mesures années 1996, 1997 et 1998	0,72 ± 0,07 (n=12)	1,05 ± 0,09 (n=22)	1,86 ± 0,25 (n=6)	1,37 ± 0,23 (n=6)
simulation année 1995	1,66 ± 0,11 (n=94)	3,20 ± 0,06 (n=92)	1,95 ± 0,09 (n=90)	1,03 ± 0,02 (n=88)
	p < 0,0001	p < 0,0001	p = 0,51	p = 0,0001

Tableau II-10: Quelques concentrations en azote inorganique dissous (μM) de la lagune de Thau relevées dans la littérature.

	<i>Printemps</i>		<i>Eté</i>		<i>Automne</i>		<i>Hiver</i>	
	moy.	(min-max)	moy.	(min-max)	moy.	(min-max)	moy.	(min-max)
NH₄⁺								
CASELLAS <i>et al.</i> (1990) ¹	1,02	(0,4 – 2)	0,91	(0,4 – 2,2)	10,3	(0,4 – 14,4)	3,22	(1 – 30,4)
PICHOT <i>et al.</i> (1994) ¹	0,63		0,46		2,05		1,91	
GASC (1997) ²	moyenne annuelle: 0,99 (0,2 – 3,8)							
LAUGIER (1998)	moyenne sur deux ans: 31,1 (0,7 – 70,2)							
SOUCHU <i>et al.</i> (1998) ²			0,47					
Simulations MEZO1D	1,07	(0,5 – 2,1)	0,51	(0,4 – 0,7)	1,45	(0,6 – 3,7)	3,3	(1,6 – 4,8)
NO₃⁻								
CASELLAS <i>et al.</i> (1990) ¹	0,16	(0 – 1,2)	1,97	(0,2 – 7)	10,45	(2,7 – 21,9)	15,22	(2,3 – 69,7)
PICHOT <i>et al.</i> (1994) ¹	1,71		0,52		0,72		2,16	
GASC (1997) ²	moyenne annuelle: 0,71 (0 – 4,2)							
LAUGIER (1998) ³	moyenne annuelle: 3,3 (0,3 – 19,2)							
Simulations MEZO1D	0,20	(0,1 – 0,6)	0,04	(0 – 0,1)	0,27	(0,5 – 1,45)	1,5	(0,5 – 2,8)

¹ Les valeurs présentées correspondent aux mesures réalisées hors zone conchylicole. ² Les valeurs présentées correspondent à des mesures à la station TB (station centrale de l'étang, hors zone conchylicole) moyennées sur toute la colonne d'eau. ³ les valeurs présentées correspondent aux concentrations de l'ensemble nitrates plus nitrites.

La biomasse des épiphytes pendant l'année 1995 est principalement contrôlée dans le modèle par la lumière, les nutriments de la colonne d'eau et le taux de croissance des feuilles. Il en résulte une croissance essentiellement au cours de l'été quand la lumière disponible est abondante et que le renouvellement des feuilles n'est plus aussi fort que pendant le printemps. Le maximum de biomasse épiphytique ($28,3 \text{ gPS.m}^{-2}$) est atteint début septembre ce qui correspond à 14,7 % de la biomasse végétale totale (feuilles plus épiphytes). Ce pourcentage passe cependant à 30 % environ en fin d'année. Pendant l'automne et le début de l'hiver, la biomasse épiphytique baisse en effet progressivement, mais les concentrations en ammonium et nitrates sont plus fortes et permettent de maintenir une croissance épiphytique relativement importante. PHILIPPART (1995 b) note des biomasses d'épiphytes comparables à celles simulées par le modèle puisque, lors d'un suivi estival (du 30 mai au 22 septembre) des herbiers à *Z. noltii* de la Mer de Wadden, la biomasse épiphytique varie entre 27 % et 50 % de la biomasse totale (faisceaux végétatifs plus épiphytes). Le modèle calcule un abattement de la lumière dû aux épiphytes de l'ordre de 80 % à la fin de l'année, moment où le rapport biomasse des épiphytes sur biomasse de l'épigée est le plus fort. A l'inverse, la compétition pour l'azote inorganique dissous n'est pas vraiment mise en évidence, l'utilisation des réserves souterraines et des mécanismes de redistribution à l'intérieur de la plante permettant aux zostères de ré-hausser leurs contenus internes en azote pendant l'automne et l'hiver.

L'évolution saisonnière de la densité des faisceaux suit grossièrement le même schéma que celle de la biomasse épigée (voir figure II.9). Le recrutement intervient essentiellement au printemps et au début de l'été, à partir du mois d'avril et jusqu'au mois de juillet. En trois mois le nombre de faisceaux est triplé et passe de 1000 au m^2 à 3000 faisceaux au m^2 environ. Le maximum de densité est calculé à $3120 \text{ faisceaux.m}^{-2}$ au tout début juillet. La variable densité simule tout à fait correctement l'amplitude et la saisonnalité des variations annuelles mesurée en 1995 par LAUGIER (1998). Une petite restriction concernant le démarrage du

recrutement, plus précoce car débutant dès le mois mars selon ce dernier, peut cependant être apportée. Tout au long de l'automne et de l'hiver, l'herbier voit sa densité décroître jusqu'à passer en dessous de sa densité initiale, le modèle simule cette baisse de façon satisfaisante.

Les concentrations en oxygène dans la colonne d'eau sont relativement stables tout au long de l'année (voir figure II.10). Le schéma général simulé de son évolution fait néanmoins apparaître des concentrations minimum en été (7,46 mg.l⁻¹) et maximum en hiver (9,91 mg.l⁻¹). Ces variations peuvent être expliquées par la baisse de solubilité aux hautes températures, ainsi que par l'augmentation de la minéralisation et de la respiration des organismes (CHAPELLE *et al.*, 2000). Ce minimum de concentration d'oxygène en été doit être considéré avec précaution et observé par rapport aux valeurs de saturation. En effet, le pourcentage de saturation en oxygène, calculé dans le modèle à partir de l'équation de WEISS (1970), est de 153,3 % en moyenne sur l'année (min: 130,0 % et max: 175,1 %). Les valeurs simulées sont donc quelque peu supérieures à celles mesurées en été par PLANTE CUNY *et al.* (1998): 7,00 mg.l⁻¹, soit 100,4 % de la saturation, valeur moyennée sur trois mois, à leur station 1, la plus proche de l'herbier. GASC (1997) calcule par ailleurs dans sa thèse une moyenne annuelle des saturations en oxygène dissous de 102,1 % (min: 83,5 % et max: 134,7 %), mesurées pour l'année 1993 sur l'eau de surface d'une station centrale de la lagune de Thau (Roquerolles). Ces valeurs sont encore inférieures aux résultats du modèle. Nous pensons que la sursaturation en oxygène simulée peut-être expliquée par la production photosynthétique active des herbiers et de leurs épiphytes, non compensée en totalité, ni par la respiration, ni par la minéralisation de la matière organique détritique issue de la mortalité de ces derniers. Le modèle semble donc mettre ici en évidence cet impact des herbiers sur la colonne d'eau, à savoir une augmentation des concentrations en oxygène tout au long de l'année, surtout sensible en période estivale. Il faut cependant remarquer que dans le cas des herbiers à *Zostera noltii*, la colonne d'eau est de faible profondeur et donc en grande partie occupée par

les végétaux, ce qui n'est pas le cas dans les zones plus profondes (travaux de PLANTE CUNY *et al.*, 1998, ou de GASC, 1997). L'impact des végétaux benthiques y est donc forcément plus important.

Les concentrations en azote inorganique dissous (N-NH₄ plus N-NO₃) simulées par le modèle (figure II.10) peuvent schématiquement être séparées en deux périodes: l'hiver avec des concentrations fortes (moyenne 4,8 µmol.l⁻¹, min: 2,0 µmol.l⁻¹ et max: 7,6µmol.l⁻¹) et l'été caractérisé par de faibles concentrations (moyenne 1,3 µmol.l⁻¹, min: 0,6 µmol.l⁻¹ et max: 2,7 µmol.l⁻¹) ; le printemps et l'automne servant de transition entre l'hiver et l'été et *vice versa*. Le tableau II.10 reprend différentes données de sels nutritifs parues dans la littérature. Les concentrations simulées sont du même ordre que les valeurs relevées dans la littérature pour les années 1986 et 1987, PICOT *et al.* (1990) et CASELLAS *et al.* (1990), pour les années 1988 et 1989 lors du programme Ecothau, PICHOT *et al.* (1994) et pour la période janvier 1993 à mars 1994, GASC (1997). En revanche, les concentrations en ion ammonium mesurées par LAUGIER (1998) au cours des années 1994 et 1995, sont environ dix fois plus fortes que celles des autres auteurs et que celles simulées par le modèle. Plus qu'une très forte augmentation des concentrations en ammonium en 1994 et 1995, les différences dans les méthodes d'analyse (STRICKLAND et PARSONS, 1982, pour l'un et AMINOT et CHAUSSEPIED, 1983, et PARSONS *et al.*, 1984, pour les autres) semblent être à l'origine de cette disproportion dans les résultats. En tout état de cause, le modèle simule correctement le schéma général des variations saisonnières des concentrations en ammonium et en nitrates. Il est important de rappeler ici que les apports du bassin versant ne sont pas pris en compte dans le modèle, ceci explique sans doute les valeurs de concentrations en nitrates relativement trop faibles simulées par le modèle. Cette remarque est particulièrement vraie pour l'automne et l'hiver, saisons où les pluies sont les plus abondantes sur le bassin versant et où les vents sont

suffisamment forts pour induire des mouvements de masses d'eau et répartir de fortes concentrations en nutriments sur toute la lagune (MILLET, 1989, CASELLAS *et al.*, 1990).

Les teneurs en azote des feuilles et des rhizomes et racines (variables quotas en azote, voir figure II.10) simulées restent toute l'année très proches des valeurs mesurées par LAUGIER (1998). Cependant pour les feuilles comme pour les organes souterrains, le minimum estival est sous-évalué légèrement par le modèle. En effet, si LAUGIER (1998) fait état en été de quotas en azote pour les feuilles aux alentours de $0,03 \text{ molN.molC}^{-1}$ et pour les rhizomes et les racines d'environ $0,015 \text{ molN.molC}^{-1}$, la simulation reste, surtout pour les parties souterraines, au dessus de ces valeurs (le minimum simulé étant de $0,04 \text{ molN.molC}^{-1}$ pour les feuilles et de $0,03 \text{ molN.molC}^{-1}$ pour l'hypogée).

Les fortes concentrations en ammonium simulées dans le compartiment sédimentaire peuvent peut-être expliquer cette différence (voir figure II.11, concentration moyenne annuelle d'ammonium dans l'eau interstitielle: $260 \mu\text{M}$). En effet le sédiment est essentiellement sableux et relativement pauvre en matière organique à la station du site sud où LAUGIER (1998, 1999) fit ces mesures – en pourcentage de sédiment sec: 0,6 % d'argiles ($\emptyset < 100 \mu\text{m}$), 87,6 % de sables ($100\mu\text{m} < \emptyset < 1,5 \text{ mm}$) et 11,7 % de fragments coquilliers ($\emptyset > 1,5 \text{ mm}$) d'après DE CASABIANCA *et al.* (1997) ; teneur en matière organique du sédiment: 2,2 %MS LAUGIER (1999) –, il est donc probable que les teneurs en matière organique et en nutriments du sédiment soient surestimées dans le modèle et que cela soit la cause de la surestimation des quotas en azote dans les organes souterrains. Cette hypothèse pourra être vérifiée en abaissant soit les valeurs de conditions initiales des variables ammonium et azote détritique organique dans les boîtes de sédiment, soit les vitesses de reminéralisation benthique.

Les concentrations d'oxygène dissous dans les eaux interstitielles du sédiment calculées par le modèle font état d'un sédiment anoxique dès les premiers centimètres. Ces résultats ne

sont pas en désaccords avec les valeurs rencontrées dans la littérature puisque BROTAS *et al.* (1990) estiment que la pénétration de l'oxygène dans des sédiments sableux (définis comme ayant plus de 80 % de grains de diamètre > 60 µm et des teneurs en carbone organique inférieures à 2 %) n'excède pas un centimètre. CHAPELLE (1995) et DESLOUS-PAOLI (comm. pers.), quoique pour des sédiments plus vaseux, estiment de la même façon que l'oxygène dissous disparaît dès les premiers millimètres de la couche superficielle des sédiments de l'étang de Thau.

L'azote détritique du sédiment ne cesse pour sa part d'augmenter de façon constante toute l'année. L'accélération estivale de sénescence des organes souterrains (sénescence plus importante en été car dépendant dans le modèle essentiellement de la température) est semble-t-il compensée par l'augmentation de la minéralisation due à la température mais n'arrive néanmoins pas à minéraliser la totalité des rhizomes et des racines morts, raison de cette accumulation. Il n'est néanmoins pas étonnant de constater un tel accroissement si l'on considère que d'une part la minéralisation anaérobie (le sédiment est pratiquement toujours anoxique), et d'autre part l'enfouissement de la matière détritique, ne sont pas considérés dans le modèle.

En résumé:

Le modèle d'écosystème à zostère présenté dans ce travail, simule de façon correcte les variations saisonnières de biomasse des feuilles, des organes souterrains, de densité ainsi que les quotas en azote de l'épigée et de l'hypogée, d'un herbier à *Zostera noltii* de la lagune de Thau. Les variations annuelles simulées des quotas en azote des zostères montrent un passage par un minimum l'été qui pourrait être une cause de la limitation estivale de la photosynthèse (Auby, comm. pers. et chapitre II.2).

L'importance de la biomasse des épiphytes, considérée comme une variable d'état à part entière, est par ailleurs confirmée dans le modèle essentiellement par le biais de la compétition pour la lumière.

Le modèle calcule une accumulation de détritits de zostères dans le sédiment qui devra être vérifié expérimentalement. Cependant, dans le cas probable où la quantité de matière organique détritique contenue dans le sédiment reste relativement constante d'une année sur l'autre, il sera nécessaire de revoir les processus de minéralisation benthique et d'enfouissement des détritits de zostères.

Le couplage du modèle MEZO-1D au modèle de CHAPELLE *et al.* (2000) est fonctionnel, et peut donner lieu à des simulations de scénarios de comparaison d'évolution des différentes biomasses qui composent l'écosystème.

II.5 Analyse de sensibilité du modèle

La connaissance approfondie du modèle passe par l'analyse de sa sensibilité aux variations des paramètres, du pas de temps et des conditions initiales. Mais outre cette connaissance précise, elle permet aussi d'envisager de façon rationnelle des simplifications en vue d'un passage à un modèle 3D (temps de calculs beaucoup plus long) et de raffiner la connaissance, par des expérimentations, des processus ayant une influence significative sur le modèle.

II.5.1 Méthode

Pour chacun des paramètres deux variations de +10 % et -10 % ont été appliquées séparément et le modèle relancé sur l'année 1995. L'impact de ces variations sur les résultats du modèle a été par la suite estimé par comparaison avec la simulation exposée au chapitre 3 (considérée comme simulation de référence) en utilisant un index de sensibilité (IS exprimé en pourcentage), calculé de la façon suivante:

$$IS = \frac{100}{p \times n} \times \sum_{i=1}^n \frac{|X_i - X_i^{réf}|}{X_i^{réf}}$$

Avec p , le pourcentage de variation de chaque paramètre ($\pm 10\%$), n , le nombre total de jour de simulation (365), X_i , la nouvelle valeur de la variable d'état observée et $X_i^{réf}$ la valeur de référence de la variable d'état observée. L'indice de sensibilité moyen sur les deux simulations ($\pm 10\%$) est ensuite calculé. Toutes les variables d'état n'étant pas présentes dans le sédiment, les calculs ont été réalisés sur les valeurs des variables dans la boîte d'eau. Le même indice a été calculé sur des simulations lancées en faisant varier de plus ou moins 10 % les conditions

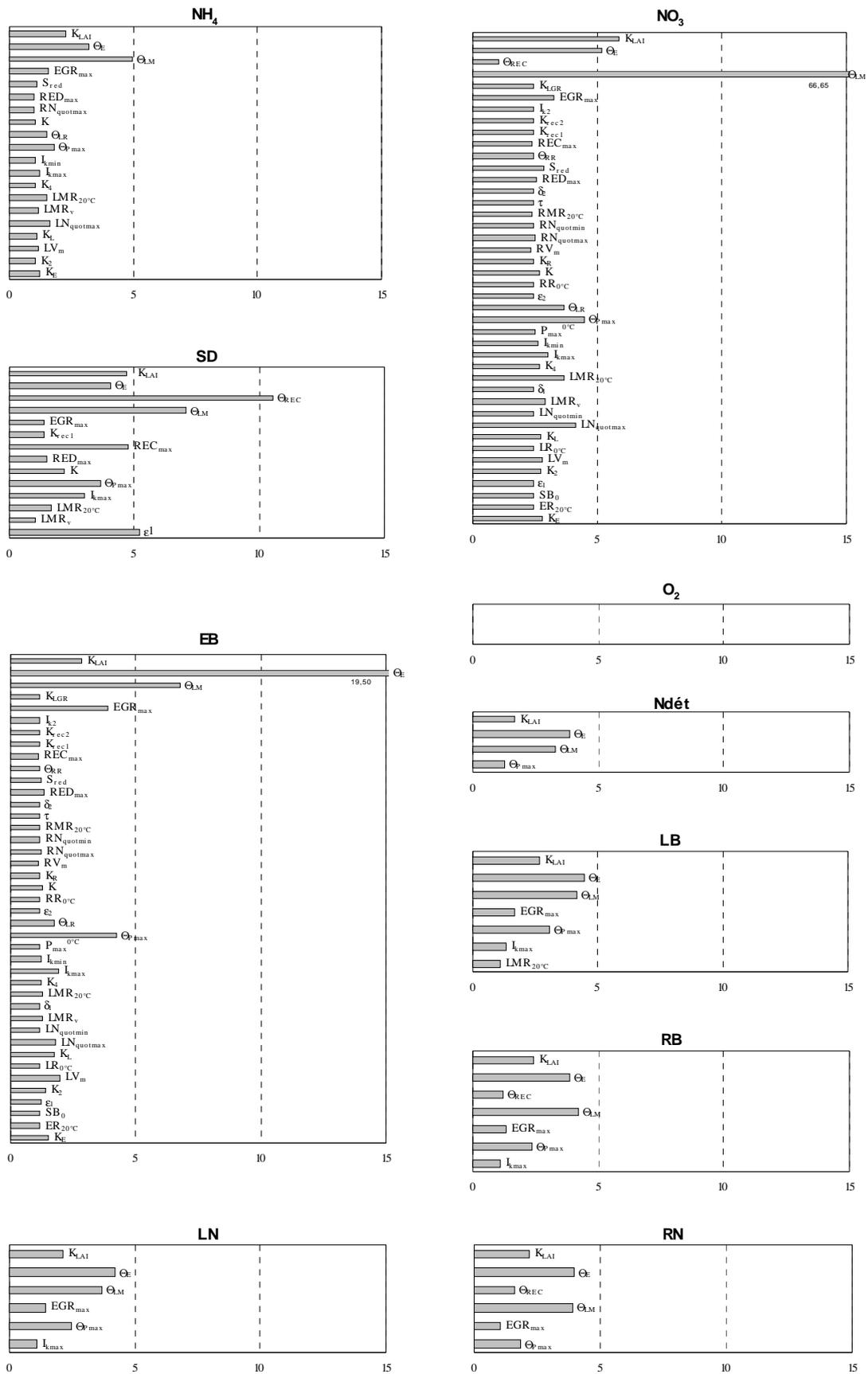


Figure II.12: Indices de sensibilité des paramètres pour chaque variable d'état. Seuls les paramètres ayant des indices supérieurs à 1 % sont présentés.

initiales de chaque variable d'état.

II.5.2 Résultats et discussion

La figure II.12 présente pour chaque variable d'état les paramètres dont la variation normalisée à 1 % entraîne une variation moyenne du modèle supérieure à 1 %.

Les deux variables ressortant de l'analyse comme étant les plus sensibles aux variations des paramètres sont les nitrates et la biomasse des épiphytes. Respectivement, pour les nitrates et la biomasse épiphytique, la totalité et la quasi-totalité (41 sur 42 au total) des paramètres entraînent des variations du modèle supérieures à 1 %. Cependant pour chacun d'eux, la grande majorité des paramètres ne causent qu'une faible variation du modèle (rarement supérieures à 5 %) à l'exception notable d'un paramètre bien plus sensible que tous les autres: les coefficients d'augmentation avec la température des processus de mortalité des feuilles (Θ_{LM}) pour la variable NO₃ et de croissance des épiphytes (Θ_E) pour EB.

En revanche, la variable d'état oxygène est particulièrement stable puisque aucune variation des paramètres ne vient perturber cette dernière de plus de 1 %.

Les paramètres Θ_{LM} , Θ_E , Θ_{Pmax} et K_{LAI} sont ceux dont les indices de sensibilité sont les plus forts et dont l'influence est généralisée et, à l'inverse, les paramètres K_{LGR} , $RN_{quotmin}$, K_R , RV_m , Θ_{RR} , $LR_{0^\circ C}$, $ER_{20^\circ C}$, $RR_{0^\circ C}$ sont ceux influençant le moins le modèle. On retrouve parmi ces derniers les paramètres contrôlant les processus de photosynthèse et de respiration, liés à la variable oxygène.

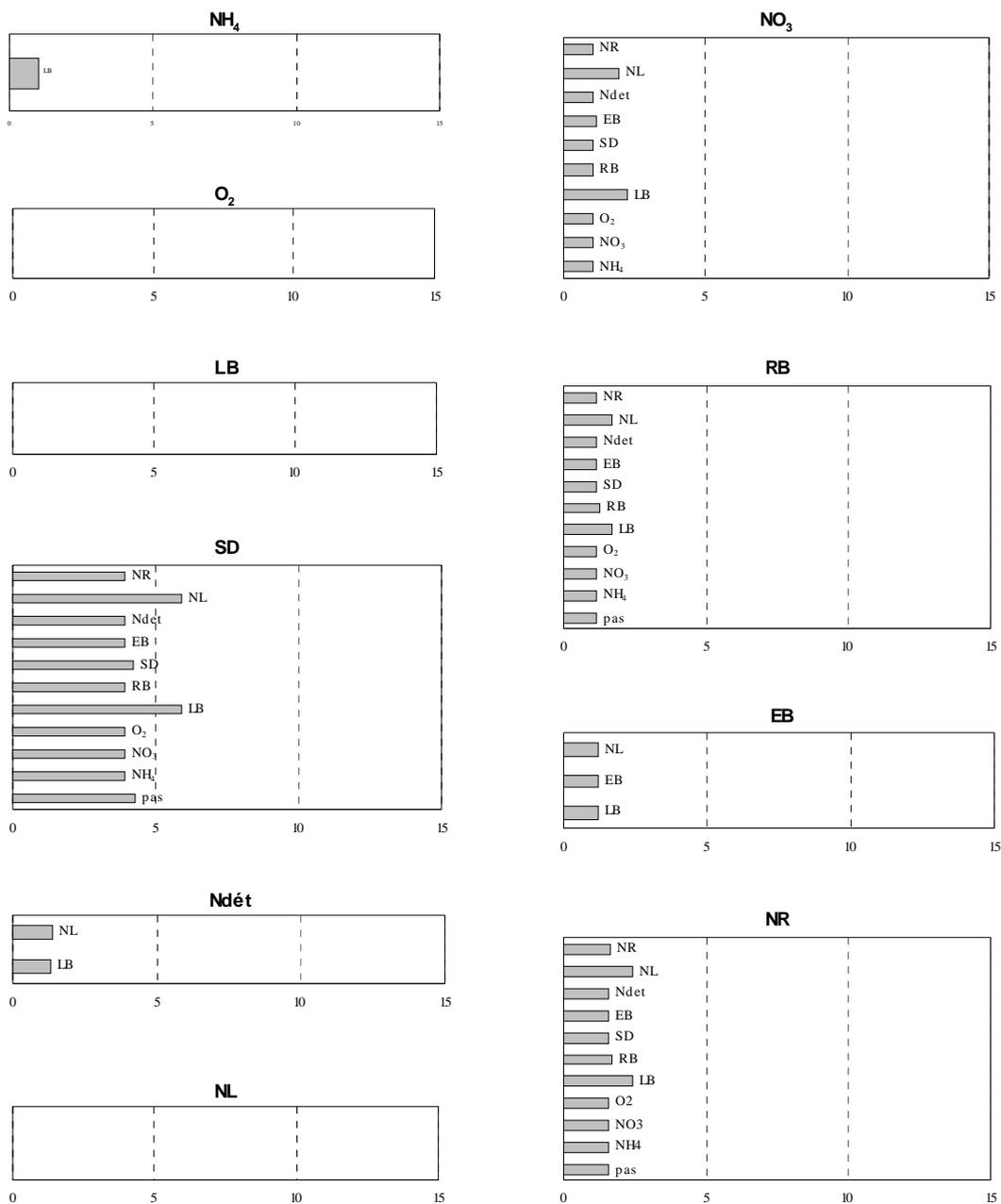


Figure II.13: Indices de sensibilité des conditions initiales de chaque variable d'état. Seuls les indices supérieurs à 1% sont présentés.

Il n'est pas très étonnant de constater par ailleurs que les paramètres des processus liés à la température (Θ_{LM} , Θ_E , Θ_{REC} , Θ_{Pmax} , etc ...) entraînent de grosses variations. En effet, du fait du type exponentiel des processus qu'ils contrôlent, de petites variations des paramètres peuvent entraîner de fortes variations des processus se répercutant ensuite sur les variables.

Sur la figure II.13 on peut observer l'influence des conditions initiales sur le modèle. D'une manière générale, les variations normalisées à 1 % des conditions initiales n'entraînent que des modifications du modèle inférieures à 5 % par rapport à la simulation de référence. La variable "densité" (SD) semble être la plus sensible et compte deux indices de sensibilité supérieurs à 5 % correspondant à des modifications exercées sur les conditions initiales des variables "contenu en azote des feuilles" et "biomasse épigée" (respectivement 5,88 % et 5,90 %). Trois variables sont très peu influencées par des variations des conditions initiales: la biomasse des feuilles, la teneur en azote des feuilles et l'oxygène.

En conclusion, l'analyse de sensibilité fait ressortir le besoin d'une vérification précise par des expérimentations nouvelles, des paramètres Θ_{LM} , Θ_E , Θ_{Pmax} et K_{LAI} et des équations des processus qui y sont liées: effet de la température sur la mortalité des feuilles, sur la croissance des épiphytes et le taux de production maximal des zostères. En revanche le modèle est peu sensible aux variations des paramètres liés à l'absorption de l'azote (K_{LGR} , $RN_{quotmin}$, K_R , RV_m , δ_1 , δ_2) ainsi qu'aux taux de respiration des zostères et de leurs épiphytes. Le modèle est d'autre part relativement robuste aux variations du pas d'intégration ou des conditions initiales.

L'analyse de sensibilité présentée dans ce travail ne rend en fait compte que de la sensibilité du modèle à la variation d'un seul paramètre à la fois et à une variation "standard" de ± 10 % pour tous les paramètres. La méthode de Monte-Carlo permet d'évaluer l'écart type d'une simulation moyenne en lançant un grand nombre de fois des simulations dont les paramètres que l'on fait varier sont sélectionnés par tirage au sort. Cette dernière est

Tableau II-11. Valeurs des conditions initiales des variables d'états entrées pour les différentes variables planctoniques: pico/nano-phytoplancton (pn-phy), micro-phytoplancton (micro-phy), micro-zooplancton (micro-zoo) et mézo-zooplancton (mézo-zoo).

<i>Variables d'état</i>	<i>Valeurs initiales</i>	<i>Référence</i>
pn-phy (mgchloro.m ⁻³)	1,0	CHAPELLE (com. pers.)
micro-phy (mgchloro.m ⁻³)	1,0	CHAPELLE (com. pers.)
micro-zoo (mgPF.m ⁻³)	15,0	CHAPELLE (com. pers.)
mézo-zoo (mgPF.m ⁻³)	20,0	CHAPELLE (com. pers.)

néanmoins très coûteuse en terme de temps de simulation et nous n'avons pas estimé nécessaire, au vu des résultats des simulations et de l'analyse de sensibilité, de l'appliquer au modèle MEZO-1D.

II.6 Exploitation du modèle: contributions relatives du phytoplancton et des herbiers dans la production de l'écosystème

II.6.1 Caractéristiques de la simulation

Le modèle MEZO-1D a été relancé sur l'année 1995, couplé au modèle de CHAPELLE *et al.* (2000), mais cette fois en tenant compte du phytoplancton en tant que variable d'état et non plus seulement comme variable forçante. Le modèle de CHAPELLE *et al.* (2000), considère deux tailles de phytoplancton (nano/pico-phytoplancton, diamètre des cellules < 20 μm , et micro-phytoplancton, diamètre des cellules 20-200 μm) et deux tailles de zooplancton (micro-zooplancton, 40-200 μm , et mézo-zooplancton, > 200 μm). Pour une description précises des équations contrôlant les variables planctoniques, se reporter à la publication citée ci-dessus. Les conditions initiales du modèle "zostère" sont les mêmes que celles utilisées précédemment (chapitre II.4) et pour les variables planctoniques, elles sont reprises dans le tableau II.11. Afin de se rapprocher de conditions plus réalistes, un apport d'azote est ajouté au modèle en tant que variable forçante d'une manière similaire à celle utilisée par CHAPELLE *et al.* (2000): l'entrée d'azote dans le système est calculé chaque jour en multipliant l'estimation de la quantité annuelle totale d'azote entrant dans la lagune (PICHOT *et al.*, 1994) par le pourcentage de pluie annuelle tombée dans la journée (données Météo France) et en ramenant ensuite la quantité d'azote calculée pour la lagune, à la surface de la boîte d'eau.

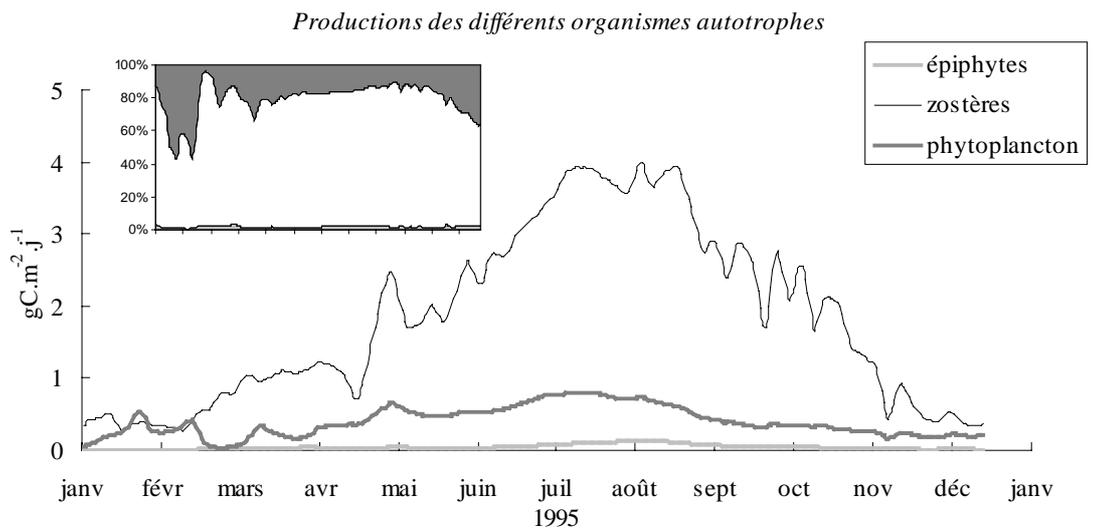
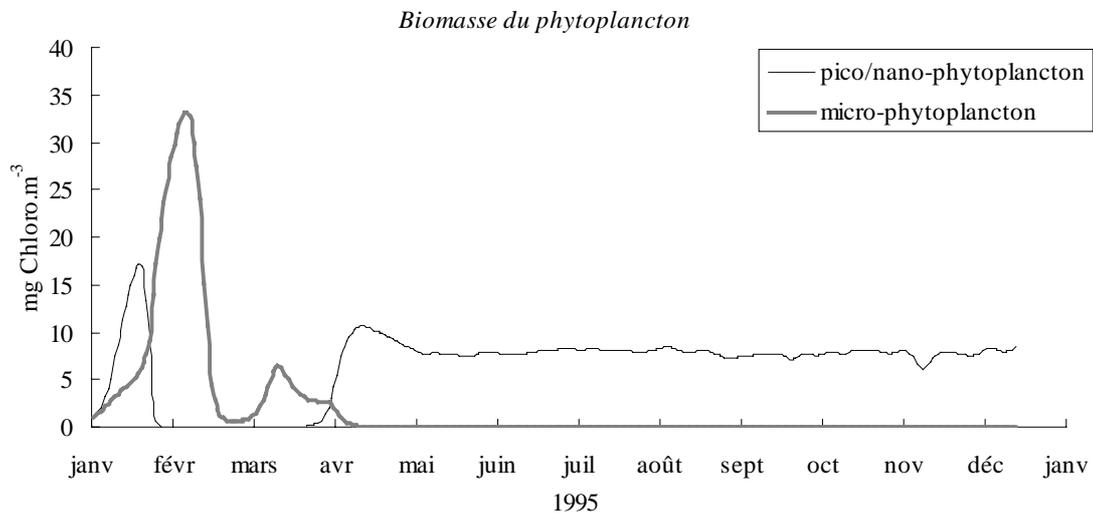
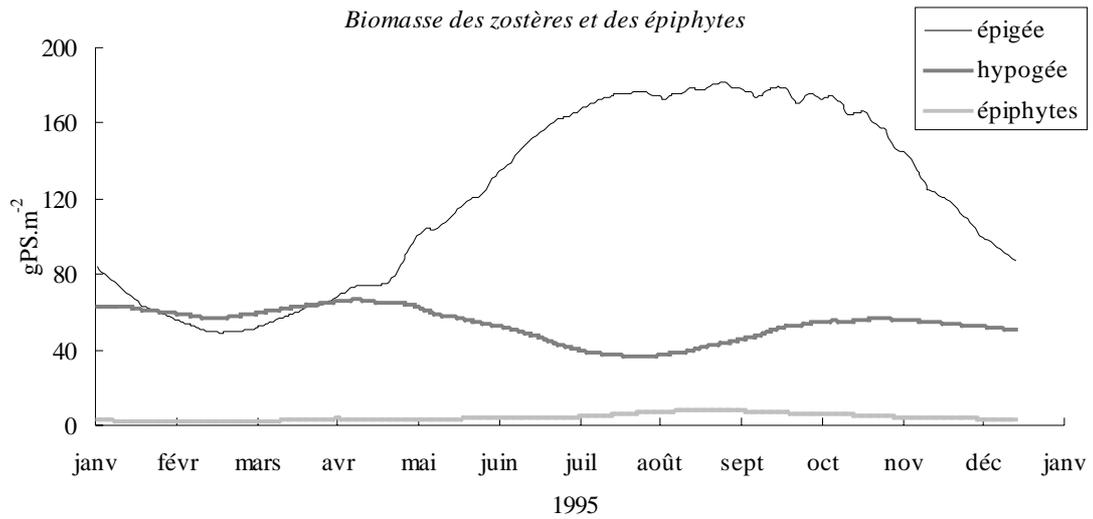


Figure II.14: biomasses végétales et contributions des différents producteurs à la production d'un écosystème simplifié constitué d'un herbiers à zostères, d'épiphytes et du compartiment planctonique. Simulation sur l'année 1995.

On considère par ailleurs que pour cette simulation, seuls des nitrates sont apportés par le bassin versant.

II.6.2 Résultats

Les figures II.14 et II.15 présentent les résultats de la simulation effectuée. Ces résultats sont des valeurs journalières, relevées chaque midi.

L'introduction de variables phytoplanctoniques dans le modèle, ne perturbe que faiblement l'évolution saisonnière de la biomasse des zostères. C'est essentiellement au niveau de la biomasse des épiphytes que l'on note une différence avec la simulation précédente (figure II.9). En effet, si le pic de biomasse des épiphytes se produit au même moment (fin de l'été) son amplitude est environ 4 fois inférieure (maximum atteint: 8 gPS.m^{-2}) à celle précédemment simulée. Le développement annuel du phytoplancton peut être divisé grossièrement en deux phases. Une première pendant l'hiver, où les pics de piconano-phytoplancton alternent avec ceux du micro-phytoplancton, et une seconde, à partir du printemps et jusqu'à l'hiver suivant, où le piconano-phytoplancton devient dominant et relativement stable. La stabilité du piconano-phytoplancton une grande partie de l'année est une caractéristique de ce groupe déjà mentionnée dans un compte rendu de l'URM 5 (ANONYME, 1996) et par CHAPELLE *et al.* (2000). Les teneurs en chlorophylle simulées sont de l'ordre de 8 mg.m^{-3} avec un pic de micro-phytoplancton atteignant 33 mg.m^{-3} au mois de février. Les pics d'hiver et de début de printemps semblent liés aux pluies abondantes pendant cette période (figure II.16),

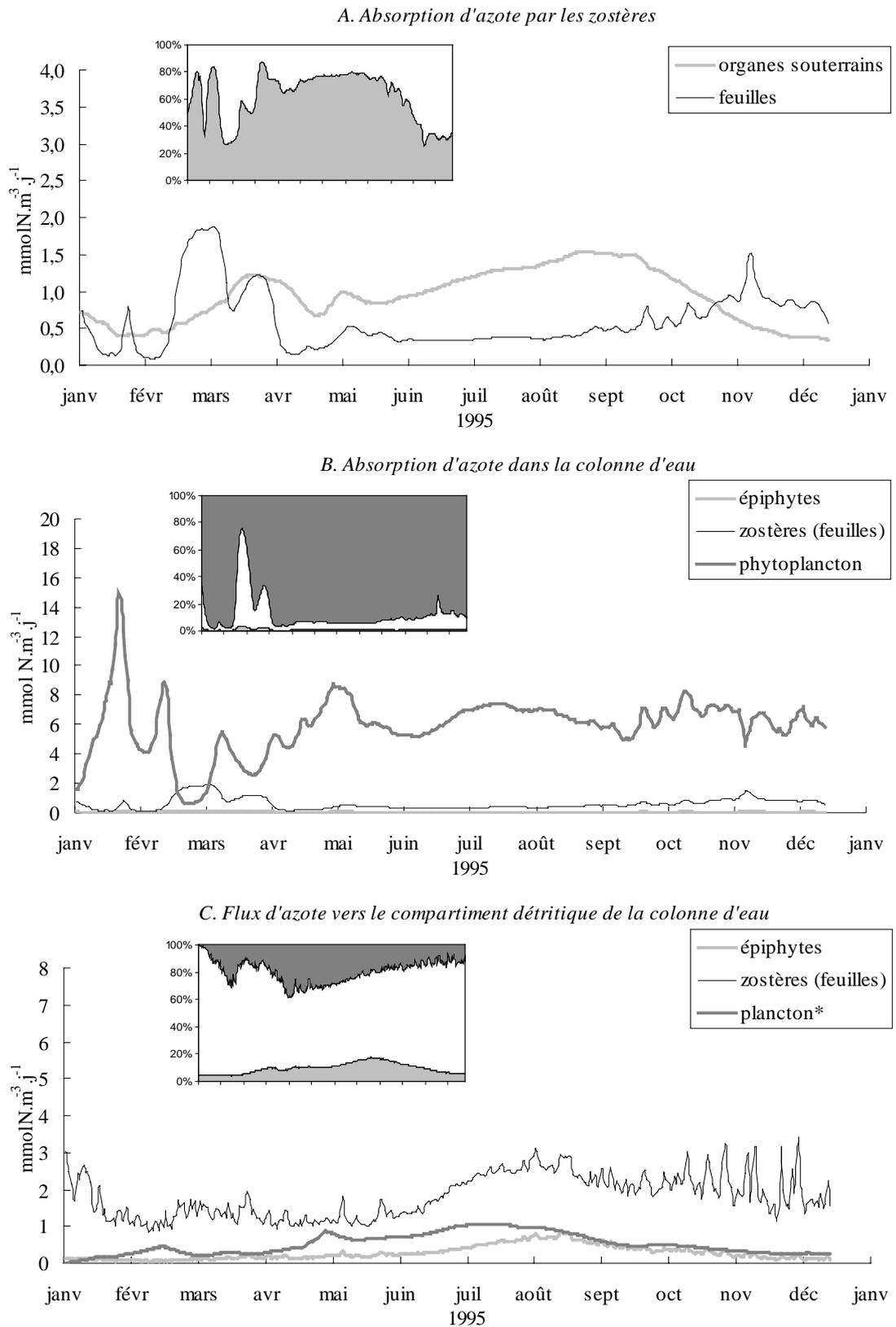


Figure II.15: A. Taux d'absorption azotée des différents organes des zostères (dans le sédiment et dans la colonne d'eau). B. Taux d'absorption d'azote des différents organismes autotrophes de la colonne d'eau. C. Flux d'azote vers le compartiment détritique de la colonne d'eau. *: le compartiment planctonique dans son entier (mortalité du phytoplancton plus mortalité du zooplancton) est considéré. En médaillon: contributions relatives de chaque compartiment producteur sur la production totale du système. Résultats de la simulation sur l'année 1995.

en revanche il semble que la production phytoplanctonique ait été limitée lors des pluies d'automne et de début d'hiver (pas de pic automnal simulé). Les teneurs en chlorophylle simulées sont de toute façon comparables aux mesures réalisées par A. VAQUER en 1993-1994 et publiées dans la thèse de GASC (1997) au site TB (centre de l'étang, hors zone conchylicole): moyenne annuelle = 3 mg.m^{-3} (min = $0,32 \text{ mg.m}^{-3}$, max = 25 mg.m^{-3}) ; ainsi qu'à celles mesurées l'été 1994 (juin, juillet et août, zone conchylicole A) et publiées par SOUCHU (1998 b): min = $0,1 \text{ mg.m}^{-3}$, max = 15 mg.m^{-3} . Elles sont par contre assez nettement supérieures aux concentrations en chlorophylle *a* mesurées par LAUGIER (1998) au site sud durant l'année 1995: toujours inférieures à 5 mg.m^{-3} . Cette différence n'est cependant pas étonnante si l'on considère que le site sud de LAUGIER (1998) se trouve situé contre le lido sableux de la lagune, très éloigné de l'influence du bassin versant, alors que le modèle considère que les pluies ont un impact immédiat sur les entrées d'azote dans la colonne d'eau simulée.

L'observation des contributions relatives de chaque compartiment à la production totale de l'écosystème montre une prédominance de la production de l'herbier la majeure partie de l'année (plus de 80 % de la production totale au printemps et en été). La production simulée du phytoplancton demeure néanmoins loin d'être négligeable avec environ 20 % de la production totale pendant la période estivale. En hiver, le modèle calcule des contributions relatives inverses avec une production phytoplanctonique supérieure à celle de l'herbier (environ 60 % de la production totale en février et mars). La participation des épiphytes reste très discrète quelque soit la période de l'année du fait de leur faible biomasse (au maximum 8 % de la production totale au mois de novembre).

Les parts respectives d'azote absorbé par les feuilles de zostère dans la colonne d'eau ou par les racines dans le sédiment varient au cours de l'année (figure II.15 A). Le modèle calcule

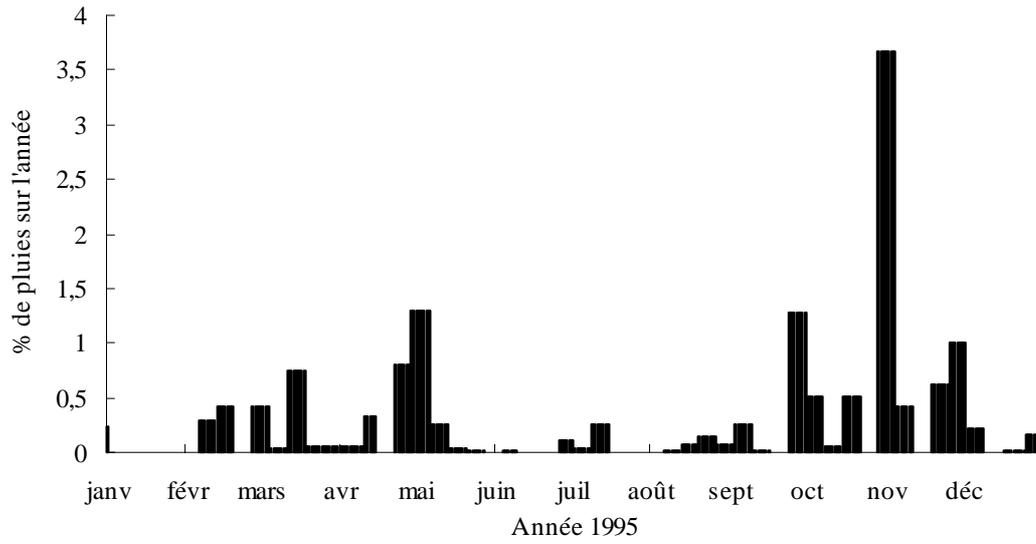


Figure II-16: Pourcentage journalier des pluies tombées sur l'année 1995. Ces valeurs sont entrées comme variable forçantes dans le modèle et permettent de calculer l'apport journalier d'azote par le bassin versant.

en effet que si, en fin d'automne et en hiver, la contribution des feuilles à la demande totale de la plante est supérieure à celle des organes souterrains (52 % en moyenne et atteignant 74 % en mars), au printemps et en été, ce sont les racines qui répondent à l'essentiel de la demande azotée (73 % en moyenne). Il semble donc que, comme l'ont déjà mentionné pour l'espèce *Zostera marina* SHORT et Mc ROY (1984), ZIMMERMAN *et al.* (1987) et PEDERSEN et BORUM (1992), les feuilles jouent un rôle important dans l'absorption azotée de la plante. On pourra de plus noter que les vitesses d'absorption de l'azote sont plus fortes pour les feuilles que pour l'hypogée, ce qui leur permet de réagir rapidement aux variations soudaines des concentrations de la colonne d'eau. Ainsi, l'hypothèse selon laquelle l'épigée se conduit comme une "éponge à ammonium" alors que l'absorption par l'hypogée correspond plus à un "pompage de routine" (SHORT et McROY, 1984, PELLIKAAN et NIENHUIS, 1988) concorde avec nos simulations. En effet les pluies plus fréquentes en automne et en hiver sont rapidement suivies par les pics d'absorption foliaire alors qu'au cours de l'été, c'est l'hypogée qui puise dans le sédiment la majorité de l'azote nécessaire au maintien de la forte production estivale.

Lorsqu'on compare l'impact simulé des différents organismes autotrophes sur l'azote de la colonne d'eau (figure II.15 B), il apparaît que le phytoplancton reste le principal consommateur presque tout au long de l'année, avec un pompage en moyenne sur l'année dix fois plus important que celui des feuilles de zostères. Dans leur modèle, OSHIMA *et al.* (1999), sur une période beaucoup plus courte avaient obtenu des résultats comparables. Il n'est pas étonnant de constater un pompage plus faible des zostères dans la colonne d'eau comparé à celui du phytoplancton si l'on considère d'une part que les zostères répondent aussi à leur demande par l'intermédiaire des organes souterrains, et que d'autre part, elles ont développé des mécanismes efficaces de redistribution interne de l'azote (PEDERSEN et BORUM 1992 et 1993). Tout ceci leur permet de maintenir, jusqu'à un certain point bien

entendu, une production relativement importante pendant l'été. Par ailleurs, le turn-over rapide des cellules phytoplanctoniques implique un pompage de l'azote très important lors des phases de croissance intense. Il est donc probable, et les résultats du modèle vont dans ce sens, que si une compétition existe entre phytoplancton et zostères dans la lagune de Thau, elle ne soit pas liée directement aux nutriments mais plutôt à la lumière, les épisodes d'explosion phytoplanctonique se traduisant par une augmentation des coefficients d'extinction de la lumière dans la colonne d'eau. Cette hypothèse semble confirmée par la distribution des herbiers à zostères au sein des structures conchylicoles. En effet, la profondeur maximale de distribution de l'herbier y est plus importante que hors des zones conchylicoles (LAURET 1990 et comm. pers.). Il est probable que la filtration intense par les bivalves cultivés et la faune associée induit une clarté plus importante de l'eau, permettant la survie des zostères à des profondeurs plus grandes qu'ailleurs (DESLOUS-PAOLI, comm. pers.). La comparaison effectuée par GASC (1997) de mesures de concentrations en matière organique particulaire dans la colonne d'eau réalisées dans une zone conchylicole (station ZA) et hors zone conchylicole (station RQ, Roquerolles) vont dans le sens de cette hypothèse. En effet, quelque soit la saison, les concentrations en matière organique particulaire sont plus faibles au point ZA qu'au point RQ (GASC 1997, pp. 83-85).

L'absorption d'azote par les épiphytes reste très faible par rapport aux autres producteurs, du fait de leur faible biomasse. Elle atteint au maximum 3,2 % de la consommation totale d'azote. Ce maximum est atteint début mars, au moment où la biomasse phytoplanctonique simulée est la plus faible de toute l'année. Il est possible que les épiphytes, qui ont une dynamique semblable au phytoplancton dans le modèle (vitesse d'absorption, turn-over rapide, ...) et la même source d'azote (la colonne d'eau), entrent en compétition avec le phytoplancton en ce qui concerne les nutriments. Cette hypothèse demande cependant à être confirmée.

Les flux d'azote calculés liés à l'arrachage et à la mortalité des herbiers vers le compartiment détritique sont les plus importants en comparaison avec la mortalité des autres producteurs primaires. Et ceci tout au long de l'année (figure II.15 C). Le modèle calcule en effet que l'apport d'azote détritique lié à la mortalité des feuilles de zostère représente 69,4 % des entrées annuelles dans le compartiment détritique. Les épiphytes et le plancton (phytoplancton plus zooplancton) contribuent respectivement à 10,7 et 19,9 % du flux d'azote total annuel vers ce compartiment. Ces chiffres soulignent l'importance des herbiers à phanérogames au niveau des flux vers le stock détritique, comme l'avaient déjà fait remarquer PERGENT *et al.* (1994) pour les herbiers de posidonies en Méditerranée. L'arrachage des feuilles de zostère est maximum en fin d'été et en automne avec une grande influence des forts coups de vent automnaux enregistrés sur la zone. La mortalité du plancton est pour sa part maximum durant l'été et celle des épiphytes en fin de période estivale. Si pour les épiphytes, principalement composés de diatomées (AUBY 1991, et références incluses), on peut vraisemblablement supposer que les épiphytes morts se décomposent à une vitesse proche de celle du phytoplancton, il n'en est pas de même pour les feuilles de zostères qui subissent une décomposition plus lente (AUBY, 1991, BOURGUES *et al.*, 1996). En effet, selon RICE et TENORE (1981), PELLIKAAN (1982) et BOURGUES *et al.* (1996), la vitesse de décomposition des végétaux marins est dépendante de leur composition chimique, de la fragmentation des tissus par les animaux et par l'action de l'hydrodynamisme (qui facilite la colonisation par les micro-organismes) et de la présence ou non de substances toxiques (des acides phénoliques par exemple) relarguées pendant le processus de décomposition. Le devenir de la matière organique détritique est donc différent selon qu'il s'agisse de fragments de feuilles ou de petites cellules. En effet même si le relargage de l'azote des feuilles de *Z. noltii* est un processus relativement rapide comparé à la lyse des grandes molécules celluloses, les expériences en laboratoire comme celles réalisées *in situ* des auteurs

suscités, montrent un relargage très lent (la teneur en azote subit une diminution d'environ 1/3 en 3 mois) quand les feuilles ne sont pas enfouies dans le sédiment. Il est donc probable que dans une zone à fort hydrodynamisme comme l'est l'herbier à *Z. noltii* du sud de la lagune, les feuilles de zostères sont exportées vers des zones plus calmes (ou rejetées sur les grèves) ou elles sédimentent avant de se décomposer. A l'inverse les cellules planctoniques sont décomposées rapidement (DUARTE 1995, ZHUANG *et al.* 1993) et participent donc vraisemblablement à la régénération au sein de l'herbier. Les résultats de flux d'azote vers le compartiment détritique calculés par le modèle sont donc à prendre avec précaution car ils ne prennent pas en compte l'exportation du matériel détritique lentement dégradé.

II.7 Conclusions et perspectives

Le modèle MEZO-1D, couplé au modèle de CHAPELLE *et al.* (2000), nous a permis de simuler sur une période de un an, un écosystème théorique peu profond déjà fort complexe comprenant trois classes de producteurs primaires (le phytoplancton, les zostères et les épiphytes), le zooplancton, les phénomènes de reminéralisation benthique et dans la colonne d'eau, les échanges à l'interface eau/sédiment, etc. Les simulations obtenues ont été validées par des mesures de terrain et ont permis de définir les contributions respectives des différents producteurs à la production végétale totale ainsi que leurs impacts sur le cycle de l'azote. Ce modèle peut d'ores et déjà être étendu à un système à 3 dimensions.

Au sein de l'écosystème simplifié défini, l'herbier à zostères représente le compartiment le plus productif devant le phytoplancton et les épiphytes. Cependant, sa capacité à puiser les nutriments dans le sédiment et les mécanismes de redistribution interne et de stockage de l'azote font que son impact sur l'azote inorganique dissous dans la colonne d'eau est inférieur à celui du phytoplancton.

Par ailleurs les variations saisonnières des quotas en azote des feuilles et des organes souterrains montrent un minimum en été qui pourrait être à l'origine d'une limitation de la production estivale observée lors des campagnes de mesure "cloches benthiques". Les épiphytes représentent un compartiment particulièrement sensible du modèle. Ainsi l'introduction d'apports d'azote dans le système ainsi que des variables simulant le développement du compartiment planctonique, a fait chuter de façon importante le développement des épiphytes. Il est probable qu'une compétition a lieu entre le phytoplancton et les épiphytes mais de nouvelles études seront sans doute nécessaires pour confirmer cette hypothèse. Pour finir, la forte production des zostères se traduit par un flux de matière important vers le compartiment détritique qui, compte tenu de l'hydrodynamisme, sera exporté plus ou moins loin de l'herbier avant d'être décomposé pour participer à la production régénérée.

Il est important de garder à l'esprit que les conclusions obtenues et les hypothèses émises grâce au modèle MEZO-1D ne sont valables que dans le cas théorique défini au chapitre II.3.3 (une seule colonne d'eau peu profonde, surmontant trois couches de sédiment), et ne concernent donc, par définition, que des variations temporelles. Le couplage de MEZO-1D à un modèle tridimensionnel doit être réalisé pour permettre de considérer les variations spatio-temporelles du système et d'observer ainsi l'impact des macrophytes sur la lagune dans sa totalité. Il permettra par ailleurs d'être plus réaliste dans la prise en compte par le modèle des apports de nutriments par le bassin versant. C'est ce que nous proposons dans le chapitre suivant.

TROISIEME PARTIE:

**MODELISATION DE L'IMPACT DES MACROPHYTES SUR LES CYCLES DE
L'AZOTE ET DE L'OXYGENE DANS LA LAGUNE DE THAU**

III.1 Description du modèle 3D couplé physique-biologie de P. LAZURE et A. CHAPELLE

Le modèle numérique couplé physique-biologie de la lagune de Thau de LAZURE (Ifremer Brest DEL/AO) et CHAPELLE (Ifremer Brest DEL/EC) a été développé dans le cadre des programmes PNOG puis PNEC "Lagunes Méditerranéennes" à partir des années 1997-1998. Le modèle physique d'une part et biologique d'autre part avaient toutefois été développés antérieurement mais de façon séparée. Le modèle hydrodynamique tridimensionnel (LAZURE, 1992) a été construit dans le but de compléter la vision plane offerte par le modèle numérique à deux dimensions horizontales de MILLET (1989) développé dans le cadre du programme Ecothau (AMANIEU *et al.*, 1989). Le modèle biologique (CHAPELLE *et al.*, 1994, CHAPELLE, 1995, CHAPELLE *et al.*, 2000) avait pour sa part l'objectif de simuler les cycles de l'oxygène et de l'azote dans la lagune, en s'appuyant sur les nombreux travaux effectués dans le cadre des programmes Ecothau, Oxythau et PNOG (ANONYME, 1994, DESLOUS-PAOLI, 1995). Afin de limiter les durées de calcul d'un modèle biologique déjà fort complexe, ce dernier avait été développé sur la base d'un modèle en boîtes à l'aide du logiciel ELISE (MENESGUEN, 1990), qui permet le calcul des échanges advectifs entre les boîtes en fonction des résultats d'un modèle hydrodynamique à mailles fine, en l'occurrence celui de MILLET (1989).

Le couplage des deux modèles est effectif et a déjà apporté de premiers résultats intéressants en particulier concernant la modélisation des crises anoxiques dans la lagune de Thau (CHAPELLE *et al.*, sous presse). Sa structure lui permettant de rester facilement modulable pour y insérer les équations de tel ou tel processus bio-géochimique, il nous a paru logique de le choisir comme support pour la modélisation de l'impact des macrophytes sur les cycles de l'oxygène et de l'azote.

III.1.1 Le modèle hydrodynamique

Le modèle utilisé pour calculer la circulation des masses d'eau de la lagune de Thau, leur température et leur salinité, est un modèle tridimensionnel développé par LAZURE (1992). Ce dernier s'appuie sur les hypothèses classiques en milieu littoral d'hydrostaticité et de conservation de la chaleur et du sel (hypothèses de Boussinesq).

Dans le plan horizontal, l'espace est discrétisé en mailles régulières de 400 m de cotés et, dans le plan vertical, un changement de repère (coordonnées sigma) permet de conserver un nombre constant de mailles, égal à 10, depuis le fond jusqu'à la surface. L'épaisseur des mailles sur la verticale varie donc en fonction de la profondeur au point considéré.

La topographie utilisée est basée sur les relevés bathymétriques du Service Hydrographique de la Marine Nationale (SHOM). Les échanges avec la mer sont pris en compte par une ouverture au niveau des canaux de Sète. Ils sont contrôlés à la fois par la marée astronomique et la marée barométrique, la différence de niveau entre la mer et l'étang fixant la vitesse et le sens du courant dans les canaux. Les mesures de courant dans les canaux de Sète ainsi que des hauteurs de l'étang effectuées par l'IMFT-BCEOM (1987) ont permis la validation du modèle. Les débits des dix cours d'eau les plus importants, permettent de prendre en compte les apports d'eau douce du bassin versant.

Le modèle simule les courants, la température et la salinité de l'eau. Les variables nécessaires aux simulations sont la nébulosité, la température et l'humidité relative de l'air, la pression atmosphérique, la vitesse et la direction du vent (toutes ces variables sont considérées constantes sur l'ensemble la zone), ainsi que les positions et les débits des sources d'eau douce.

Plusieurs cas de vent ont été simulés et permettent de caractériser le fonctionnement hydrodynamique de la lagune. La circulation générale dans la lagune de Thau est dominée

principalement par le vent, les échanges avec la mer n'induisant que peu de circulation même s'ils maintiennent le caractère marin de l'étang (MILLET, 1989, LAZURE, 1992). Lorsque le vent souffle, des cellules de circulation cyclonique de taille et en nombres variables, se forment en fonction de la bathymétrie. Les courants horizontaux maximums sont obtenus lorsque le vent souffle dans l'axe de la lagune (vents de nord est ou de sud-ouest), les vents de sud-est ou de nord-ouest induisant les plus fortes variations de courant sur la verticale. Du fait de la relative faible profondeur du bassin, le mixage des eaux est atteint dès que le vent souffle modérément (10-15 nœuds). La formation de thermoclines est rare, compte tenu de statistiques de vent exceptionnelles indiquant en moyenne au maximum 5 jours de vent nul par an (MILLET, 1989). Des picnoclines très temporaires peuvent se créer au voisinage des canaux de Sète quand il existe un fort gradient de salinité entre la mer et l'étang ou quand de fortes pluies très soudaines apportent de grandes quantités d'eau douce dans le bassin (c'est probablement le cas lors des forts orages d'été et d'automne liés au climat de type Méditerranéen).

III.1.2 Le modèle biologique

Le modèle biologique couplé au modèle hydrodynamique précédemment décrit est basé sur le modèle d'écosystème de la lagune de Thau de CHAPELLE *et al.* (2000). Ce dernier a cependant été simplifié de façon à limiter les temps de calculs: les quatre variables planctoniques (nano-picophytoplancton, micro-phytoplancton, micro-zooplancton et méso-zooplancton) ayant été regroupées deux à deux de façon à n'en conserver que deux, l'une représentant le phytoplancton et l'autre le zooplancton. L'évolution de cinq autres variables d'état est décrite par le modèle biologique: deux variables représentent l'azote inorganique

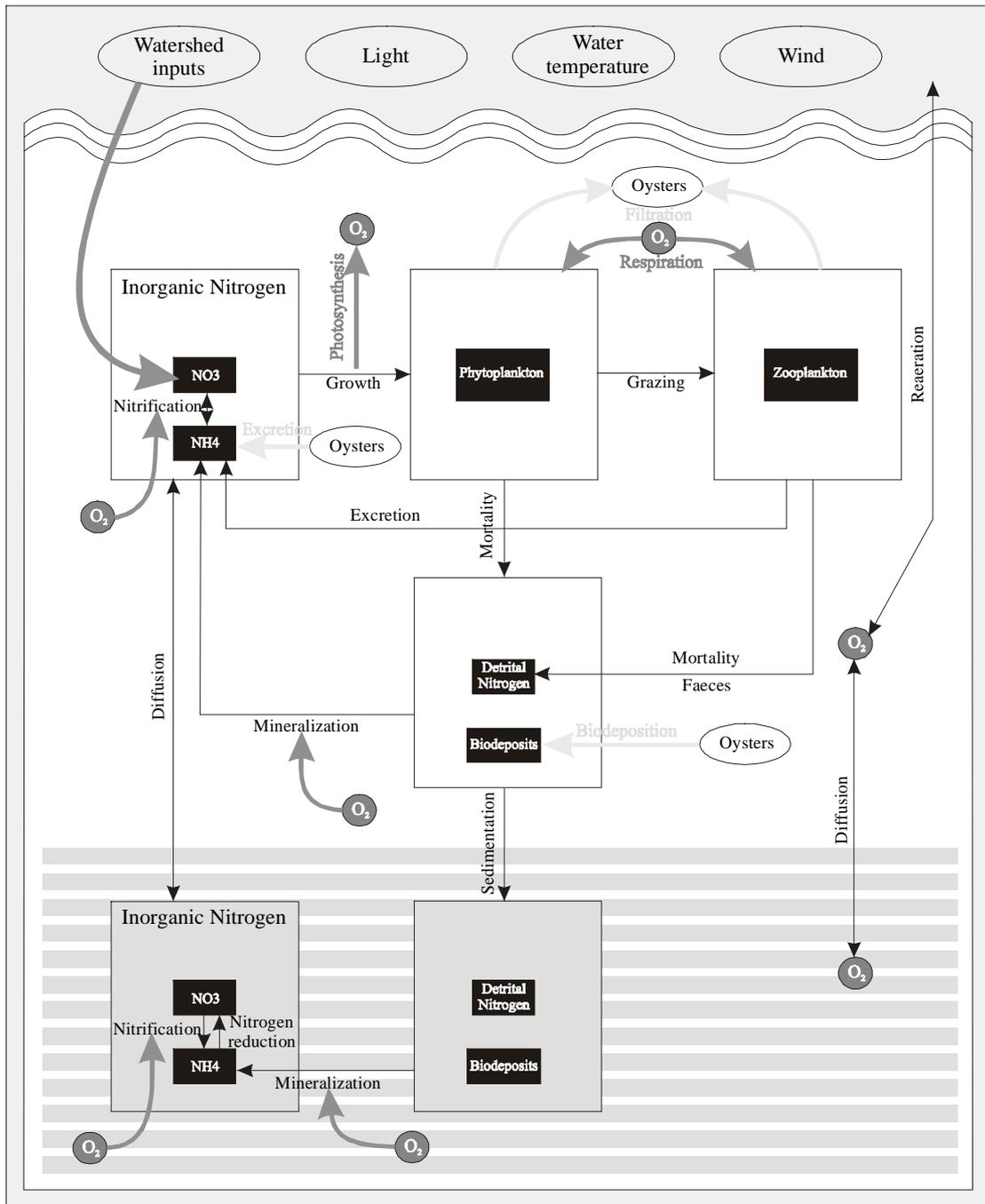


Figure III.1: Schéma conceptuel du modèle tridimensionnel d'écosystème de la lagune de Thau (d'après CHAPPELLE *et al.*, 2000).

dissous: l'ammonium, produit du recyclage azoté principal, et les nitrates plus nitrites, la source principale d'azote en provenance du bassin versant. Deux autres variables représentent l'azote organique détritique: les détritiques provenant de la mortalité du phytoplancton et du zooplancton et des fécès du zooplancton, et les biodépôts provenant des fécès et pseudofécès des huîtres en élevage. Pour finir, la variable oxygène permet de prendre en compte les processus de photosynthèse et de respiration, de minéralisation aérobie de la matière organique détritique, de nitrification de l'ammonium et de ré aération à l'interface air-mer.

A ces sept variables d'état se rajoutent les huîtres cultivées, regroupées au sein d'une variable forçante de biomasse constante, mais dont l'impact se fait sentir à plusieurs niveaux: la prédation sur le plancton, l'excrétion d'ammoniaque (cycle de l'azote), la respiration (cycle de l'oxygène) et la biodéposition.

De façon à prendre en compte le cycle bio-géochimique à la fois dans l'eau et dans le sédiment, des mailles de sédiments sont rajoutées au maillage hydrodynamique. Par souci de simplification, une seule couche de 30 cm d'épaisseur est ajoutée. Les variables oxygène dissous, ammonium, nitrates, azote organique détritique et biodépôts y sont présentes.

Les apports du bassin versant sont aussi considérés comme variable forçante du modèle. Les dix rivières les plus importantes ont été sélectionnées et leurs concentrations en oxygène dissous, ammonium et nitrates fixées pour toute la durée de la simulation. Les mesures de débits des deux plus gros cours d'eau (la Vène et le Pallas) sont disponibles pour certaines périodes (contrat de baie, ANONYME, 1997) et sont utilisés pour calculer les débits d'autres cours d'eau plus petits en fonction du rapport entre les surfaces de sous bassin versant. Les débits journaliers obtenus permettent ensuite de calculer la quantité de substance dissoute parvenant chaque jour dans la lagune. Une maille est affectée à la position de chaque fleuve et reçoit ses entrées.

Les entrées marines sont calculées suivant le même schéma, les concentrations en oxygène dissous, ammonium et nitrates étant fixées au départ d'après les mesures en mer de SOUCHU *et al.* (1997). La seule différence réside dans le fait que les débits sont calculés par le modèle hydrodynamique, au lieu d'être entrés en variable forçante.

Les flux de matières entre variables d'état se font en terme d'azote, ce composé ayant été reconnu comme limitant pour la production primaire dans la lagune de Thau (PICOT *et al.*, 1990). Seule la variable oxygène dissous reste exprimée en $\text{gO}_2.\text{m}^{-3}$, les interactions entre cette dernière et les variables azotées sont calculées en fonction des quotients métaboliques (voir encadré II.2) ou des quotients stœchiométriques. La figure III.1 présente le schéma conceptuel du modèle biologique.

Les simulations effectuées jusqu'ici font apparaître plusieurs points importants concernant le fonctionnement de l'écosystème de la lagune. Le modèle met par exemple en avant la prédominance des processus de relargage d'azote par les sédiments, en particulier durant l'été. Viennent ensuite les phénomènes de minéralisation de la matière organique dans la colonne d'eau. Ces deux processus participent au maintien d'une production régénérée durant la période estivale. A l'inverse durant les périodes de pluies, en général à l'automne, les blooms phytoplanctoniques sont principalement dus aux apports du bassin versant et caractérisent la production nouvelle (CHAPELLE *et al.*, 2000).

L'impact des zones conchylicoles a, par ailleurs, été clairement mis en évidence par le modèle. Cet impact se joue à différents niveaux tels qu'un relargage plus intense de l'azote issu de la reminéralisation par le sédiment (grande richesse en matière organique détritique due à la biodéposition), des teneurs en phytoplancton et en zooplancton plus faibles que dans le reste de la lagune de même qu'un impact sur l'équilibre des espèces planctoniques (dominances, successions ...), ainsi qu'une propension à la baisse des concentrations en oxygène dissous dans ces secteurs (respiration active des huîtres plus utilisation accrue de

l'oxygène pour la minéralisation). Ces points confirment les mesures de flux d'oxygène dissous et d'azote effectuées dans et hors des secteurs conchylicoles, à la fois à l'interface eau-sédiment et dans la colonne d'eau, par MAZOUNI (1995) et MAZOUNI *et al.* (1996 et 1998).

III.1.3 Le couplage des deux modèles

Le modèle couplé fonctionne sur le schéma général suivant: après avoir lu les fichiers des conditions météorologiques et des débits des fleuves, les calculs de courant horizontaux et verticaux puis de la température et de la salinité sont effectués, l'advection des variables dissoutes et particulaires est déduite des courants calculés et enfin les calculs liés aux interactions biologiques sont réalisés.

A chaque demi pas de temps (la discrétisation temporelle utilisée dans le modèle hydrodynamique impliquant un calcul tous les demi pas de temps) les composantes de la physique sont calculées pour toutes les mailles puis la subroutine calculant les variations dues à la biologie dans chaque maille est appelée.

III.2 Analyse spatiale des peuplements phytobenthiques et proposition d'une cartographie simplifiée des macrophytes de la lagune de Thau

III.2.1 Introduction

La réalisation d'un modèle spatial (3D) du rôle des macrophytes dans l'étang de Thau, passe par la connaissance de la distribution des espèces présentes. Plusieurs cartographies sont d'ores et déjà disponibles dans la littérature, les thèses de BEN MAIZ (1986) et, plus



Figure III.2: Position des stations échantillonnées lors des campagnes de réactualisation de la flore de mai et juin 1998 réalisées par VERLAQUE, BELSHER et DESLOUS-PAOLI dans le cadre du PNOC "Lagunes Méditerranéennes", chantier Macrophytes.

récemment de GERBAL (1994) se basant sur la campagne d'échantillonnage menée en novembre 1986 (programme Ecothau, AMANIEU *et al.*, 1989).

Au printemps 1998, dans le cadre du programme "Lagunes Méditerranéennes" une actualisation de la flore des substrats meubles de la lagune de Thau a été réalisée par MM. VERLAQUE, BELSHER et DESLOUS-PAOLI (non publié). C'est sur la base de ces travaux que la présente étude tente de proposer une cartographie simple, la plus représentative possible, point de départ indispensable au développement d'un modèle capable de simuler l'impact des macrophytes sur les cycles de l'azote et de l'oxygène de l'étang de Thau.

Le but final étant de coupler le modèle macrophyte à un modèle 3D à mailles fines, l'objectif reste de savoir affecter des espèces et des valeurs de biomasse algale représentatives de chacune des mailles.

III.2.2 Les espèces retenues

La lagune de Thau compte plus de 180 espèces différentes de macrophytes, dont une quarantaine d'origine exotique. Le caractère marin, la taille et la profondeur importante et les transferts de coquillages avec d'autres régions (facteur bien connu d'introduction de nouvelles espèces) font de Thau une lagune remarquable du point de vue de sa diversité spécifique (VERLAQUE et BELSHER, comm. pers.). Un tel degré de complexité est absolument incompatible avec la modélisation d'un écosystème. Des choix et des hypothèses, aussi cohérents que possible, ont par conséquent dû être fait afin de rendre la formulation du modèle possible.

Sur les 184 espèces recensées dans la lagune de Thau (GERBAL, 1994 et cartographie

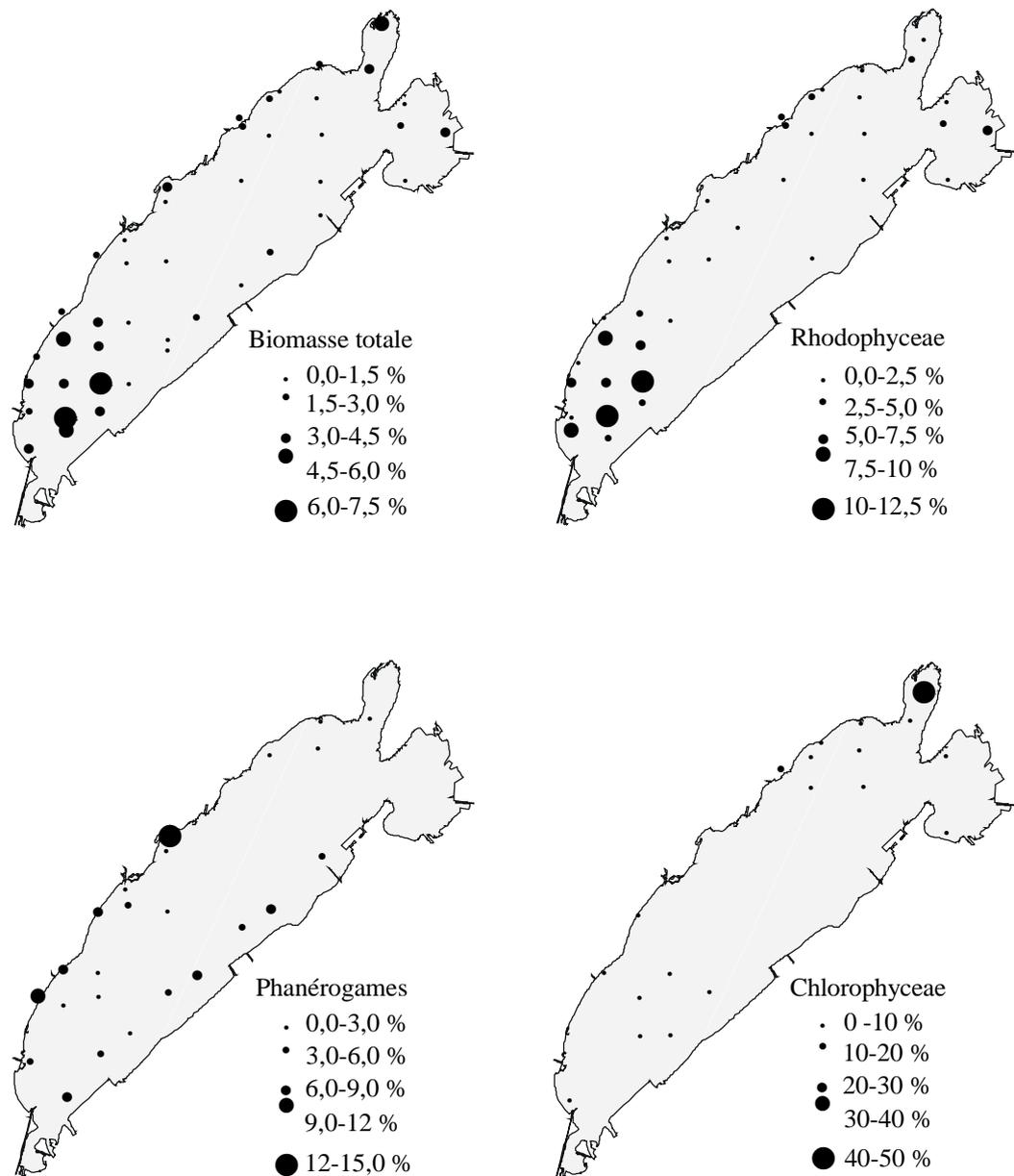


Figure III.3: Les grands groupes de macrophytes dans la lagune de Thau (campagnes de mai et juin 1998). Les cercles noirs expriment les dominances quantitatives de chaque station (rapport en pourcentage entre la biomasse d'une station et la biomasse totale de toute les stations).

1998), 37 ont des biomasses non négligeables et 11 semblent pouvoir être retenues sur le critère empirique suivant: biomasse supérieure ou égale à 1% de la biomasse totale de l'ensemble des macrophytes collectées. Des groupements d'espèces proches physiologiquement peuvent ensuite être envisagés de la façon suivante (VERLAQUE, comm. pers.):

1. *Zostera marina* - *Zostera noltii* (phanérogames)
2. *Ulva rigida* - *Monostroma obscurum* (Chlorophyceae, Ulvaceae)
3. *Halopitys incurvus* - *Rytiphloea tinctoria* - *Alsidium corallinum* - (*Gracilaria dura*). (Rhodophyceae, Florideophyceae)
4. *Gracilaria compressa* - *Gracilariopsis longissima* - (*Gracilaria dura*). (Rhodophyceae, Gracilariales)
5. *Chaetomorpha linum*. (Chlorophyceae, Cladophorales)

Deux espèces *Cladophora liniformis* et *Cutleria multifida* (la seule algue brune, classée dans les biomasses “ non négligeables ”) peuvent présenter des biomasses relativement importantes. Cependant le caractère très saisonnier de leur développement permet de les écarter dans un premier temps.

Les figures III.2 et III.3 présentent le réseau des stations prospectées et l'abondance de 3 grands groupes d'algues: les Rhodophytes (pour les genres *Halopitys*, *Rytiphloea*, *Alsidium*, *Gracilariopsis* et *Gracilaria*), les phanérogames (les deux espèces de zostères) et les Chlorophytes (genres *Ulva*, *Monostroma* et *Chaetomorpha*). L'observation de ces figures permet de dresser les grandes lignes du peuplement macrophytique de la lagune de Thau:

- Des algues sont présentes dans l'ensemble de l'étang à l'exception de plusieurs stations centrales situées entre 4 et 7 m de profondeur.

Tableau III.1: Données utilisées dans l'AFC (campagne de réactualisation de la flore de substrat meuble de l'étang de Thau, printemps 1998): biomasses en gPF.m². *Hi*: *Halopitys incurvus*, *Zm*: *Zostera marina* ; *Zn*: *Zostera noltii* ; *Gc*: *Gracilaria compressa* ; *Cl*: *Chaetomorpha linum* ; *Gd*: *Gracilaria dura* ; *Rt*: *Rytiphloea tinctoria* ; *Gl*: *Gracilariopsis longissima* ; *Ac*: *Alsidium corallinum* ; *Ur*: *Ulva rigida* ; *Mo*: *Monostroma obscurum*.

Station	Prof (m)	Latit. N	Long. E	<i>Hi</i>	<i>Zm</i>	<i>Zn</i>	<i>Gc</i>	<i>Cl</i>	<i>Gd</i>	<i>Rt</i>	<i>Gl</i>	<i>Ac</i>	<i>Ur</i>	<i>Mo</i>	Nb. d'espèces
1,1	1,0	43,2200	3,3340	117,2	0,0	3280,0	0,0	0,0	0,0	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	3
1,2	2,4	43,2170	3,3240	4160,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1000,0	0,0	27,2	0,0	0,0	3
1,3	3,2	43,2110	3,3240	1600,0	1600,0	12,0	0,0	0,0	0,0	6,4	0,0	4,4	0,0	0,0	5
1,4	2,6	43,2060	3,3238	5480,0	0,0	0,0	135,2	0,0	162,0	162,4	0,0	10,4	22,0	0,0	5
2,1	1,3	43,2276	3,3319	26,4	640,0	1440,0	0,0	136,6	58,8	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	6
2,2	3,5	43,2216	3,3320	5880,0	720,0	0,0	0,0	0,0	349,2	12,0	0,0	193,0	0,0	0,0	5
2,3	3,5	43,2168	3,3320	3655,2	0,0	0,0	0,0	0,0	173,6	1360,0	0,0	197,2	0,0	0,0	4
2,4	3,5	43,2110	3,3320	8520,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	202,4	0,0	147,6	0,0	0,0	3
2,5	1,8	43,2062	3,3322	4000,0	1200,0	960,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3
3,1	0,8	43,2370	3,3400	0,0	0,0	2976,0	0,0	422,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2
3,2	3,6	43,2270	3,3399	1320,0	260,0	0,0	0,0	0,0	2140,0	0,0	0,0	400,0	0,0	0,0	4
3,3	4,5	43,2230	3,3400	4800,0	222,0	0,0	0,0	15,2	4,4	0,0	0,0	38,8	0,0	0,0	5
3,4	3,6	43,2167	3,3400	6560,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2040,0	0,0	0,0	10,8	0,0	3
3,5	1,5	43,2120	3,3402	2800,0	1040,0	480,0	0,0	0,0	0,0	90,4	0,0	0,0	0,0	0,0	4
4,1	1,6	43,2408	3,3464	0,0	146,8	0,0	88,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2
4,2	3,3	43,3370	3,3470	0,0	1680,0	0,0	0,0	0,0	7,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2
4,3	4,6	43,2270	3,3470	47,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	2
4,4	4,3	43,2220	3,3480	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
4,5	2,2	43,2167	3,3470	0,0	8,0	720,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	3
5,1	1,4	43,2495	3,3563	0,0	4172,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1
5,2	2,8	43,2472	3,3560	0,0	184,0	0,0	9,2	0,0	0,0	0,0	45,2	0,0	0,0	0,0	3
5,3	5,6	43,2372	3,3560	0,0	2,0	0,0	38,0	0,0	15,6	0,0	102,8	37,0	0,0	0,0	5
5,4	6,4	43,2241	3,3561	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
5,5	5,6	43,2372	3,3560	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	1
5,6	0,5	43,2221	3,3558	0,0	0,0	1840,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1
6,1	1,9	43,2528	3,3629	0,0	1000,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1
6,2	4,2	43,2499	3,3628	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
6,3	6,7	43,2424	3,3628	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
6,4	7,1	43,2370	3,3615	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
6,5	6	43,2280	3,3630	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
6,6	0,4	43,2263	3,3625	0,0	440,0	2280,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2
7,1	1	43,2597	3,3731	0,0	0,0	0,0	2266,7	773,3	0,0	0,0	0,0	1,9	746,7	0,0	4
7,2	3,9	43,2583	3,3739	0,0	0,0	0,0	1040,0	0,0	6,0	0,0	320,0	2000,0	0,0	0,0	4
7,3	7,2	43,2505	3,3733	0,0	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	13,7	0,0	0,0	0,0	2
7,4	7,8	43,2420	3,3729	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
7,5	7,4	43,2378	3,3735	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
7,6	1	43,2330	3,3730	0,0	0,0	1680,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1
8,1	3,2	43,2654	3,3825	0,0	0,0	0,0	56,4	391,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2
8,2	4,3	43,2630	3,3800	0,0	520,0	0,0	1200,0	380,0	1320,0	0,0	85,6	280,0	0,0	0,0	6
8,3	6,6	43,2580	3,3800	0,0	0,0	0,0	780,0	160,0	120,0	0,0	820,0	0,0	0,0	0,0	4
8,4	9,8	43,2500	3,3810	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
8,5	7,7	43,2420	3,3800	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
8,6	1,8	43,2371	3,3797	0,0	2120,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	557,6	0,0	0,0	0,0	2
9,1	2,8	43,2685	3,3916	0,0	306,6	0,0	826,6	560,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	373,3	4
9,2	6	43,2640	3,3910	0,0	100,0	0,0	119,3	300,0	0,9	0,0	26,0	0,0	0,0	0,0	5
9,3	8,9	43,2580	3,3920	0,0	0,0	0,0	11,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1
9,4	7,8	43,2500	3,3910	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	120,0	0,0	0,0	0,0	1
9,5	1,5	43,2445	3,3915	0,0	96,0	1600,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2
10,1	1,5	43,2735	3,4059	0,0	0,0	0,0	669,6	6720,0	40,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3
10,2	2,5	43,2690	3,4030	0,0	866,7	0,0	800,0	1013,3	2706,7	0,0	13,7	60,5	0,0	0,0	6
10,3	4,3	43,2637	3,4023	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
10,4	5,6	43,2577	3,4028	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
10,5	4,1	43,2532	3,4018	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0
11,2	2,8	43,2629	3,4110	0,0	0,0	0,0	800,0	34,4	0,0	0,0	50,0	0,0	800,0	0,0	4
11,3	5,6	43,2580	3,4100	0,0	0,0	0,0	360,0	0,0	0,0	0,0	2060,0	0,0	0,0	0,0	2
11,4	2,9	43,2500	3,4109	0,0	0,0	0,0	200,0	0,0	0,0	0,0	80,0	0,0	260,0	1200,0	4
12,1	5,9	43,2580	3,4200	0,0	0,0	0,0	5720,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1
Biomasse totale (gPF.m ²)				52206,2	20244,1	19948	15126,8	11282,2	7105,6	4879,8	4294,6	3398	1843,9	1573,3	
% de la biomasse totale				35,6	13,8	13,6	10,3	7,7	4,9	3,3	2,9	2,3	1,3	1,1	

- L'ouest de l'étang (devant le village de Marseillan, la zone conchylicole C ...) et la crique de l'Angle sont les zones où l'on rencontre les plus fortes biomasses. Dans l'anse de la Conque (devant le lagunage de Mèze) et dans l'étang des Eaux Blanches, les biomasses sont aussi relativement importantes.
- Les algues rouges sont présentes sur tout le pourtour de l'étang hormis sur la zone sud, le long du lido, depuis le grau de Pisse Saumes jusqu'au bout des terrains de Listel. Les plus grosses biomasses sont rencontrées dans l'ouest, devant Marseillan.
- Les phanérogames forment des herbiers tout le long du lido, dans l'ouest et, en remontant au nord, depuis le bord jusque dans les zones C, B et A. De même, la présence d'herbiers est signalée dans la crique de l'Angle. On notera par contre leur absence dans l'étang des Eaux Blanches.
- Les Chlorophytes représentent le groupe à plus faible biomasse. Cette affirmation doit cependant être émise avec prudence du fait du développement relativement saisonnier des ulvales par exemple. L'ouest et le nord-ouest de l'étang, la frange depuis Mèze jusqu'à la crique de l'Angle (les plus fortes biomasses au moment de l'échantillonnage) et l'étang des Eaux Blanches sont les endroits où l'on rencontre ce groupe.

Les points évoqués ci-dessus confirment la cartographie réalisée douze ans plus tôt, en novembre 1986, par GERGAL (1994). Quelques différences peuvent cependant être soulignées, à savoir les espèces *Chaetomorpha linum* et *Gracilariopsis longissima* non répertoriées en 1986 parmi les plus abondantes. A l'inverse *Sargassum muticum* et *Gracilaria verrucosa*, abondantes en novembre 1986, n'ont été signalées au printemps 1998, qu'avec de

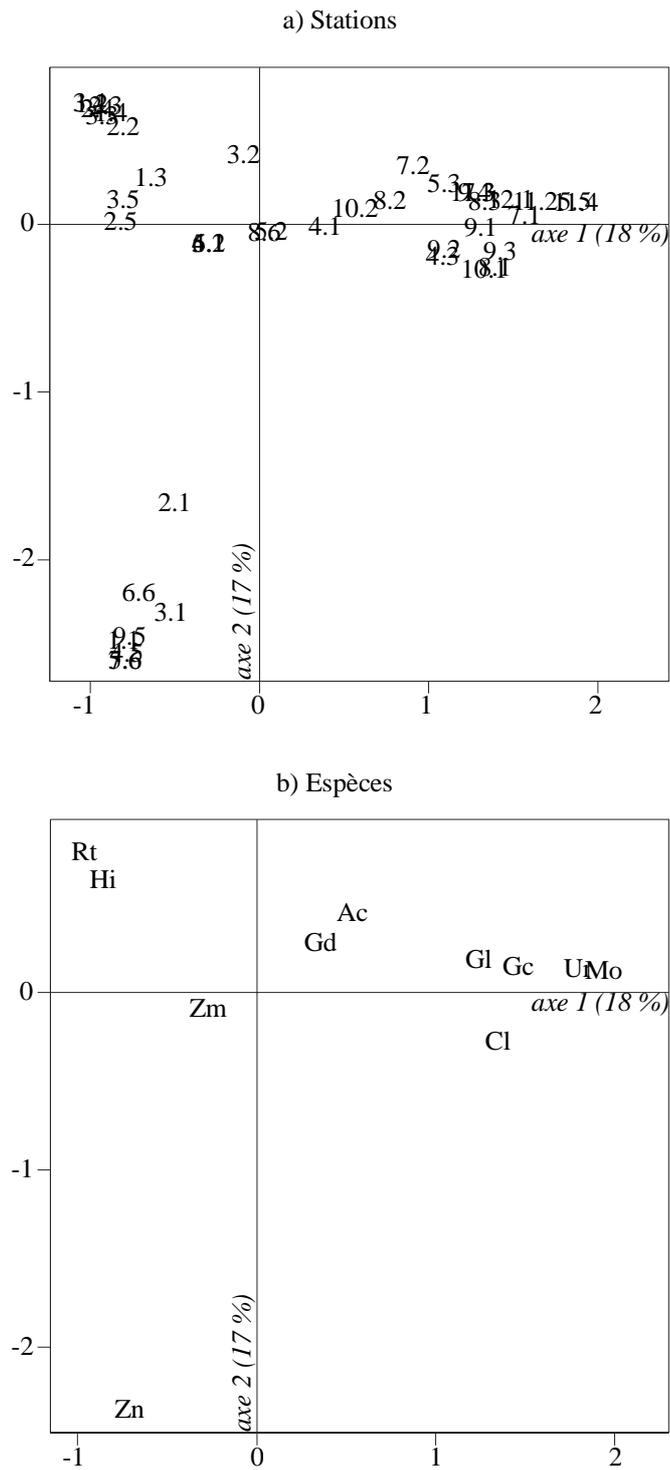


Figure III.4: Résultats de l'AFC dans le plan factoriel 1-2. La contribution de chaque axe est reportée sur l'axe entre parenthèse.

faibles biomasses. *Gracilaria verrucosa* est une espèce qui a été scindée en deux (*Gracilariopsis longissima* et *G. gracilis*) depuis le travail de GERBAL (1994), il est donc probable qu'une partie du matériel identifié à l'époque comme *G. verrucosa* corresponde à *Gracilariopsis longissima* (VERLAQUE, com. pers.). D'autre part, de récentes observations (hiver 98-99, non publié) de tapis importants de *Chaetomorpha linum* entre la zone conchylicole A et le bord de l'étang, tendent à faire penser que les différences relevées entre la cartographie de 1986 et celle de 1998 pour cette espèce ne sont pas seulement dues à la saison mais peut-être aussi à une extension récente de cette algue.

III.2.3 Etude statistique

Le dépouillement des échantillons des 11 espèces retenues a conduit à définir un tableau bidimensionnel qui croise les stations et les espèces (tableau III.1). L'objectif de l'analyse est d'identifier la structuration spatiale des peuplements benthiques et, pour cela, de rechercher la meilleure représentation graphique simultanée des lignes (espèces) et des colonnes (stations) du tableau III.1. Nous avons donc retenu parmi les méthodes multivariées, l'analyse factorielle des correspondances (AFC), méthode permettant de "partitionner la dispersion totale du nuage de points pour la répartir sur un certain nombre d'axes, ou 'facteurs', qui expriment la 'dispersion organisée' du nuage et qui la hiérarchisent"(GROS & HAMON, 1988). Cette analyse permet en outre de satisfaire au "principe barycentrique" rendant possible la superposition des graphes obtenus pour le sous-espace des points-espèces et le sous-espace des points-stations.

Les données n'ont pas été log-transformées (transformation "écrasante", rapprochant les valeurs extrêmes du centre de la distribution) car le but, toujours dans l'objectif de la modélisation, était de définir de grands secteurs à variabilité réduite et de ne pas donner

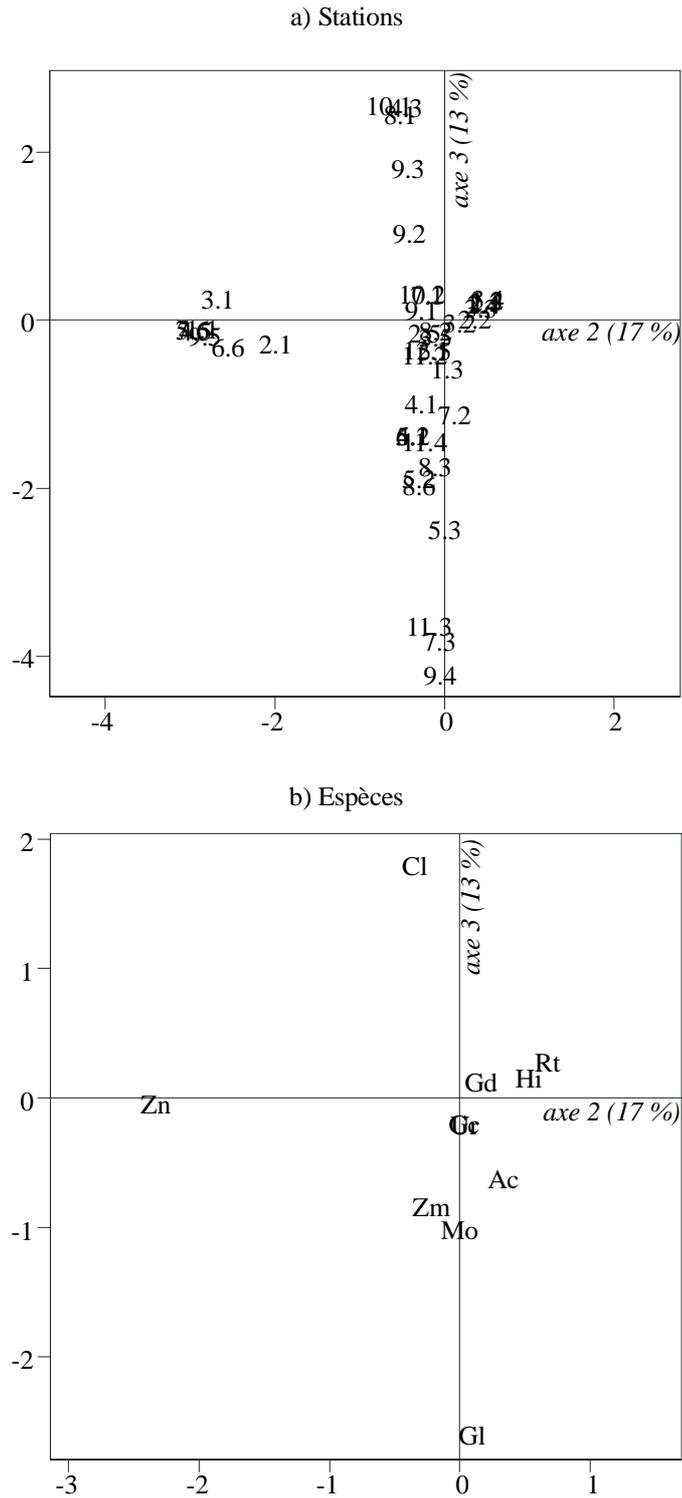


Figure III.5: Résultats de l'AFC dans le plan factoriel 2-3. La contribution de chaque axe est reportée sur l'axe entre parenthèse.

trop d'importance à des espèces à faibles biomasses, de façon à baser l'analyse sur les composantes fortes du peuplement. Les stations ne présentant aucune des espèces retenues (stations 4.4, 5.4, 6.2, 6.3, 6.4, 6.5, 7.4, 7.5, 8.4, 8.5, 10.3, 10.4 et 10.5) sont situées sur le point origine de l'espace des stations et n'ont donc pas été prises en compte dans l'analyse.

Les pourcentages de variance expliquée suivant les différentes composantes sont présentés en annexe 4. Les axes 1,2 et 3 (extrayant respectivement 18, 17 et 13 % de la trace) ont été retenus pour tracer les plans factoriels 1-2 (figure III.4), 2-3 (figure III.5) et 1-3 (figure III.6). Les codes permettant d'identifier les espèces sur les graphes sont listés en annexe 2. Les contributions relatives des profils ligne et des profils colonne aux axes principaux sont donnés en annexe 3.

Les coordonnées factorielles de chaque station obtenues par l'AFC ont permis ensuite de tracer des cartographies d'iso-coordonnées factorielles pour les trois facteurs exprimant le mieux la dispersion du nuage de point (figures III.7a, III.7b et III.7c).

L'analyse statistique a été effectuée sur le logiciel Splus 4 (SPLUS, 1997) et les cartographies sur le logiciel SURFER.

III.2.4 Analyse de la végétation de la lagune de Thau

C'est à partir des connaissances acquises sur le terrain, des représentations des espèces et des stations sur les axes factoriels (figures III.4 à III.6) et des cartographies obtenues (figure III.7), que sont déterminées des zones caractérisées par tel ou tel groupement végétal.

- (i) L'examen de la configuration des stations le long de l'axe 1 (figure III.4) permet

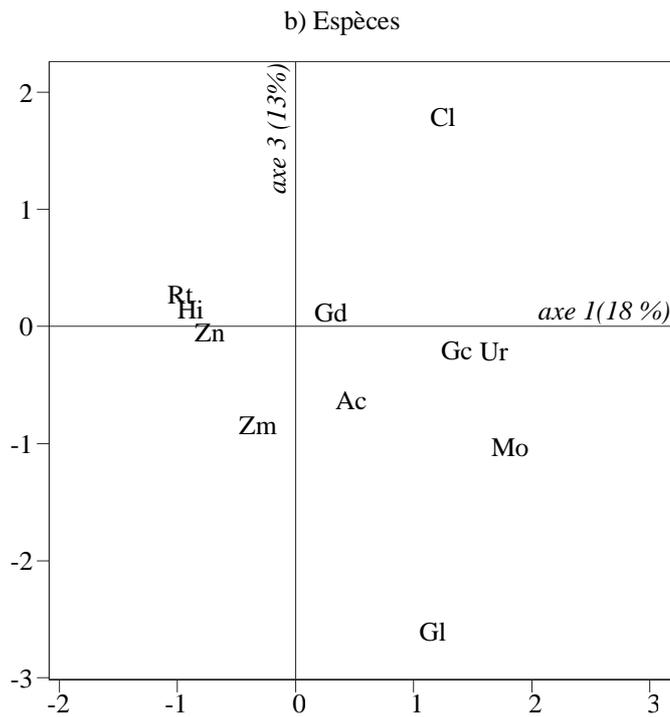
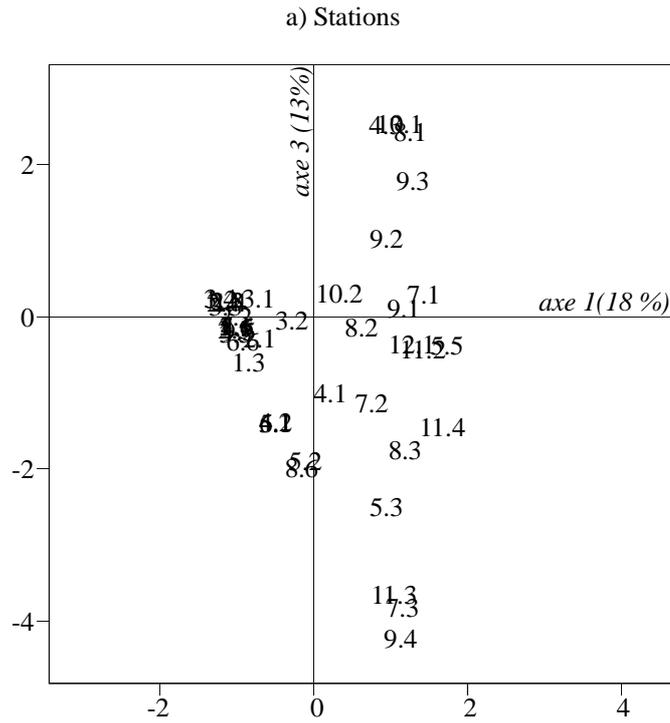


Figure III.6: Résultats de l'AFC dans le plan factoriel 1-3. La contribution de chaque axe est reportée sur l'axe entre parenthèse.

d'individualiser nettement deux groupes: les stations de l'ouest de l'étang (1.* à 6.*) et celles du nord-est, zone conchylicole A, crique de l'Angle et étang des Eaux Blanches. Cette distinction rend compte de 18 % de la variance totale. L'analyse des contributions relatives des profils station à cet axe met en évidence trois stations: 7.1 (8 %), 10.1 (14 %) et 12.1 (13 %). L'échelonnement des espèces le long de l'axe 1 fait apparaître celles qui sont responsables du contraste en question: les espèces *Halopitys incurvus*, *Rytiphloea tinctoria* et *Zostera noltii*, contribuant à elles trois à 34 % de la définition de la valeur propre, présentent leurs maximum de biomasse dans les stations de l'ouest et du sud, et peuvent ainsi être opposées aux espèces du nord-est de la lagune à savoir *Gracilaria compressa*, *Gracilariopsis longissima* et les trois algues vertes (*Chaetomorpha linum*, *Monostroma obscurum* et *Ulva rigida*). Ces dernières contribuant respectivement à 30, 6, 18, 5 et 5 % de la variance le long de l'axe 1. Cette séparation est-ouest est bien visible sur la figure III.7 a, les deux extrémités de l'étang présentent des coordonnées factorielles opposées, positives dans l'est (zone conchylicole A comprise) et négatives dans l'ouest. Les stations 4.3, 5.3 et 5.5 forment une tache de coordonnées positives car caractérisées par *C. linum*, *G. compressa* et *U. rigida*. En particulier, la station 5.5 est fortement marquée du fait de la seule présence d'une petite biomasse d'ulve (voir tableau III.1). Le cas de *Monostroma obscurum* est aussi remarquable car toute sa biomasse récoltée se trouve en deux stations: 9.1 (24 %) et 11.4 (76 %). Là encore, le caractère sans doute très soudain des croissances de cette algue explique peut-être l'absence de biomasse significative dans d'autres parties de l'étang. Dans la thèse de M. GERBAL (1994, données récoltées à l'automne) par exemple, *M. obscurum* a été recensée dans douze stations (essentiellement dans l'est de l'étang).

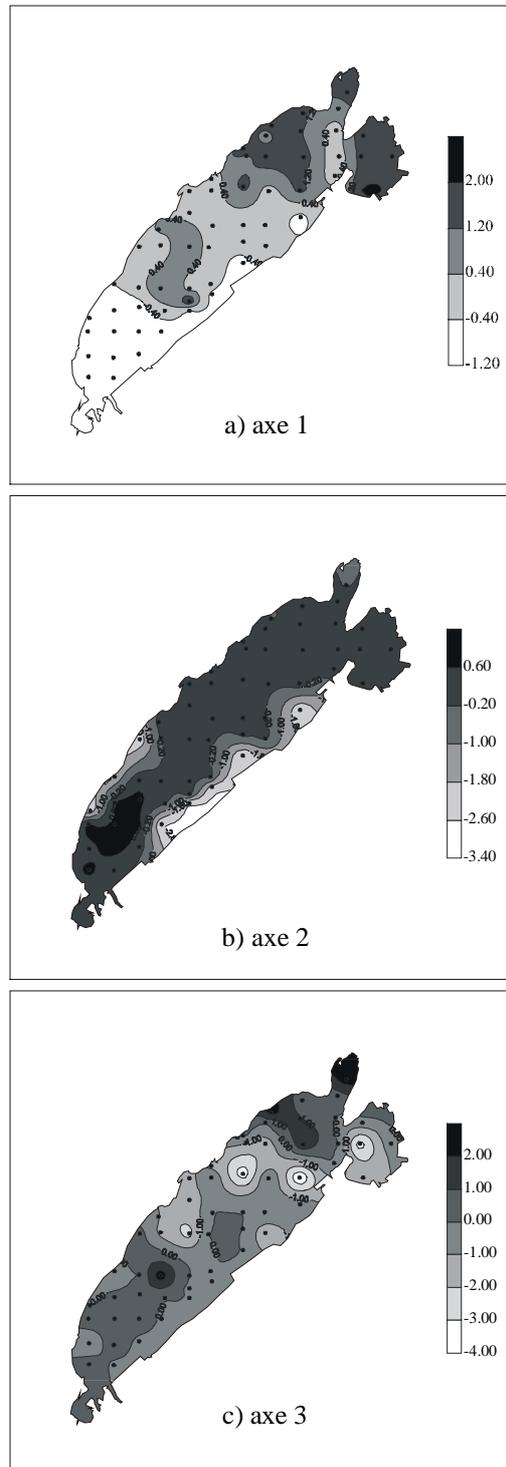


Figure III.7: Cartographies des coordonnées factorielles des stations.

(ii) L'axe 2 permet la séparation nette d'un groupe formé par les 8 stations suivantes: 1.1, 2.1, 3.1 (toutes trois en bordure d'étang, entre le village de Marseillan et le port du Mourre Blanc), 4.5, 5.6, 6.6, 7.6 et 9.5 (localisées sur "les toques", le long du lido, sur la bordure sud de la lagune). Cet axe permet d'expliquer 17 % de la variance totale. L'analyse de la figure III.4 met en évidence la forte influence de *Z. noltii* (77 % de contribution relative). Cette dernière semble inféodée aux stations précitées, proches des bordures de l'étang et toutes à des profondeurs faibles (inférieures ou égales à 2 m). A l'autre extrémité de l'axe 2, *H. incurvus* et *R. tinctoria* (respectivement 17 et 3 % de contribution relative) marquent les stations de l'ouest de l'étang: 1.2, 1.4, 2.2, 2.3, 2.4, 3.3, 3.4. La figure III.7 b présente bien les forts gradients de l'ouest de l'étang, entre les bordures, à coordonnées "très négatives" et le centre à coordonnées "très positives". L'absence de stations de bordures devant Marseillan, à des profondeurs faibles, ne nous permet cependant pas de dire si les zones à *Zostera noltii* sont reliées ou non entre elles par cette bordure.

(iii) Le troisième axe, bien que n'expliquant que 13 % de la variance totale, permet la séparation de stations situées dans l'est de l'étang: la zone conchylicole A (stations 8.1 et 9.3, respectivement 3 et 9 m de profondeur) et la crique de l'Angle (station 10.1, 1,5 m de profondeur) d'un côté, le centre de l'étang (stations 7.3 et 9.4, deux stations de profondeur supérieure à 7 m) et l'étang des Eaux Blanches (station 11.3, 5,6 m de profondeur) de l'autre. Deux espèces semblent responsables de cet échelonnement, *Chaetomorpha linum* et *Gracilariopsis longissima*. C'est peut-être dans la bathymétrie, non prise en compte lors de l'analyse statistique, que l'on peut trouver une explication. Les stations à Rhodophytes sont en fait les plus profondes et celles à Chlorophytes, les moins profondes. Ces observations sont très courantes dans la littérature, les algues rouges pouvant capter le peu de lumière parvenant à des

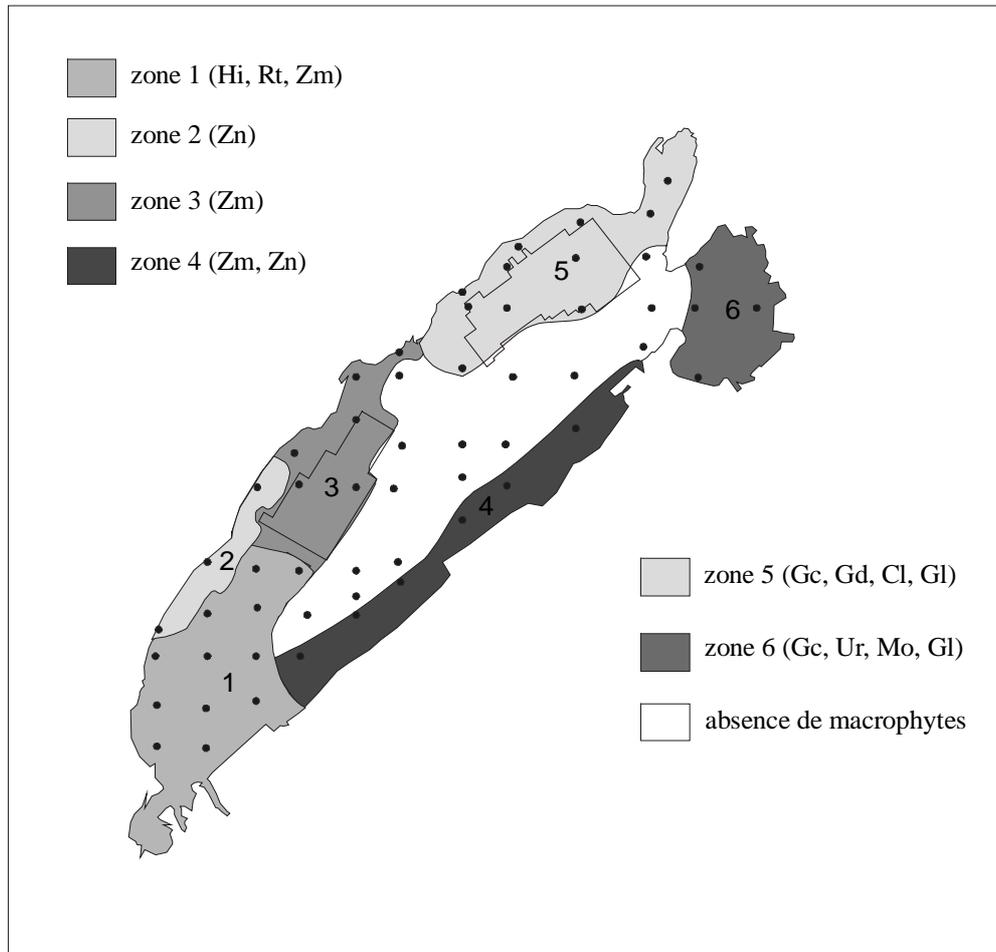


Figure III.8: Cartographie simplifiée des macrophytes de la lagune de Thau. HI: *Halopitys incurvus*, Zm: *Zostera marina* ; Zn: *Zostera noltii* ; Gc: *Gracilaria compressa* ; Cl: *Chaetomorpha linum* ; Gd: *Gracilaria dura* ; Rt: *Rytiphloea tinctoria* ; Gl: *Gracilariopsis longissima* ; Ur: *Ulva rigida* ; Mo: *Monostroma obscurum*.

profondeurs élevées grâce à la présence de pigments surnuméraires dans leurs cellules. Sur la figure III.7 c, les zones à coordonnées factorielles stables restent toutefois plus difficiles à délimiter car beaucoup plus réduites. Dans la partie est de l'étang on pourra quand même séparer la crique de l'Angle et la zone juste devant Bouzigues, bien caractérisées par *Chaetomorpha linum*, d'une ligne partant de Mèze et allant jusqu'à la pointe du Barrou, plutôt définie par *Gracilariopsis longissima*.

Trois algues sont très peu mises en évidence par l'AFC:

1. *Zostera marina*, la deuxième biomasse par ordre d'importance dans l'étang (cf. tableau III.1). Cette espèce est la plus représentée avec 23 stations. D'une façon générale, *Z. marina* est présente dans toute la lagune sauf à des profondeurs excédant 6 m et dans les stations de l'étang des Eaux blanches. On la rencontre très souvent en compagnie de sa congénère (*Z. noltii*) avec laquelle elle forme des herbiers mixtes sauf dans les couloirs entre les parcs conchylicoles où elle constitue des herbiers monospécifiques, fréquemment associée à des gracilaires (stations 2.2, 3.2, 3.3, 5.3, 8.2, 9.2). Sa biomasse maximale est notée dans l'anse de la Conque, à la station 5.1 (4172 gPF.m⁻²) et on pourra noter sa forte dominance dans les stations de la zone conchylicole B.
2. *Gracilaria dura*, souvent trouvée aux mêmes stations que *G. compressa* (dans 8 des 14 stations où elle a été trouvée), reste tout de même plus présente que sa congénère dans la partie ouest de la lagune (en zone conchylicole C par exemple), ce qui en fait aussi une espèce largement répandue. Sa biomasse est maximale à la station 10.2 (crique de l'Angle) avec 2706,7 gPF.m⁻².
3. *Alsidium corallinum*, signalée dans 13 stations, présente sa biomasse la plus élevée dans la zone conchylicole A (station 7.2, 2000 gPF.m⁻²). A l'automne 1986, GERBAL (1994) avait noté son association fréquente aux populations à *H. incurvus* et *R. tinctoria* de l'ouest de l'étang, cette remarque semble pouvoir être confirmée (voir tableau III.1).

L'espèce *Alsidium corallinum*, peu caractéristique de zones précises et ne présentant qu'une faible biomasse (2,3 % de la biomasse totale) est écartée du groupe des espèces retenues. Les espèces *Zostera marina* et *Gracilaria dura* en revanche, sont conservées car elles représentent des biomasses plus élevées, respectivement 13,8 et 4,9 % de la biomasse totale végétale de la lagune.

Les dix espèces conservées pour la cartographie simplifiée représentent au total 92,2 % de la biomasse totale estimée en juin 1998.

III.2.5 Proposition d'une cartographie simple

Sept zones ont été sélectionnées (figure III.8):

1. Stations 1.2 à 1.4, 2.2 à 2.5, 3.2 à 3.5 et 4.3. Cette zone englobe toute l'extrémité ouest de l'étang et la zone conchylicole C. *Halopitys incurvus*, *Rytiphloea tinctoria* et *Zostera marina* sont les 3 espèces associées, elles représentent 91 % de la biomasse fraîche algale relevée dans cette zone (répartie à 82 % pour *Hi*, 10 % pour *Zm* et 8 % pour *Rt*) et environ 38 % de la biomasse fraîche totale relevée sur l'ensemble des stations, ce qui en fait la zone de loin la plus importante en terme de biomasse.
2. Stations 1.1, 2.1, 3.1. Coincée entre les parcs conchylicoles B et C et la bordure de l'étang, la population macrophytique de cette zone sera représentée par *Zostera noltii*. Cette dernière représente à elle seule 85 % de la biomasse algale notée dans cette zone.
3. Stations 4.1 à 4.3, 5.1 à 5.3 et 6.1. Secteur renfermant l'intégralité de la zone conchylicole B, l'anse de la Conque et jusqu'au village de Mèze. *Zostera marina* est l'espèce retenue pour le caractériser. Bien que peu mise en évidence par l'AFC (elle est

l'espèce la plus répandue dans l'étang), cette espèce est largement majoritaire et représente 91 % de la biomasse totale de ce secteur.

4. Stations 4.5, 5.6, 6.6, 7.6, 8.6 et 9.5. Tout le long du lido, cette bande de sable au sud de l'étang est couverte d'herbiers mixtes à *Zostera marina* et *Zostera noltii* mais plus souvent monospécifiques à *Zostera noltii* (LAUGIER, 1998 et observations personnelles). Ces deux espèces suffisent à une bonne représentation des peuplements de cette zone, totalisant 95 % de la biomasse qui y a été rencontrée (avec environ 80 % de *Zn* et 20 % de *Zm*).
5. Stations 7.1 à 7.3, 8.1 à 8.3, 9.1 à 9.3, 10.1 et 10.2. C'est dans la zone 5 (conchylicole A, en bordure de la lagune de Mèze jusqu'à Bouzigues et dans la crique de l'Angle) que l'on rencontre la plus grande diversité spécifique (27 espèces dénombrées). La station 7.1, avec 13 espèces différentes (diversité maximum), fait aussi partie de cette zone. Ceci diffère cependant quelque peu des résultats obtenus à l'automne 1986 par GERBAL (1994), en effet les stations les plus riches y sont notées comme étant celles situées dans la partie ouest de l'étang. Quatre espèces ont été choisies pour représenter ce secteur, trois Florideophyceae (*Gracilaria compressa* et *Gracilaria dura*, *Gracilariopsis longissima*) et une algue verte filamenteuse (*Chaetomorpha linum*). Elles représentent 80 % de la biomasse totale de la zone (avec une répartition d'environ 50 % de *Cl*, 25 % de *Gc*, 20 % de *Gd* et 5 % de *Gl*).
6. Stations 11.2 à 11.4 et 12.1. *Gracilaria compressa*, *Gracilariopsis longissima*, *Ulva rigida* et *Monostroma obscurum* sont bien représentées dans l'étang des Eaux blanches. Elles comptent pour 90 % de la biomasse algale rencontrée dans cette zone (se répartissant en 50 % de *Gc*, 19 % de *Mo*, 18 % de *Gl* et 13 % de *Ur*). Bien que les gracilaires soient de loin les plus abondantes, la zone est souvent mentionnée comme étant riche en algues vertes (DE CASABIANCA *et al.*, 1994, GERBAL, 1994). Il est

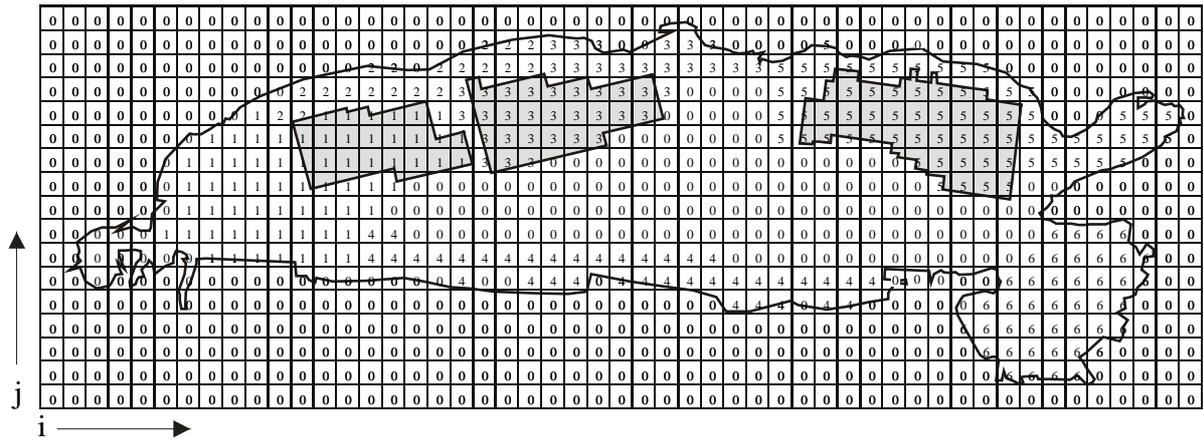


Figure III.9: Matrice utilisée pour la répartition des macrophytes dans chaque maille du modèle.

donc probable que des prélèvements effectués plus en bordure, le long du complexe industriel de Sète-Frontignan-Balaruc, aient mis plus en évidence les ulvaceae. C'est pourquoi ces dernières ont été choisies comme représentatives de ce secteur.

7. La zone centrale de l'étang est considérée comme dépourvue de macrophytes. Cette dernière est bien délimitée par l'isobathe 7 m. Moins de 0,1 % de la biomasse totale végétale y est recensée.

La cartographie proposée tente d'intégrer le maximum de traits caractéristiques des peuplements phytobenthiques de la lagune de Thau. Elle ne rend pas compte de l'extrême diversité rencontrée à une échelle spatiale réduite mais, au contraire, cherche à délimiter des zones les plus homogènes possibles auxquelles peuvent être associées les espèces les plus caractéristiques possibles. Bien qu'établie sur une seule campagne d'échantillonnage au printemps, cette cartographie semble pouvoir être une base solide à la modélisation des macrophytes, prise comme outil de détermination de leur importance au niveau des cycles de l'oxygène et de l'azote de l'étang de Thau.

III.3 Initialisation des variables représentant les macrophytes

Les dix espèces représentant les macrophytes de plus fortes biomasses sont insérées dans le modèle en tant que variables forçantes de biomasses constantes. L'objectif n'étant pas ici de simuler la croissance et la mortalité de ces végétaux mais d'estimer leur impact sur l'écosystème et en particulier sur les cycles de l'oxygène et de l'azote. L'idée d'ajouter, en plus des sept variables d'état déjà présentes dans le modèle biologique, dix à douze autres variables d'état (chaque phanérogame pouvant être séparée en une variable épigée et une variable hypogée, et chaque macroalgue considérée avec ses quotas internes) représentant les

Tableau III.2: Biomasses (gPS.m⁻²) affectées pour chaque espèce dans chaque zone, surface des zones (calculées à partir du nombre et de la surface des mailles de chaque zone, en ha) et biomasses totales phytobenthiques par zone (tPS).

	zone 0	zone 1	zone 2	zone 3	zone 4	zone 5	zone 6	total
Surface (ha)	1792	1072	304	720	512	976	672	6048
<i>Halopitys incurvus</i> (gPS.m ⁻²)	0	382	0	0	0	0	0	
<i>Zostera marina</i> épigée (gPS.m ⁻²)	0	42	0	119	44	0	0	
<i>Zostera noltii</i> épigée (gPS.m ⁻²)	0	0	341	0	180	0	0	
<i>Gracilaria compressa</i> (gPS.m ⁻²)	0	0	0	0	0	55	154	
<i>Chaetomorpha linum</i> (gPS.m ⁻²)	0	0	0	0	0	97	0	
<i>Gracilaria dura</i> (gPS.m ⁻²)	0	0	0	0	0	38	0	
<i>Rytiphloea tinctoria</i> (gPS.m ⁻²)	0	38	0	0	0	0	0	
<i>Gracilariopsis longissima</i> (gPS.m ⁻²)	0	0	0	0	0	12	55	
<i>Ulva rigida</i> (gPS.m ⁻²)	0	0	0	0	0	0	46	
<i>Monostroma obscurum</i> (gPS.m ⁻²)	0	0	0	0	0	0	59	
Biomasse totale (tPS)	0	4952,6	1036,6	856,8	1146,9	1971,5	2110,1	12074,5

Tableau III.3: Rapports $R = \frac{\text{Biomasse sèche}}{\text{Biomasse fraîche}}$ utilisés dans le calcul des biomasses affectées à chaque espèce.

Espèces	R (gPS.gPF ⁻¹)	Référence
<i>Halopitys incurvus</i>	0,094	GERBAL (1994)
<i>Zostera marina</i>	0,099	"
<i>Zostera noltii</i>	0,133	"
<i>Gracilaria compressa</i>	0,087	"
<i>Chaetomorpha linum</i>	0,110	"
<i>Gracilaria dura</i>	0,099	"
<i>Rytiphloea tinctoria</i>	0,093	"
<i>Gracilariopsis longissima</i>	0,099 ⁽¹⁾	
<i>Ulva rigida</i>	0,174	"
<i>Monostroma obscurum</i>	0,196	"

(1) considéré empiriquement égal au rapport de *G. dura*.

macrophytes, a très vite été abandonnée au vu des objectifs déclarés, des temps de calculs et des données disponibles.

III.3.1 Initialisation des biomasses dans le plan horizontal

L'analyse des cartographies effectuées a permis de définir sept grandes zones homogènes dont une dépourvue de macrophytes (la zone centrale). A chaque maille horizontale (voir figure III.9) du modèle est donc affectée un numéro de zone de 0 à 6 (on affecte le numéro 0 à la zone centrale ainsi qu'aux mailles "de terre"). Le tableau III.2 récapitule les biomasses sèches moyennes affectées par zones.

Les densités de biomasses affectées à chaque maille sont calculées à partir (i) de la zone à laquelle appartient la maille (qui définit quelles sont les espèces présentes) et (ii) de la biomasse fraîche de chaque espèce moyennée sur l'ensemble des stations comprises dans la dite zone. La transformation en biomasse sèche est réalisée ensuite grâce au rapport

$\frac{\text{Biomasse sèche}}{\text{Biomasse fraîche}}$ (en gPS.gPF^{-1}) de chaque espèce, présenté dans le tableau III.3.

La surface totale de la lagune *sensus stricto* varie selon les auteurs entre 6200 ha (GERBAL, 1994) et 7500 ha (HAMON, 1983). GERBAL (1994) fait déjà remarquer que les surfaces calculées varient selon que l'on tient compte de la bande sableuse partiellement découvrante située entre Sète et le Grau de Pisses Saumes, du "lagon" formé le long du cordon littoral par la bande sableuse et de la petite lagune située entre Le Quinzième et les salines de Villeroy. La discrétisation spatiale du modèle tridimensionnel nous impose de ne considérer que les mailles définies à partir des minutes de bathymétrie du SHOM. Certaines mailles sont donc considérées comme émergées lorsque la profondeur est très faible, c'est la raison pour laquelle la somme des surfaces des 7 zones (6048 ha) est inférieure aux surfaces précédemment calculées.

Tableau III.4: Hauteurs des canopées fixées empiriquement pour chacune des dix espèces de macrophytes.

Espèces	Hauteur (cm)
<i>Halopitys incurvus</i>	50
<i>Zostera marina</i>	100
<i>Zostera noltii</i>	35
<i>Gracilaria compressa</i>	30
<i>Chaetomorpha linum</i>	30
<i>Gracilaria dura</i>	20
<i>Rytiphloea tinctoria</i>	20
<i>Gracilariopsis longissima</i>	20
<i>Ulva rigida</i>	20
<i>Monostroma obscurum</i>	20

Toutefois, la surface totale recouverte par le phytobenthos sera dans le modèle égale à 4256 ha (tableau III.2), ce qui est tout à fait comparable à la surface calculée par GERBAL (1994), soit 4269 ha. Par ailleurs, la biomasse totale des macrophytes entrée dans le modèle est égale à 12 075 tPS (tableau III.2) et appartient au domaine calculé par GERBAL (1994), à savoir entre 8100 et 12 100 tPS.

III.3.2 Répartition des biomasses dans le plan vertical

La répartition des macrophytes sur la verticale repose sur les hypothèses suivantes: i) une hauteur de canopée est fixée empiriquement, constante sur toute la surface de l'étang, pour chacune des dix espèces (tableau III.4), et ii) la répartition de la biomasse est homogène sur toute la hauteur considérée. C'est cette hauteur de canopée qui permet de répartir la biomasse d'une espèce dans une ou plusieurs mailles en partant du fond. La discrétisation sur la verticale est réalisée en coordonnées sigma (voir paragraphe III.1.1), ce qui fixe un nombre constant de mailles (10) dont les épaisseurs varient en fonction de la profondeur à l'endroit considéré. A partir de la maille du fond, numérotée 1, jusqu'à la maille de surface, numérotée 10, et tant que la totalité de la biomasse de l'espèce considérée n'a pas été répartie, la biomasse est répartie en fonction du rapport $\frac{\text{épaisseur de la maille}}{\text{hauteur de la canopée}}$. Dans le cas (rare) où la hauteur de la canopée est supérieure à la hauteur d'eau, la biomasse est répartie en parts égales jusqu'à la surface.

Une maille supplémentaire est prévue dans le modèle pour prendre en compte les phénomènes se déroulant dans le sédiment. Cette maille, d'une épaisseur initialement fixée à 1 cm a été élargie de façon à prendre 20 cm de sédiment. Dans chaque maille contenant des phanérogames, on rajoute de façon empirique dans la maille de sédiment sous-jacente une biomasse représentant les rhizomes et les racines égales à 80 % de la biomasse épigée

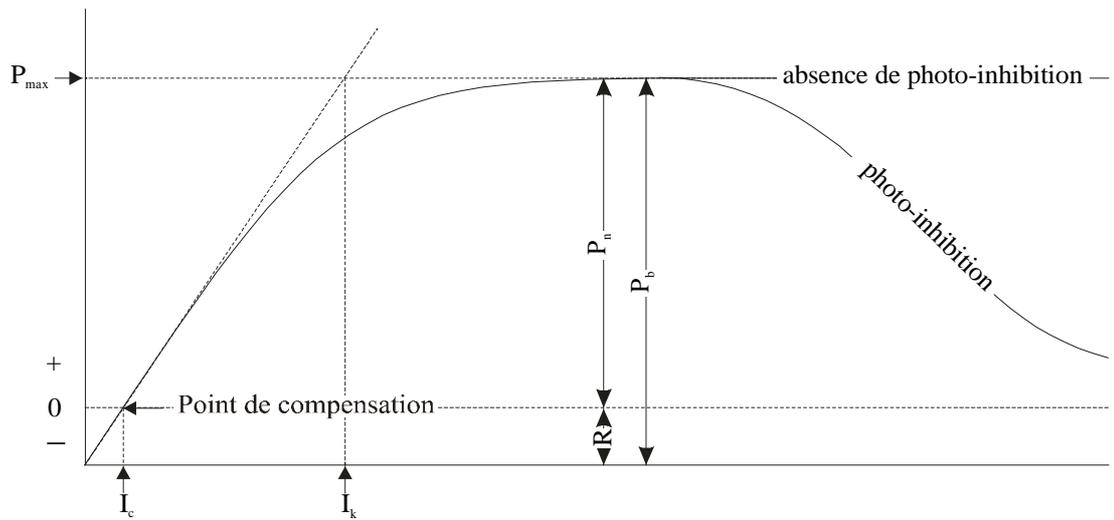


Figure III.10: Exemple de courbe P/I. En abscisse on porte l'intensité lumineuse incidente et en ordonnée le taux de production (ou de respiration lorsque la lumière est insuffisante). Avec P_{max} , le taux maximal de production, P_n , La production nette, P_b , la production brute, R , la respiration, I_c , l'intensité de compensation et I_k , l'intensité de saturation. (D'après HECQ, 1996).

pour *Zostera noltii* et 50 % de la biomasse épigée pour *Z. marina* (sur la base des rapports épigée/hypogée mesurés lors des expériences "cloches benthiques" pour *Z. noltii*, voir tableau I.2, et "recolonisation" pour *Z. marina*, voir figure I.28).

III.4 Les paramètres de la photosynthèse et de la respiration des macrophytes

La modélisation des macrophytes nécessite la connaissance préalable des paramètres contrôlant les processus de photosynthèse et de respiration. Largement répandues dans la littérature, les courbes P/I (explication et détails sur la figure III.10) sont très utilisées, en particulier dans les modèles de production de macrophytes (SHORT, 1980, MENESGUEN, 1992, SOLIDORO *et al.*, 1997), et décrivent les variations de la production photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse. Un modèle de régression est alors en général ajusté sur les mesures pour obtenir les paramètres suivant: l'intensité lumineuse de saturation, l'intensité lumineuse de compensation, le taux de production maximal, et le taux de respiration maximal. Parmi les modèles testés le plus souvent on trouve les modèles suivant:

- type exponentiel sans photoinhibition (WEBB *et al.*, 1974):

$$P_b = P_{max} \times \left[1 - e^{-\frac{I}{I_k}} \right]$$

- type exponentiel avec photoinhibition (STEELE, 1962):

$$P_b = P_{max} \times \frac{I}{I_k} \times e^{-\left(1 - \frac{I}{I_k}\right)}$$

- type tangente hyperbolique sans photoinhibition (JASSBY et PLATT, 1976):

Tableau III.5: Paramètres (moyenne et écart-type) de la photosynthèse et de la respiration mesurés sur les dix espèces de macrophytes retenues pour la modélisation à différentes périodes de l'année et à différentes températures. R_r = respiration des organes souterrains des phanérogames, R_f = respiration des feuilles ou des thalles selon qu'il s'agisse de phanérogames ou d'algues, P_{max} = taux de production maximal, et I_k , intensité lumineuse de saturation. R_r , R_f et P_{max} sont exprimés en $\mu\text{molO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et I_k est exprimée en $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Données: AUBY et LEVAVASSEUR (non publiées).

Espèces ⁽¹⁾	mai 1998, 17 °C				juillet 1998, 20°C				novembre 1998, 10°C				février 1999, 7 °C				
	R_r	R_f	P_{max}	I_k	R_r	R_f	P_{max}	I_k	R_r	R_f	P_{max}	I_k	R_r	R_f	P_{max}	I_k	
<i>Hi</i>	moy.																
	e. t.																
<i>Zm</i>	moy.	-36,1	-53,5	560,1	305,6	-49,7	-141,2	301,1	368,3	-4,3	-45,3	200,8	159,3	-3,5	-22,2	94,7	80,2
	e. t.	23,9	35,3	55,6	94,9	17,5	26,8	96,5	237,1				1,5	2,0	18,0	51,5	
<i>Zn</i>	moy.	-14,1	-38,0	470,3	329,1	-17,8	-66,1	668,3	201,6	-8,8	-32,9	384,5	174,1	-11,4	-41,3	177,2	260,7
	e. t.	2,2	17,5	143,0	136,0	3,2	10,7	173,0	39,3	2,9	11,4	22,5	25,2	4,2	39,5	54,5	220,9
<i>Gc</i>	moy.		-39,3	114,1	223,9		-228,1	299,5	333,3		-28,2	272,6	226,4		-18,9	60,6	124,9
	e. t.		8,4	54,5	61,7		37,9	95,2	142,7		10,2	35,4	93,0		13,5	2,6	24,9
<i>Cl</i>	moy.		-59,1	403,3	182,3		-185,6	258,7	136,9		-70,3	345,2	138,4		-23,8	332,0	119,9
	e. t.		23,6	214,4	10,3		27,8	12,3	61,1		14,5	47,0	17,5		3,7	5,7	2,4
<i>Gd</i>	moy.						-140,7	195,6	330,6		-19,3	108,7	104,2		-17,1	46,6	71,0
	e. t.						22,8	7,7	160,8		11,4	34,1	21,2		4,8	4,2	29,4
<i>Rt</i>	moy.										-17,8	56,2	91,9		-6,7	31,5	91,2
	e. t.										1,9	4,4	45,5		3,4	0,9	23,1
<i>Gl</i>	moy.		-27,7	93,5	186,1						-26,0	179,9	337,9				
	e. t.		2,7	38,0	39,1						4,0	19,0	26,8				
<i>Ur</i>	moy.		-108,5	615,9	163,2		-69,5	527,2	97,4		-22,7	230,3	63,2		-54,6	369,2	81,8
	e. t.		21,5	151,2	49,2		21,2	84,5	8,3		3,7	52,9	8,5		22,2	41,8	14,3
<i>Mo</i>	moy.		-334,5	1437,9	163,0						-49,5	283,5	104,5		-7,3	214,8	105,7
	e. t.		59,3	167,9	19,4						7,3	16,9	25,0		0,8	39,7	11,5

(1) les codes-espèces sont donnés en annexe 2.

$$P_b = P_{max} \times \tanh\left(\frac{I}{I_k}\right)$$

- type Michaelien sans photo inhibition (EDWARD et WALKER, 1983):

$$P_n = P_{max} \times \frac{I - I_c}{I_{opt} + I - I_c} \quad (1)$$

L'explication des différentes abréviations utilisées est fournie sur la figure III.10.

D'autre part, par son action sur les réactions sombres de la photosynthèse (thermodépendance des réactions enzymatiques), la température est un facteur environnemental primordial intervenant sur la photosynthèse (EPPLEY, 1972, PÉREZ et ROMERO, 1992, TERRADOS et ROS, 1995, SIMON *et al.*, 1999). Il est par conséquent nécessaire de connaître aussi l'impact de la température sur ces processus.

Peu d'études sont disponibles sur les capacités photosynthétiques des macrophytes des lagunes Méditerranéennes (FILLIT, 1995, sur des ulves et des gracillaires de l'étang de Méjean-Pérois et LATALA, 1995, sur une vingtaine d'espèces de la lagune de Thau). Ces dernières n'offraient pas la possibilité de connaître les paramètres de la photosynthèse et de la respiration de toutes les espèces retenues pour la modélisation. Des mesures ont donc été réalisées pour pallier ce manque, dans le cadre du programme PNEC "lagunes Méditerranéennes", avec I. AUBY et G. LEVAVASSEUR.

III.4.1 Méthode de mesure

Les capacités photosynthétiques des dix espèces retenues ont été étudiées *in vitro* selon le protocole précisément décrit par HENLEY *et al.* (1991) et par SIMON *et al.* (1999).

Tableau III.6: Teneurs tissulaires en carbone (C en % du poids sec), azote (N en % du poids sec) et phosphore (P en % du poids sec) des dix espèces de macrophytes retenues pour la modélisation à différentes périodes de

⁽¹⁾ Le paramètre I_{opt} est légèrement différent de I_k ($I_{opt} > I_k$), il est égal à l'intensité lumineuse minimale nécessaire pour que $P=P_{max}$.

l'année. En ce qui concerne les phanérogames, des mesures séparées ont été réalisées sur les feuilles (f.) et les organes souterrains (r.). Données: AUBY et LEVAVASSEUR (non publiées).

Espèces ⁽¹⁾	mai 1998			juillet 1998			novembre 1998			février 1999		
	C	N	P	C	N	P	C	N	P	C	N	P
<i>Hi</i> moy.				26,8	2,3	0,3	30,7	1,8	0,1	29,6	2,4	0,1
<i>Hi</i> e. t.				0,07	0,03		0,03	0,01		0,095	0,012	
<i>Zm</i> moy.	34,9	1,9	0,3	35,7	1,8	0,2	36,1	1,7	0,2	35,2	3,2	0,3
<i>Zm</i> (f.) e. t.	0,04	0,04		0,00	0,17		0,03	0,01		0,12	0,04	
<i>Zm</i> moy.	31,8	1,2	0,1	36,6	0,7	0,1	34,2	1,0	0,1	31,3	1,2	0,1
<i>Zm</i> (r.) e. t.	0,03	0,04		0,01	0,02		0,04	0,01		0,02	0,01	
<i>Zn</i> moy.	37,0	1,9	0,2	35,1	2,1	0,2	36,9	2,2	0,1	38,9	2,6	0,2
<i>Zn</i> (f.) e. t.	0,05	0,02		0,03	0,00		0,08	0,03		0,08	0,03	
<i>Zn</i> moy.	31,1	0,9	0,2	31,8	0,8	0,1	36,0	0,9	0,2	35,8	1,4	0,2
<i>Zn</i> (r.) e. t.	0,06	0,06		0,03	0,01		0,08	0,02		0,05	0,02	
<i>Gc</i> moy.	24,3	0,7	0,1	18,3	0,9	0,2	24,9	2,5	0,4	25,8	2,8	0,2
<i>Gc</i> e. t.	0,03	0,02		0,07	0,02		0,04	0,08		0,12	0,05	
<i>Cl</i> moy.	20,9	1,2	0,1	37,1	1,7	0,2	27,8	1,6	0,1	25,7	2,3	0,1
<i>Cl</i> e. t.	0,05	0,05		0,05	0,01		0,01	0,05		0,10	0,02	
<i>Gd</i> moy.				29,6	3,2	0,3	31,9	2,0	0,2	30,3	2,7	0,3
<i>Gd</i> e. t.				0,10	0,09		0,11	0,03		0,29	0,23	
<i>Rt</i> moy.				33,9	0,8	0,1	30,2	1,2	0,2	28,6	2,0	0,3
<i>Rt</i> e. t.				0,02	0,01		0,15	0,02		0,30	0,11	
<i>Gl</i> moy.	33,2	1,0	0,1				32,4	1,9	0,1			
<i>Gl</i> e. t.	2,56	0,07					0,18	0,02				
<i>Ur</i> moy.	25,7	1,3	0,1	29,5	1,0	0,1	31,5	1,2	0,1	32,6	2,8	0,2
<i>Ur</i> e. t.	0,4	0,2		0,1	0,00		0,02	0,03		0,04	0,01	
<i>Mo</i> moy.	23,6	2,9	0,1				31,5	2,4	0,1	27,0	1,4	0,1
<i>Mo</i> e. t.	0,08	0,02					0,08	0,04		0,08	0,02	

⁽¹⁾ les codes-espèces sont donnés en annexe 2.

Ce protocole permet l'étude de la photosynthèse et de la respiration d'un fragment de thalle par mesure polarographique sous différentes intensités lumineuses (de 0 à 1000 $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et à une température fixée.

Des mesures de teneurs en pigments chlorophylliens (extraction à l'acétone, mesure des densités optiques au spectrophotomètre et utilisation des équations de JEFFREY et HUMPHREY, 1975) ainsi que des contenus en carbone, azote et phosphore (lyophilisation puis méthode de thermoanalyse élémentaire) ont été réalisées concomitamment aux mesures *in vitro*.

Cette étude, réalisée entre mai 1998 et février 1999 (à quatre températures différentes: 7, 10, 17 et 20 °C) nous a permis de disposer en particulier pour chaque espèce des paramètres suivants: taux de respiration (respiration des feuilles et des organes souterrains pour les phanérogames), taux de production brute maximal et intensité lumineuse de saturation. Les résultats sont présentés sur le tableau III.5.

Les résultats des analyses des contenus en carbone, azote et phosphore figurent sur le tableau III.6.

III.4.2 Effet de la température

Pour chaque espèce, chacun des trois paramètres (R , P_{max} et I_k) est tracé en fonction de la température et deux types d'ajustements sont testés: une régression linéaire et une régression non linéaire (modèle de type exponentiel). La meilleure régression est conservée et est utilisée dans le modèle pour calculer l'effet de la température sur les différents paramètres.

Tableau III.7: Résultats des régressions effectuées sur les paramètres de la respiration et de la photosynthèse en fonction de la température pour les dix espèces retenues pour la modélisation. Rf = taux de respiration des feuilles (phanérogames) ou des thalles ($\text{gO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$), Rr = taux de respiration des organes souterrains pour les phanérogames ($\text{gO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$), Pmax = taux de production maximal ($\text{gO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$), Ik = intensité lumineuse de saturation (W.m^{-2}). Deux types de régression ont été testés, une régression linéaire ($y = a.x + b$) et une régression non linéaire exponentielle ($y = a.e^{(b.x)}$).

		<i>Hi</i>	<i>Zm</i>	<i>Zn</i>	<i>Gc</i>	<i>Cl</i>	<i>Gd</i>	<i>Rt</i>	<i>Gl</i>	<i>Ur</i>	<i>Mo</i>
Rf	r^2	0,983	0,984	0,914	0,763	0,986	0,990	-	-	0,381	0,969
	type	Lin.	Exp.	Exp.	Exp.	Exp.	Exp.	-	-	Lin.	Lin.
	a	0,008	0,004	0,019	0,004	0,005	0,003			0,003	0,026
	b	-0,052	0,161	0,042	0,159	0,163	0,183			0,011	-0,197
Rr	r^2		0,990	0,918							
	type		Exp.	Exp.							
	a		0,001	0,005							
	b		0,200	0,045							
P _{max}	r^2	0,999	0,994	0,882	ns	ns	0,958	-	-	0,592	0,940
	type	Lin.	Lin.	Lin.	ns	ns	Lin.	-	-	Lin.	Lin.
	a	0,011	0,036	0,027			0,008			0,017	0,100
	b	-0,037	-0,193	-0,054			-0,012			0,109	-0,634
I _k	r^2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	-	ns	ns
	type	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	-	ns	ns
	a										
	b										

ns: régressions non significatives. -: nombre de données insuffisant pour conclure.

Le tableau III.7 présente les résultats des régressions effectuées.

Sur cinq des dix espèces, les régressions non linéaires exponentielles décrivent mieux l'impact de la température sur la respiration, seuls les effets de la température sur la respiration de *Halopitys incurvus* et de *Monostroma obscurum* seront décrits dans le modèle par des régressions linéaires. Aucun effet n'a par ailleurs pu être montré pour *Ulva rigida*. La relation exponentielle existant entre les processus de respiration des végétaux et la température de l'eau a déjà été montrée (EPPLEY, 1972) et est classiquement utilisée dans les modèles dans les modèles de macrophytes (MENESGUEN et SALOMON, 1987, MENESGUEN, 1992, DUARTE et FERREIRA, 1997).

Les meilleures régressions entre la température et le taux de production maximal, quand elles ont pu être montrées (*Halopitys incurvus*, *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Gracilaria dura*, *Monostroma obscurum*), sont pour leur part toujours de type linéaire. Par ailleurs, aucune relation significative n'a pu clairement être établie entre la température et l'intensité de lumière saturante. Il semble cependant bien qu'un effet de la température sur le paramètre I_k puisse être détecté lorsque l'on regroupe toutes les espèces (test de Kruskal–Wallis, $p < 0,001$), il faut toutefois remarquer que la température de l'eau n'est pas un descripteur totalement indépendant de la lumière, et que les plus fortes valeurs de I_k aux hautes températures peuvent être dues à une acclimatation des plantes aux plus fortes intensités lumineuses reçues durant l'été. Cette remarque reste d'ailleurs vraie pour le paramètre P_{max} .

III.5 Mise en équation des processus liés aux macrophytes

III.5.1 Calcul de la lumière disponible

Le modèle physique calcule le rayonnement solaire global arrivant à la surface de l'eau (intégré sur 2π stéradians et dans la gamme de longueurs d'ondes 300 à 3000 nm) exprimé en terme d'énergie en $W.m^{-2}$ (se reporter à l'encadré II.1). A partir de cette énergie, on calcule la part réellement utile à la photosynthèse et correspondant à une gamme de longueurs d'ondes comprises entre 400 et 700 nm (Mc CREE, 1972 et 1973). Cet éclairage énergétique utile à la photosynthèse (EPAR) est en général estimé à environ la moitié du rayonnement global (R_g) bien que variant légèrement d'un auteur à l'autre:

$$\frac{EPAR}{R_g} = 0,51 \pm 0,01 \quad \text{d'après STIGTER et MUSABILHA (1982)}$$

$$\frac{EPAR}{R_g} = 0,48 \pm 0,02 \quad \text{d'après VARLET-GRANCHET *et al.* (1989)}$$

$$\frac{EPAR}{R_g} = 0,43 \quad \text{d'après PRIEUR et LEGENDRE (1988)}$$

$$\frac{EPAR}{R_g} = 0,41 \quad \text{d'après BONHOMME (1993)}$$

Seule la lumière active photosynthétiquement étant utilisable, le rayonnement global est donc divisé par 2 dans le modèle biologique, pour obtenir la lumière utile à la production primaire en surface.

Le modèle tient bien évidemment aussi compte de l'absorption lumineuse sur la verticale par la colonne d'eau. Ainsi dans le modèle biologique, la lumière arrivant en haut d'une maille k (I_k) est fonction de la lumière arrivant en haut de la maille $k+1$ ($I_{(k+1)}$) située juste au-dessus, du coefficient d'extinction lumineuse de l'eau (K_{ext} , égal à $0,4 m^{-1}$,

CHAPELLE *et al.*, 2000) et de l'épaisseur de la couche d'eau traversée par la lumière (z). Cette atténuation est calculée grâce à une loi exponentielle classique de la forme:

$$I_k = I_{(k+1)} \times e^{(-K_{ext} \times z)}$$

C'est la lumière parvenant en haut d'une maille contenant des macrophytes qui est conservée pour le calcul de la production primaire. Le phénomène d'auto-ombrage, bien qu'important comme nous l'avons vu dans le cas du modèle MEZO1D, n'est, dans un premier temps, pas pris en compte dans le modèle tridimensionnel par soucis de simplification.

III.5.2 Effet des macrophytes sur l'oxygène dissous

Les deux processus liant les macrophytes et la variable oxygène dissous, sont la photosynthèse (terme de source) et la respiration (terme de perte). L'équation de JASSBY et PLATT (1976), sans photoinhibition, sera utilisée pour calculer la production brute des macrophytes en fonction de l'intensité de lumière disponible. Le taux de production maximal et le taux de respiration sont des fonctions de la température et sont calculés à partir des résultats du tableau III.7. Afin de pouvoir calculer ces paramètres pour les espèces dont les régressions n'ont pu être réalisées faute d'un nombre suffisant de mesure, des regroupements entre espèces proches physiologiquement (voir chapitre III.2.2) ont été réalisés. Ainsi les régressions utilisées pour *Rytiphloea tinctoria* seront les mêmes que celles de *Halopitys incurvus* et celles de *Gracilariopsis longissima* seront identiques à celles de *Gracilaria dura*. Lorsque aucun effet de la température n'a pu être montré, et en particulier pour le paramètre d'intensité lumineuse de saturation (I_k), le paramètre moyenné sur toutes les températures est utilisé.

La température prise en considération dans ces calculs est la température de l'eau de la maille considérée, calculée par le modèle physique. Les équations suivantes présentent les calculs de la production et de la respiration dans le modèle:

$$\begin{array}{l}
 P_b = P_{max} \times \tanh\left(\frac{I}{I_k}\right) \quad \text{avec} \quad \begin{cases} P_{max} = \begin{cases} f_1(T) \text{ linéaire pour } Hi, Zm, Zn, Gd, Rt, Gl, Ur, Mo \\ cste \text{ pour } Gc \text{ et } Cl \end{cases} \\ I_k = cste \end{cases} \\
 R = \begin{cases} f_2(T) \text{ linéaire pour } Hi, Rt, Ur \text{ et } Mo \\ f_3(T) \text{ exponentielle pour } Zm, Zn, Gc, Cl, Gd, Gl \text{ et pour les organes souterrains de } Zm \text{ et } Zn \end{cases}
 \end{array}$$

Avec P_b , le taux de production brute ($\text{gO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$), P_{max} , le taux de production maximal ($\text{gO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$), I , l'intensité lumineuse disponible (W.m^{-2}), I_k , l'intensité lumineuse de saturation (W.m^{-2}), T , la température de l'eau ($^{\circ}\text{C}$), R , le taux de respiration ($\text{gO}_2.\text{gPS}^{-1}.\text{j}^{-1}$). $f_1(T)$, $f_2(T)$ et $f_3(T)$ sont des fonctions de la température, différentes pour chaque espèce et dont les paramètres sont listés dans le tableau III.7. Les codes espèces sont donnés dans l'annexe 2.

D'après ZIMMERMAN *et al.* (1987), l'anoxie fréquente dans les sédiments ne rend possible la respiration des organes souterrains des phanérogames que pendant le jour, lorsque la photosynthèse permet l'approvisionnement en oxygène de l'hypogée. Cette anoxie est présente dès les premiers cm dans la lagune de Thau d'après les profils réalisés par MESNAGE (1994) lors du programme OxyThau et par DESLOUS-PAOLI (données non publiées), ce mécanisme est donc pris en compte dans le modèle afin que la respiration des rhizomes et des racines ne se produise que lorsque la photosynthèse suffit à pallier leur respiration. Cette respiration se rajoutera alors à la respiration des feuilles présentes dans la maille au contact du sédiment.

Par ailleurs deux fonctions de limitation sont intégrées au modèle. La première, agissant sur la respiration, permet de simuler la baisse de respiration des macrophytes quand le degré de saturation en oxygène baisse de façon importante (phénomène noté lors de

l'expérimentation sur *Zostera noltii* dans les cloches benthiques sombres, chapitre I.2.2, mais aussi rapporté par DROMGOOLE en 1978 sur plusieurs espèces d'algues marines), et la seconde, permet de simuler la limitation par les sels nutritifs sur la production macrophytique. Les apports en nutriments dans la lagune de Thau étant tributaires des apports du bassin versant, ils sont maximums en automne et en hiver et minimums en été (PICHOT *et al.*, 1994). L'observation des contenus en azote des différentes espèces (tableau III.6) montre que contrairement au phosphore, les contenus tissulaires en azote de la grande majorité des espèces retenues passent par un minimum en été. En l'occurrence, ces mesures tendent à confirmer la thèse soutenue par PICOT *et al.* (1990) selon laquelle, l'azote serait l'élément limitant dans la lagune de Thau. Les résultats des mesures *in situ* de production réalisées sur *Zostera noltii* (chapitres I.2 et I.3.1) vont aussi dans ce sens. C'est pourquoi, bien que ne pouvant simuler les contenus en azote des macrophytes (et donc leur capacité de stockage temporaire évoqué par DROOP, 1970), s'agissant de variables forçantes, il nous a tout de même paru important de prendre en compte une limitation par l'azote dans le modèle.

Les deux fonctions de limitation fonctionnent selon le même schéma, elles sont calculées grâce à des équations de type Michaelis-Menten. Le facteur retenu pour la limitation de la respiration est le degré de saturation en oxygène de l'eau (exprimé en % de la saturation maximale). Pour la limitation de la production par l'azote, c'est la somme des deux formes d'azote pris en compte par le modèle (l'ammonium et les nitrates) qui est le facteur retenu. Toutefois, afin de considérer aussi, la capacité qu'ont les phanérogames à puiser des sels nutritifs à la fois dans l'eau et dans les sédiments, deux fonctions de limitation sont calculées, l'une pour l'eau et l'autre pour le sédiment (l'azote y est seulement présent sous sa forme réduite, l'ammonium) et la limitation retenue pour les phanérogames est celle qui les pénalise le moins.

Tableau III.8: Valeurs moyennes des rapports C:N (gC.gN⁻¹) des dix espèces retenues pour la modélisation.

	Moyenne	Ecart-standard (5%)	n
<i>Halopitys incurvus</i>	13,7	1,7	9
<i>Zostera marina</i> (feuilles)	17,0	2,2	12
<i>Zostera marina</i> (hypogée)	35,4	7,1	12
<i>Zostera noltii</i> (feuilles)	17,1	1,0	12
<i>Zostera noltii</i> (hypogée)	35,6	4,3	12
<i>Gracilaria compressa</i>	21,4	7,0	9
<i>Chaetomorpha linum</i>	17,2	2,2	12
<i>Gracilaria dura</i>	12,3	1,9	9
<i>Rytiphloea tinctoria</i>	26,7	7,5	9
<i>Gracilariopsis longissima</i>	25,1	7,2	6
<i>Ulva rigida</i>	21,0	3,4	15
<i>Monostroma obscurum</i>	13,6	2,4	12

$$\begin{aligned}
\lim(O_2) &= \frac{O_2 \text{ sat}}{O_2 \text{ sat} + K_{O_2}} \\
\lim(N_{\text{eau}}) &= \frac{[NH_4^+]_{\text{eau}} + [NO_3^-]_{\text{eau}}}{[NH_4^+]_{\text{eau}} + [NO_3^-]_{\text{eau}} + K_{N_{\text{eau}}}} \\
\lim(N_{\text{séd}}) &= \frac{[NH_4^+]_{\text{séd}}}{[NH_4^+]_{\text{séd}} + K_{N_{\text{séd}}}} \\
\lim(N) &= \begin{cases} \lim(N_{\text{eau}}) & \text{pour } Hi, Gc, Cl, Rt, Gd, Gl, Ur \text{ et } Mo \\ \max[\lim(N_{\text{eau}}); \lim(N_{\text{séd}})] & \text{pour } Zm \text{ et } Zn \end{cases}
\end{aligned}$$

Les paramètres K_{O_2} (50 %) et $K_{N_{\text{eau}}}$ (3 mmolN.m⁻³) sont considérés égaux quelle que soit l'espèce, pour les deux espèces de zostères $K_{N_{\text{séd}}}$ est égal à 10 mmolN.m⁻³. Les valeurs des paramètres ont été obtenues lors de la calibration du modèle.

Pour finir, la production totale nette des macrophytes d'une maille (P_{mac} , exprimée en gO₂.m⁻³.j⁻¹) sera donc égale à la somme des productions nette de chacune des espèces présente dans la maille. Ainsi si l'on numérote les dix espèces de 1 à 10 alors on peut écrire:

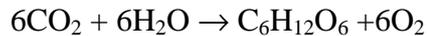
$$P_{\text{mac}} = \sum_{i=1}^{10} [P_{b_i} \times \lim(N) - R_i \times \lim(O_2)] \times \frac{B_i}{ep_{\text{eau}}}$$

Où P_{b_i} , R_i et B_i sont respectivement le taux de production brute (gO₂.gPS⁻¹.j⁻¹), le taux de respiration (gO₂.gPS⁻¹.j⁻¹) et la biomasse (gPS.m⁻²) de l'espèce i dans la maille considérée d'épaisseur ep_{eau} (m). Remarque: pour les zostères, R_i est la somme des respirations des feuilles et des organes souterrains quand cette dernière a lieu.

III.5.3 Effet des macrophytes sur l'azote inorganique dissous

L'effet des macrophytes sur l'azote inorganique dissous se fait uniquement dans le modèle par l'intermédiaire d'une absorption liée à la production. En effet la production simulée peut être convertie en quantité d'azote absorbée par les plantes afin de conserver leurs rapports C:N dans une gamme de variation bien définie.

La première étape consiste à transformer la production en terme d'oxygène en production en terme de fixation de carbone minéral. Cette étape est réalisée grâce à l'utilisation de l'équation simplifiée de la photosynthèse et des quotients photosynthétiques (lire encadré II.2):



Dans cette équation, le rapport entre le nombre de moles d'oxygène produites et le nombre de moles de carbone fixées est de 1. Considérant un quotient photosynthétique (PQ) légèrement différent de 1, on prend en compte la synthèse d'autres produits que les carbohydrates (lipides, protéines, etc. ...). Nous avons choisi un PQ égal à 1,1 en moyennant les différentes valeurs pour les algues et les phanérogames rencontrées dans la littérature: de 1,1 à 1,3 pour RYTHER (1956), 1, 2 pour BUESA (1980), de 0,42 à 1,01 pour ROSENBERG *et al.* (1995).

La seconde étape consiste à transformer la quantité de carbone fixée en quantité d'azote absorbée en se basant sur les teneurs tissulaires en C et N des macrophytes. Nous considérerons pour cela les valeurs moyennes des rapports C:N de chaque espèce, présentées dans le tableau III.8. Pour finir la prise d'azote est répartie sur les variables ammonium et nitrates proportionnellement aux concentrations de l'eau en ammonium et en nitrates. La plus grande affinité pour l'ammonium que pour les nitrates n'est donc pas prise en considération dans le modèle.

La prise d'azote par les zostères peut se faire à la fois dans la colonne d'eau (par les feuilles) et dans le sédiment (racines). Cependant IIZUMI et HATTORI (1982), SHORT et McROY (1984) ou bien encore PEDERSEN et BORUM (1992 et 1993) ont montré que la seule prise par les feuilles dans la colonne d'eau pouvait, lorsque les concentrations y sont suffisantes, satisfaire à la demande quasi totale liée à la croissance journalière(jusqu'à 90% de

la demande en azote). Par ailleurs, il semble que chez l'espèce *Zostera marina* la prise d'azote par les racines soit inhibée quand les feuilles sont au contact de concentrations importantes d'ammonium (de 15 à 30 μM , THURSBY et HARLIN, 1982). Dans le modèle que nous proposons, la prise par les feuilles de zostères dans chaque maille est limitée par les concentrations en azote inorganique dissous dans l'eau (limitation de type Michaelis-Menten, identique à celle de la production) et est additionnée de maille en maille jusqu'à la dernière maille au contact du sédiment. Deux cas sont alors possible, soit la demande totale en azote est satisfaite et la prise dans le sédiment est alors fixée comme nulle, soit elle n'est pas satisfaite et la quantité d'azote pompée par les racines dans le sédiment est égale à la différence entre la demande totale et la quantité déjà pompée dans l'eau.

La prise d'azote est donc calculée comme suit:

➤ dans l'eau:

$$\begin{aligned}
 ABS_{eau} &= \underbrace{\sum_{i=1}^8 P_{bi} \times K_{(O_2 \rightarrow N)}^i \times \frac{B_i}{ep_{eau}}}_{Hi, Gc, Cl, Gd, Rt, Gl, Ur \text{ et } Mo} + \underbrace{\sum_{i=1}^2 P_{bi} \times \lim(N_{eau}) \times K_{(O_2 \rightarrow N)}^i \times \frac{B_i}{ep_{eau}}}_{Zm \text{ et } Zn} \\
 ABS_{eau}^{NH_4} &= ABS_{eau} \times \frac{[NH_4^+]}{[NH_4^+] + [NO_3^-]} \\
 ABS_{eau}^{NO_3} &= ABS_{eau} \times \frac{[NO_3^-]}{[NH_4^+] + [NO_3^-]}
 \end{aligned}$$

➤ dans le sédiment (pour *Zostera marina* et *Z. noltii*):

$$ABS_{séd}^{NH_4} = \frac{1}{ep_{séd} \times V_{ei}} \times \sum_{i=1}^2 (P_{bi} \times K_{(O_2 \rightarrow N)}^i \times B_i - ABS_{eau}^{zost})$$

* $K_{(O_2 \rightarrow N)}^i$ est un facteur de conversion en terme d'azote, il est fonction du rapport $\frac{C}{N}$ de chaque algue:

$$K_{(O_2 \rightarrow N)}^i = \frac{12}{32 \times 1,1} \times \frac{1000}{\frac{C_i}{N_i} \times 14}$$

Tableau III.9: Conditions initiales dans la lagune (identiques pour toutes les mailles) et caractéristiques des eaux d'entrées des deux principaux fleuves (la Vène et le Pallas) et de l'eau de mer, utilisées pour les simulations des mois de janvier et juin 1996.

		Janvier 1996	Juin 1996
Colonne d'eau (lagune)	Oxygène (mg.l ⁻¹)	9	8
	Ammonium (μmol.l ⁻¹)	10	2
	Azote détritique (μmol.l ⁻¹)	8	1
Sédiments (lagune)	Oxygène (mg.l ⁻¹)	1	1
	Ammonium (μmol.l ⁻¹)	40	40
	Azote détritique (μmol.l ⁻¹)	10000	10000
Apports de la Vène	Oxygène (mg.l ⁻¹)	9	9
	Nitrates (μmol.l ⁻¹)	54	54
	Ammonium (μmol.l ⁻¹)	25	25
Apports du Pallas	Oxygène (mg.l ⁻¹)	9	9
	Nitrates (μmol.l ⁻¹)	85	85
	Ammonium (μmol.l ⁻¹)	40	40
Apports eau de mer	Oxygène (mg.l ⁻¹)	9	9
	Nitrates (μmol.l ⁻¹)	2	2
	Ammonium (μmol.l ⁻¹)	0,5	0,5

Où ABS_{eau} , $ABS_{eau}^{NH_4}$ et $ABS_{eau}^{NO_3}$, sont respectivement les absorptions totales, d'ammonium et de nitrate dans la colonne d'eau, toutes trois exprimées en $mmolN.m^{-3}$, $ABS_{séd}^{NH_4}$, est l'absorption d'ammonium par les racines de zostères ($mmolN.m^{-3}$), $ep_{séd}$, l'épaisseur du sédiment (m), V_{ei} , le % d'eaux interstitielles du sédiment, $\frac{C_i}{N_i}$, le rapport C:N de l'espèce considérée ($gC.gN^{-1}$) et ABS_{eau}^{zost} , la quantité d'azote déjà absorbée par les feuilles de zostères ($mmolN$).

III.5.4 Effet des macrophytes sur l'azote organique détritique

La mortalité des macrophytes est assimilée dans le modèle à la respiration. Cette équivalence est souvent rencontrée dans les modèles (WETZEL et NECKLES, 1986 VAN LENT, 1995, COFFARO et SFRISO, 1997) et, bien que ne permettant pas de simuler la perte et la mortalité de fragments de thalles ou de feuilles dues à l'hydrodynamisme ou à la prédation, elle correspond bien à la perte de matière organique liée au catabolisme.

De la même façon que pour la prise d'azote, la quantité d'oxygène consommée par la respiration est convertie en quantité de carbone expulsé (le quotient respiratoire est supposé égal à 1,1), puis, la part d'azote organique transférée vers le compartiment détritique est calculée grâce au rapport C:N moyen de chaque espèce de macrophyte.

Le flux d'azote organique vers le compartiment détritique est donc calculé comme suit:

➤ dans l'eau:

$$MORT_{eau} = \sum_{i=1}^{10} R_i \times K_{(O_2 \rightarrow N)}^i \times \frac{B_i}{ep_{eau}}$$

➤ dans le sédiment (pour *Zostera marina* et *Z. noltii*):

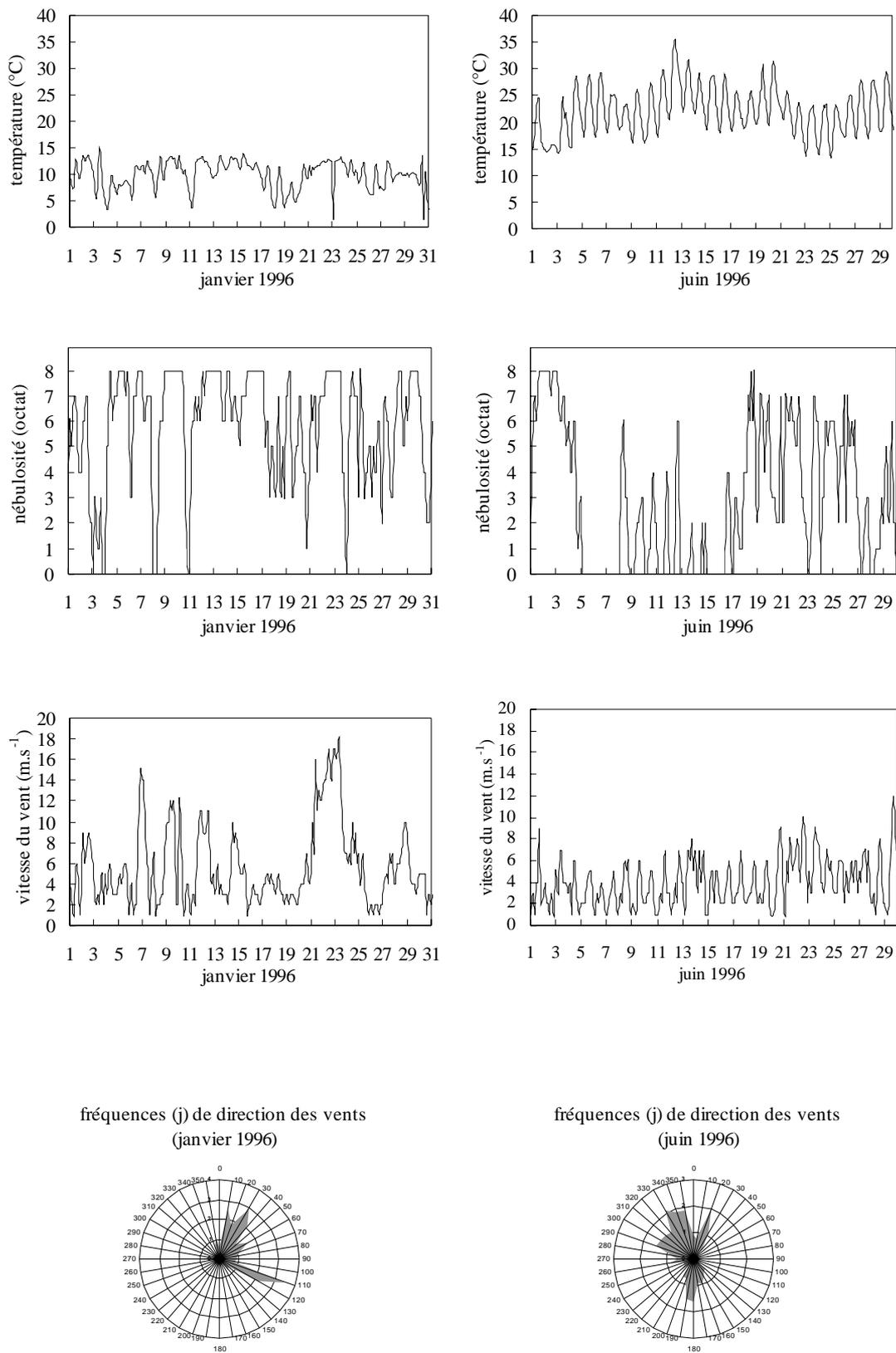


Figure III.11: Quelques données météorologiques (température de l'air, nébulosité, vitesse et direction des vents) entrées dans le modèle pour les simulations des mois de janvier et juin 1996.

$$MORT_{séd} = \sum_{i=1}^2 Rr_i \times K_{(O_2 \rightarrow N)}^i \times \frac{Br_i}{ep_{séd}}$$

Avec $MORT_{eau}$ et $MORT_{séd}$, la mortalité des macrophytes dans l'eau et dans le sédiment exprimée en $mmolN.m^{-3}.j^{-1}$, Rr_i et Br_i , respectivement, la respiration ($gO_2.gPS^{-1}.j^{-1}$) et la biomasse de l'hypogée ($gPS.m^{-2}$) des deux espèces de phanérogames.

Afin de ne pas avoir à ajouter une variable d'état supplémentaire au modèle et limiter le temps de calcul, les phanérogames mortes vont alimenter la même variable détritique que les autres macrophytes.

III.6 Simulations et exploitation du modèle: l'impact des macrophytes sur le bilan en azote et en oxygène de la lagune

Le modèle tridimensionnel couplé physique-biologie de LAZURE et CHAPELLE a été développé dans le but de simuler dans un premier temps l'écosystème lagunaire durant l'année 1996. Cette année présentait en effet l'intérêt d'un épisode de pluies intenses en hiver (durant les mois de janvier, février et mars 1996) contrastant bien avec la période estivale sèche et d'une base de donnée assez importante (température de l'eau, salinité, débits fluviaux, concentrations en sels nutritifs, phytoplancton, ...) nécessaire à la validation du modèle. Afin de pouvoir observer l'influence des macrophytes sur les cycles de l'oxygène et de l'azote, le modèle a été lancé à deux périodes différentes, durant les mois de janvier et de juin 1996, sur une durée de trente jours, avec ou sans les variables macrophytes. C'est à partir de cette comparaison et de la confrontation avec les mesures *in situ* quand elles sont disponibles que sera bâtie notre analyse. Les simulations où les macrophytes sont absents seront notés ci-après Mac^- et celles avec macrophytes seront notées Mac^+ .

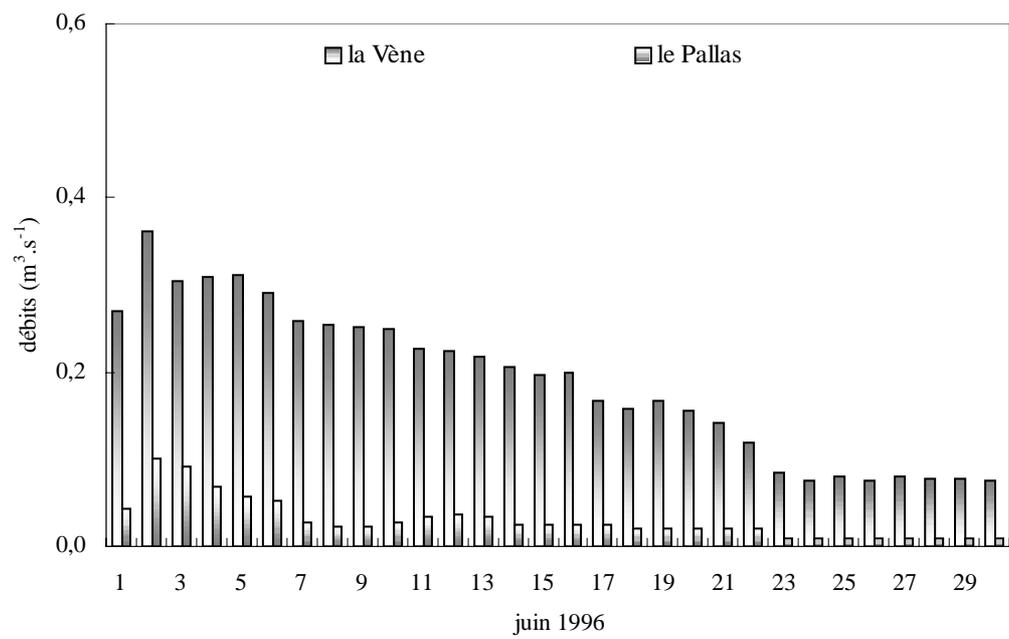
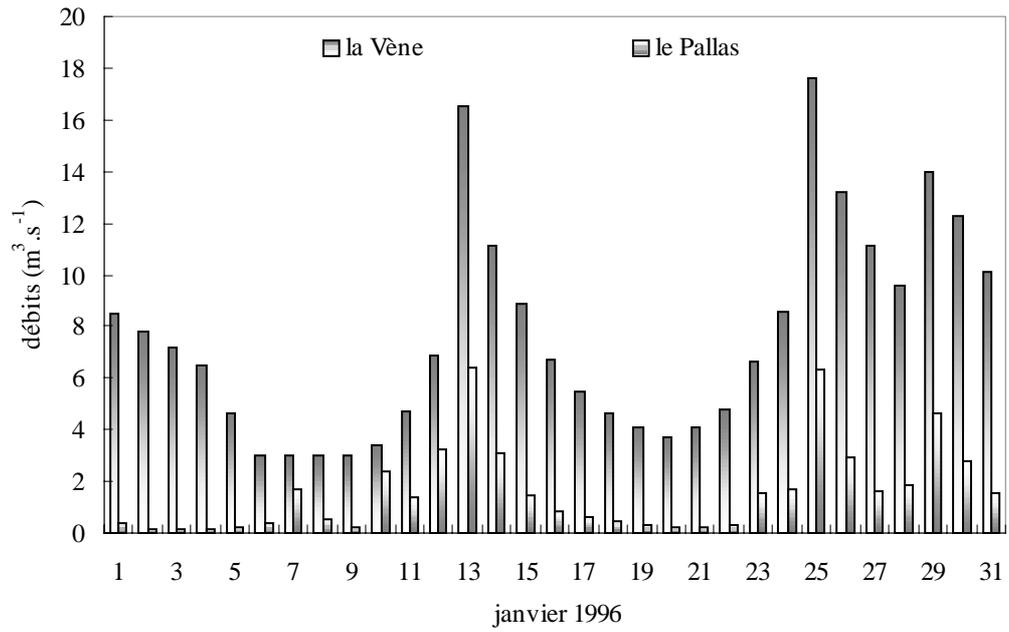


Figure III.12: Débits mesurés de la Vène et du Pallas durant les mois de janvier et de juin 1996.

Le modèle biologique servant de support à ces simulations est calibré sans les macrophytes (CHAPELLE, communication personnelle), nous tenons donc à rappeler ici que, plus que la valeur absolue des résultats Mac^+ simulés (qui pourraient être améliorés par une nouvelle calibration), c'est la différence entre les résultats simulés Mac^- et Mac^+ qui nous intéressent et que nous allons discuter.

Par la suite le modèle a été lancé sur toute l'année 1996, les productions totales journalières de chaque espèce étant enregistrées et sommées (sur toute la colonne d'eau et sur toutes les mailles) de façon à pouvoir estimer la production annuelle totale des macrophytes au niveau de la lagune de Thau. Le problème de la biomasse constante se pose néanmoins pour ce type de simulation. GERBAL (1994), lors de son suivi saisonnier des populations de macrophytes du secteur oriental de la lagune estime que le rapport entre la biomasse maximum (au printemps) et la biomasse minimum (automne) avoisine 0,5. Ce rapport peut aussi être conservé approximativement pour les populations de phanérogames de la lagune de Thau (cf. chapitre I.4, II.4 et LAUGIER, 1998). La biomasse estimée lors de la réactualisation de la flore en juin 1998 (BELSHER, DESLOUS-PAOLI et VERLAQUE, non publié) pouvant être considérée comme étant la biomasse maximale annuelle, nous avons choisi empiriquement une biomasse moyenne sur l'année égale à 75 % de la biomasse maximale pour simuler l'année 1996.

III.6.1 Les conditions initiales et les données météorologiques

Les conditions initiales, ainsi que les données météorologiques sont identiques selon qu'il s'agit d'une simulation sans macrophytes ou avec macrophytes. En revanche, les conditions initiales diffèrent selon la période de l'année (voir tableau III.9). Elles correspondent aux données mesurées sur Thau moyennées et publiées sous les références

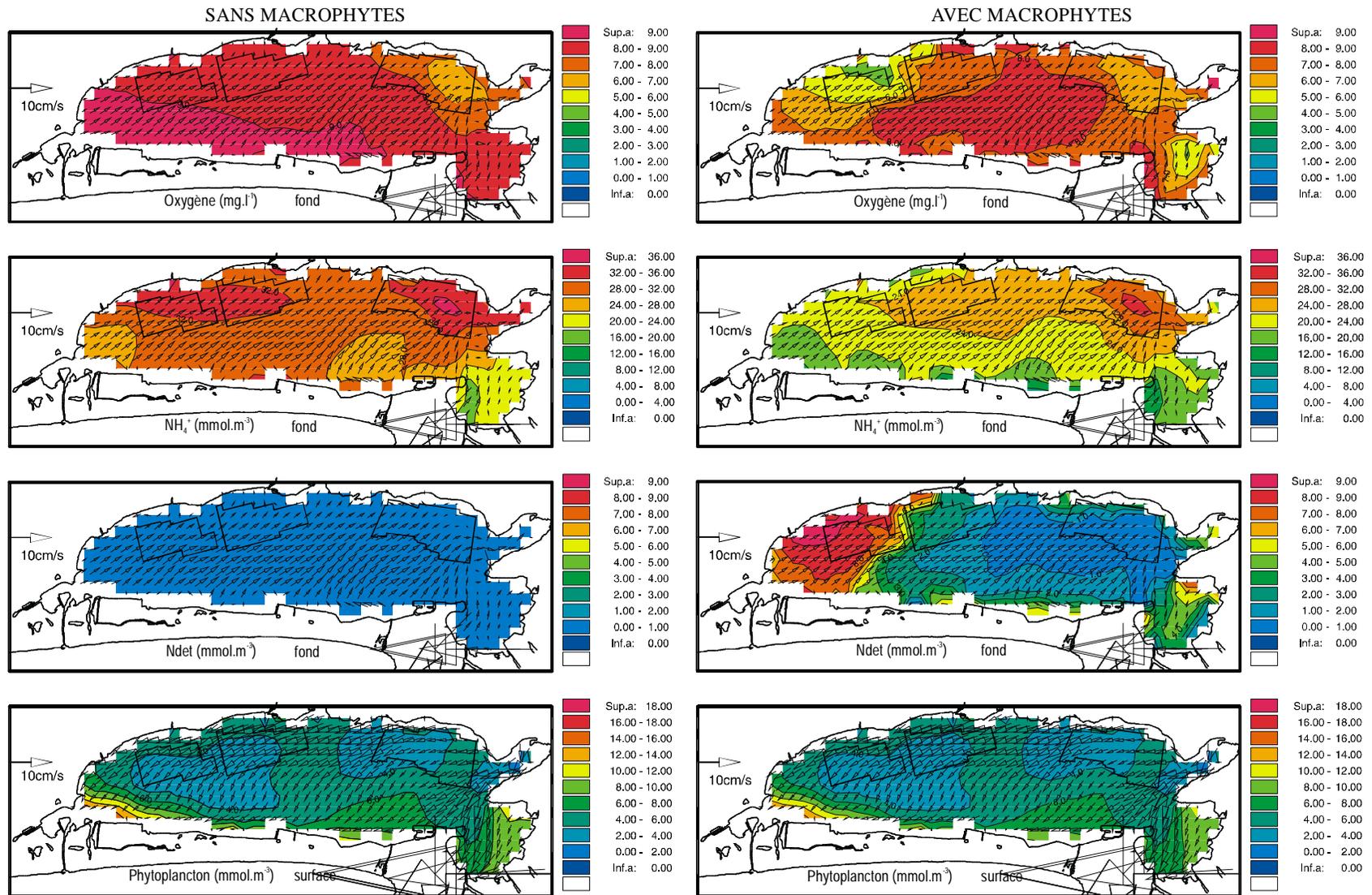


Figure III.13 : Janvier 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et sans macrophytes (à gauche). Les variables oxygène, ammonium et azote organique détritique sont tracées pour les mailles de fond et la variable phytoplancton pour les mailles de surface.

suivantes: pour la colonne d'eau et le sédiment, AMANIEU et al. (1989), MESNAGE (1994), DESLOUS-PAOLI (1995), DESLOUS-PAOLI et al. (1998), SOUCHU *et al.* (1998 b), pour les eaux de mer, SOUCHU *et al.* (1997) et Contrat de Baie (ANONYME, 1997), pour les fleuves, Contrat de Baie (ANONYME, 1997).

Les données météorologiques nécessaires au modèle physique (nébulosité, température et humidité relative de l'air, vitesse et direction du vent) sont fournies par la station Météo France de Fréjorgues. La figure III.11 présente quelques-unes des données météorologiques utilisées pendant les périodes de simulation.

Sur la figure III.12 sont présentés les débits des deux cours d'eau les plus importants se jetant dans la lagune, la Vène (dans la crique de l'Angle) et le Pallas (à l'est du village de Mèze). Les débits sont relativement importants en janvier et faibles à très faibles en juin, en liaison avec les pluies. Ces débits sont ceux utilisés dans le modèle pour le calcul des apports liés au bassin versant.

III.6.2 Résultats des simulations du mois de janvier 1996

Toutes les variables du modèle sont liées aux cycles de l'azote et de l'oxygène de la lagune, y compris le zooplancton qui, s'il ne dépend pas directement des ressources en azote minéral, excrète de l'ammonium, consomme de l'oxygène et passe dans le compartiment détritique lorsqu'il meurt. Cependant une attention plus particulière a été portée sur les variables suivantes: oxygène (O_2), ammonium (NH_4^+), nitrates (NO_3^-), azote organique détritique (Ndet) et pour finir, la variable représentant le phytoplancton (ϕPk). Cette attention a de plus été portée à la fois sur toute la colonne d'eau et dans le sédiment. Nous présenterons sur les figures les résultats les plus marquants, c'est à dire ceux pour lesquels l'effet des macrophytes est remarquable qu'il soit fort ou bien au contraire faible.

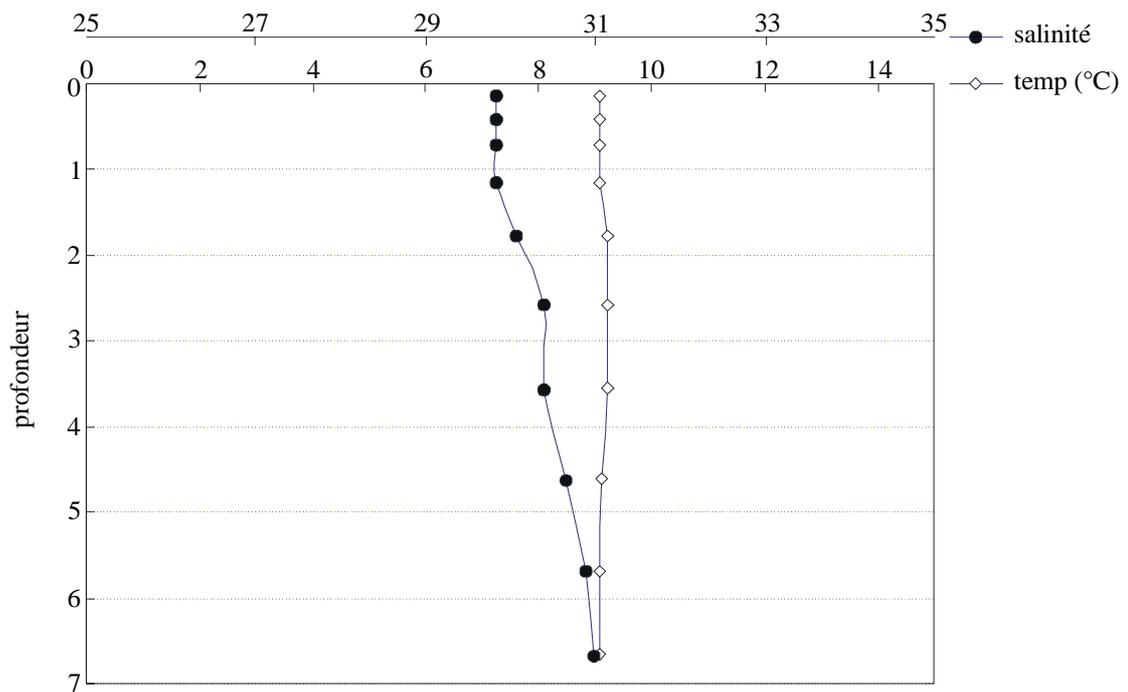


Figure III.14: Diagramme température (°C) – salinité, simulé par le modèle au 30 janvier 1996 (centre de l'étang, point de coordonnées 28,10).

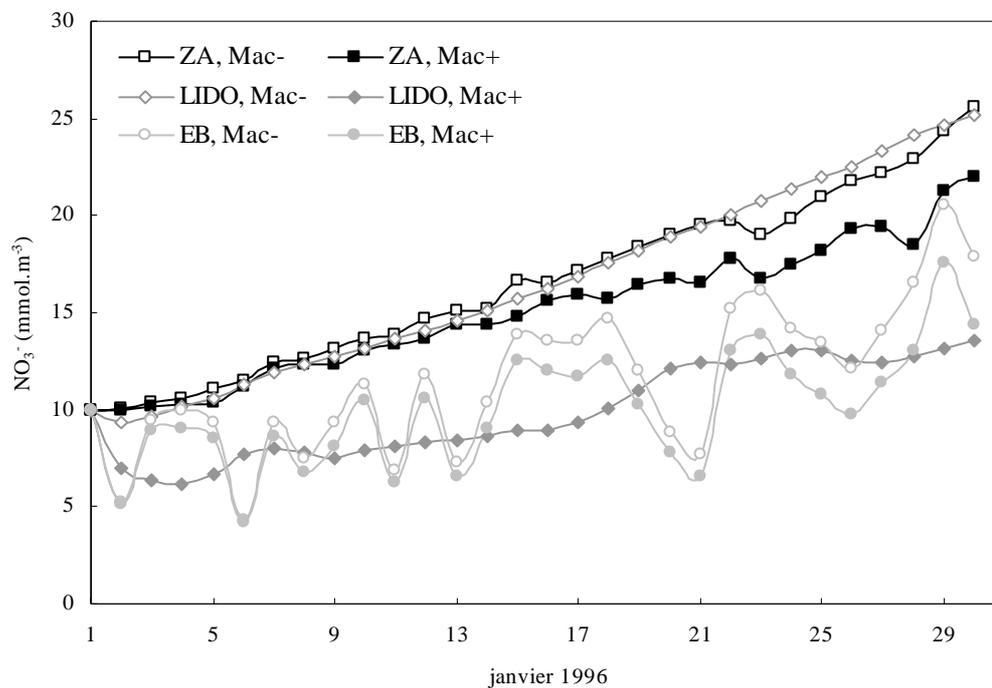


Figure III.15: Concentrations en nitrates (mmol.m^{-3}) simulées par le modèle au cours du mois de janvier 1996 dans trois mailles de fond: en zone conchylicole A (ZA), le long du lido sableux (LIDO) et au milieu de l'étang des Eaux Blanches (EB). Les simulations avec et sans macrophytes sont notées respectivement Mac^+ et Mac^- . La position exacte des stations est reportée sur la figure III.16.

Par ailleurs, une simulation supplémentaire a été réalisée en divisant empiriquement la biomasse de chaque espèce de macrophytes par deux, de façon à simuler approximativement les biomasses hivernales du macrophytobenthos (voir plus haut).

III.6.2.1 La colonne d'eau

Les résultats des variables pour la colonne d'eau sont présentés sur les figures III.13 et III.15. A l'exception de la variable ϕPk (présentée pour les mailles de surface), toutes sont présentées pour la dernière maille, au fond de la lagune, c'est à dire au contact direct avec les macrophytes lorsqu'ils sont présents. Toutefois, les faibles profondeurs rencontrées dans l'étang de Thau font que les stratifications durables de la colonne d'eau sont rares et liées à de longues périodes de calme (LAZURE, 1992). Durant le mois de janvier 1996, les vents ont soufflé à plusieurs reprises au-dessus de 20 nœuds, soit environ 10 m.s^{-1} (figure III.11), le diagramme T-S présenté à la figure III.14 exprime l'homogénéité de la colonne d'eau durant cette période.

L'oxygène dissous:

L'effet des macrophytes sur la variable oxygène se fait sentir essentiellement à deux endroits de la lagune: à l'ouest, dans une zone comprenant la zone conchylicole C, partie de la zone B et allant des structures conchylicoles vers la bordure nord entre le port de Marseillan et le port conchylicole du Mourre-Blanc ; et à l'extrême est, depuis le centre de l'étang des Eaux Blanches vers ses bordure nord et est (port de Balaruc-les-Bains et Balaruc-les-Usines). A ces deux endroits, la présence des macrophytes provoque une baisse de la concentration des eaux en oxygène dissous, passant de $8-9 \text{ mg.l}^{-1}$ à $4-5 \text{ mg.l}^{-1}$ au minimum. Au centre de la lagune, zone dépourvue de macrophytes, les concentrations en oxygène dissous restent assez élevées, probablement du fait du mélange important des masses d'eaux permettant aux

couches d'eau de surface de ré-oxygéner les zones les plus profondes de la lagune. Au niveau de la zone conchylicole A, l'effet des macrophytes se fait peu sentir, élargissant quelque peu un secteur où les concentrations ($6-7 \text{ mg.l}^{-1}$) étaient déjà plus basses que dans le reste de la lagune. Par ailleurs le long du lido sableux au sud de la lagune, secteur où seuls des herbiers à phanérogames sont présents, les concentrations simulées sont légèrement plus faibles (entre 7 et 8 mg.l^{-1}) que sur les résultats de la simulation Mac^- .

Si l'on considère les températures et salinités portées sur le diagramme T-S (figure III.14) comme proche des températures et salinités moyennes de la lagune, la saturation de l'eau correspond à une concentration en oxygène de $9,5 \text{ mg.l}^{-1}$. Ainsi, si les eaux de la lagune restent proches de la saturation en l'absence de macrophytes (valeurs comprises entre 70 et 100 % de la saturation), la simulation Mac^+ montre que celles-ci peuvent descendre à environ 50 % de la saturation dans les deux secteurs précités.

Les valeurs simulées par le modèle restent de toute façon, que les macrophytes soient présents ou non, proches de celles mesurées habituellement dans la lagune en hiver: c'est à dire comprises entre 53 et 135 % de la saturation (DESLOUS-PAOLI et VAQUER, 1995, GASC, 1997), les valeurs minimum rencontrées dans la simulation Mac^+ semblant toutefois légèrement inférieures à ces dernières. La simulation effectuée avec la moitié de la biomasse des macrophytes, présente les mêmes caractéristiques de distribution spatiale des minima et maxima en oxygène dissous, tout en ayant des minima plus faibles en moyenne de 23 % à ceux observés avec la totalité des macrophytes (soit environ $7,5 \text{ mg.l}^{-1}$ ou 80 % de la saturation). Cette simulation donne donc des résultats plus proches de ceux rencontrés dans la littérature.

La minéralisation de la matière organique, ainsi que la respiration des macrophytes sont les deux termes de pertes responsables de la baisse des teneurs en oxygène dissous. Il ne nous est pas possible de déterminer précisément si l'un des deux processus prédomine, cependant,

tous deux étant déterminés essentiellement par la température (par des fonctions de type exponentiel) dans le modèle biologique, il est probable que la minéralisation d'une matière détritique plus importante due à la présence des macrophytes et la respiration de ces derniers contribuent de façons grossièrement égales.

L'ammonium:

Sur l'ensemble de la lagune, les concentrations en ammonium simulées en présence de macrophytes sont inférieures à celles de la simulation Mac⁻. Cet effet est particulièrement frappant dans l'ouest de la lagune, devant Marseillan, où on observe une réduction de l'ordre de 35 % concentrations en ammonium, qui passent de 32-36 à 20-24 mmolN.m⁻³, mais surtout dans le sud, le long du lido sableux où les concentrations descendent à environ 16 mmolN.m⁻³, soit une réduction d'environ 55 % des concentrations simulées. Ce résultat peut paraître étonnant si l'on considère le fait que les biomasses sont plus importantes en zone 1 (4953 tPS, espèces présentes *Hi*, *Rt*, *Zm* voir figure III.8 et tableau III.2) qu'en zone 4 (1147 tPS, espèces présentes *Zm* et *Zn*). Néanmoins l'hypothèse suivante peut-être avancée: le nord de la lagune est au contact du bassin versant et reçoit donc les apports de nitrates et d'ammonium liés aux pluies, les macrophytes de ces secteurs peuvent donc bénéficier de ressources en sels nutritifs plus abondantes que dans le sud de la lagune où les apports sont tributaires des échanges advectifs. Ainsi la prise d'azote se répartit à la fois sur l'ammonium et les nitrates dans le nord de la lagune alors qu'il se porte sans doute plus spécifiquement sur l'ammonium dans le sud.

Les secteurs conchylicoles sont des zones où les sels nutritifs sont les plus abondants de la lagune en raison de l'excrétion des mollusques cultivés et du relargage des sédiments (les flux d'ammonium du sédiment vers l'eau y sont 3 à 4 fois plus forts qu'à l'extérieur, GRENZ, 1989). Cette particularité est bien simulée par le modèle. Cependant l'introduction des macrophytes dans le modèle gomme légèrement les différences entre les zones conchylicoles

et l'extérieur, en particulier dans les zones B et C, où la biomasse importante des macrophytes exerce sur l'ammonium un pompage sensible. La zone conchylicole A est la zone la moins perturbée par l'introduction des macrophytes, la baisse des concentrations en ammonium y étant beaucoup moins perceptible. Cette constatation n'est cependant pas étonnante d'une part du fait de la proximité des deux plus gros cours d'eau se jetant dans la lagune (la Vène et le Pallas) et d'autre part à cause des profondeurs importantes de ce secteur (5-6 m en moyenne). En effet, la lumière parvenant à ces profondeurs est faible, surtout durant l'hiver, la production des macrophytes sera donc faible et la prise de nutriments aussi par conséquent.

On remarquera en outre, l'influence probable des canaux de Sète (influences marines) sur les concentrations en ammonium de l'étang des Eaux Blanches, le modèle caractérisant ce secteur, durant cette période, comme les moins riches en ammonium de la lagune. Cette remarque est cependant sujette à discussion si l'on considère d'une part les concentrations élevées par rapport au reste de la lagune habituellement mesurées dans l'étang des Eaux Blanches (CASELLAS *et al.*, 1990, PICOT *et al.*, 1990), et d'autre part les espèces nitrophiles recensées dans cette région: *Ulva rigida*, *Monostroma obscurum*. Il semble que dans ce secteur les rejets industriels et urbains (zone industrielle des Eaux Blanches, ville de Sète) et les apports fluviaux (canal du Rhône à Sète) ne soit pas nuls, bien au contraire et contribuent à son enrichissement (DE CASABIANCA *et al.*, 1994, GERBAL et VERLAQUE, 1995). Ces apports ne sont pas, pour l'instant pris en compte dans le modèle.

Les concentrations observées sur la simulation Mac⁻ sont comprises entre 16 et 40 mmolN.m⁻³ et entre 12 et 40 mmolN.m⁻³ sur la simulation Mac⁺ (sur la simulation avec les biomasses de macrophytes diminuées de moitié on observe une augmentation de 14 % en moyenne des concentrations obtenues avec Mac⁺). Ces concentrations sont supérieures aux concentrations habituellement rencontrées dans l'étang à cette période: en moyenne 2 mmolN.m⁻³ durant l'année 1989 selon le rapport EcoThau (AMANIEU *et al.*, 1989),

Tableau III.10: Comparaison des hauteurs de précipitation sur le secteur de Thau durant les hivers (mois de décembre, janvier et février) des années 91 à 98. Modifié d'après SOUCHU *et al.*, non publié. En gras, l'hiver de simulation.

Années	61-90 (normale)	91-92	92-93	93-94	94-95	95-96	96-97	97-98
Hauteur de pluies (mm)	193	81	56	244	70	406	301	118
Rapport à la normale	1	0,42	0,29	1,26	0,36	2,10	1,56	0,61

Tableau III.11: Concentrations en ammonium (NH_4^+ , au fond), azote organique particulaire (NOP) et chlorophylle a (Chl a) mesurées en bordure de la lagune les 25 et 31 janvier 1996. D'après SOUCHU *et al.* (non publié), modifié. Les chiffres correspondent aux numéros des stations, leurs positions sont données sur la figure III.16.

num. station	date	NH_4^+ ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	NO_3^- ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	NOP ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	Chl a ($\mu\text{g.l}^{-1}$)
2	25 janv. 96	17,1	22,8	6,7	0,37
	31 janv. 96	17,4	21,8	3,0	0,40
3	25 janv. 96	15,9	25,2	9,7	0,85
	31 janv. 96	13,9	19,6	4,0	0,92
4	25 janv. 96	14,7	31,3	20,3	0,56
	31 janv. 96	16,3	22,9	4,5	0,78
5	25 janv. 96	16,5	21,2	3,4	0,63
	31 janv. 96	16,3	26,2	3,2	0,51
6	25 janv. 96	21,1	26,3	9,9	1,11
	31 janv. 96	17,6	23,7	7,0	1,35
7	25 janv. 96	14,2	20,7	8,0	1,15
	31 janv. 96	17,8	29,4	5,2	0,96
8	25 janv. 96	15,1	23,4	9,5	2,54
	31 janv. 96	17,5	28,1	6,9	2,38
9	25 janv. 96	14,6	19,0	6,0	1,06
	31 janv. 96	14,8	20,6	5,7	3,06
10	25 janv. 96	17,2	18,4	5,2	1,15
	31 janv. 96	17,4	22,1	3,3	0,36
11	25 janv. 96	14,9	29,6	13,8	1,05
	31 janv. 96	17,6	33,1	5,4	0,93
12	25 janv. 96	19,7	39,1	5,8	1,13
	31 janv. 96	21,4	23,3	5,7	0,57
13	25 janv. 96	19,6	26,5	4,4	1,93
	31 janv. 96	8,8	64,4	4,4	0,84
14	25 janv. 96	17,7	29,3	12,5	1,43
	31 janv. 96	20,7	31,0	7,8	1,51

et en moyenne 3 mmolN.m^{-3} (maximum 15 mmolN.m^{-3}) durant les années 1993 et 1994 d'après GASC (1997). Cependant l'hiver 1996 se distingue par de très abondantes précipitations, environ deux fois plus que la normale (voir tableau III.10). De ce fait des crues du Pallas et de la Vène (ainsi que des autres cours d'eau très probablement) ont été relevées durant toute la période de janvier à mars 1996 (Contrat pour l'Etang de Thau, ANONYME, 1997). Ces cours d'eau en crue sont responsables de l'apport important en sels nutritifs dans le bassin et donc des fortes concentrations en ammonium mesurées durant cette période dans la lagune: SOUCHU *et al.* (non publié), font état de concentrations en ammonium comprises entre $8,8$ et $21,4 \text{ mmolN.m}^{-3}$ durant le mois de janvier 1996 (cf. tableau III.11), ces concentrations montant jusqu'à 30 mmolN.m^{-3} au début du mois de février. Les données simulées corroborent donc parfaitement cet épisode pluvieux.

Les nitrates:

La figure III.15 présente les variations temporelles simulées (avec et sans macrophytes) des concentrations en nitrates à trois points de l'étang. Quel que soit l'endroit, l'évolution globale des concentrations est une augmentation progressive des concentrations: elles passent de 10 mmol.m^{-3} au jour 1 (conditions initiales) à $25,6 \text{ mmol.m}^{-3}$ au maximum au point ZA. Cette augmentation est due principalement aux apports du bassin versant (voir figure III.12) mais aussi probablement aux phénomènes de nitrification dans la colonne d'eau (SOUCHU, communication personnelle). L'effet des macrophytes se fait le plus sentir au point LIDO, ce secteur est en effet le plus éloigné des apports du bassin versant.

Les entrées d'eau marine relativement pauvre en nutriments par les canaux de Sète sont vraisemblablement à l'origine des chutes temporaires de concentrations aux points EB et ZA. Ces dernières sont logiquement plus sensibles dans l'étang des Eaux Blanches, mais restent visibles dans la zone conchylicole A avec un léger décalage dans le temps.

C'est dans la zone conchylicole A (proche des débouchés de la Vène et du Pallas), que le modèle simule les plus fortes concentrations en nitrates ($25,8 \text{ mmol.m}^{-3}$) et dans le secteur sud (au niveau du lido, la zone la plus éloigné du bassin versant) qu'il simule les plus faibles concentrations. La gamme de concentration simulée durant cette période est de toute façon similaire à celle mesurées sur le terrain SOUCHU *et al.* (non publié, voir tableau III.11).

L'azote organique détritique:

Les différences entre les simulations Mac^- et Mac^+ sont particulièrement évidentes concernant la variable Ndet. L'apport des macrophytes est surtout sensible une fois de plus, aux endroits où leur biomasse est la plus forte, à savoir dans l'ouest de la lagune. Il semble par ailleurs que le transport par les courants confinent une zone très riche en matière organique particulaire (de 9 à 10 mmolN.m^{-3}) juste devant le port de Marseillan. Le nord de l'étang des Eaux Blanches est aussi un secteur riche avec des concentrations comprises entre 7 et 8 mmolN.m^{-3} . Seuls les secteurs les plus profonds de la lagune, le centre et une grande partie de la zone conchylicole A restent inchangés par rapport à la simulation Mac^- , avec des concentrations inférieures à 1 mmolN.m^{-3} . La simulation Mac^+ , calcule des concentrations dans le reste de la lagune comprises entre 1 et 6 mmolN.m^{-3} où l'on peut noter l'impact des herbiers à phanérogames au sud, le long du lido, et des populations à *Gracilaria spp.* et à *Chaetomorpha linum* de la crique de l'angle.

Les concentrations simulées avec les macrophytes sont tout à fait comparables aux mesures de SOUCHU *et al.* (non publié, tableau III.11) qui établissent en moyenne $8,3 \text{ mmolN.m}^{-3}$ et des valeurs comprises entre 3 et $20,3 \text{ mmolN.m}^{-3}$.

Logiquement, la simulation réalisée avec une biomasse de macrophytes divisée par deux à un grand impact sur la variable Ndet, puisqu'elle subit un abattement de l'ordre de 47 %.

Il est probable que les fortes teneurs en matière organique particulaire simulées dans le secteur ouest de la lagune et dans le nord de l'étang des Eaux Blanches soient, au moins en partie, responsable de la consommation d'oxygène plus importante calculée pour ces zones (voir plus haut).

Le phytoplancton:

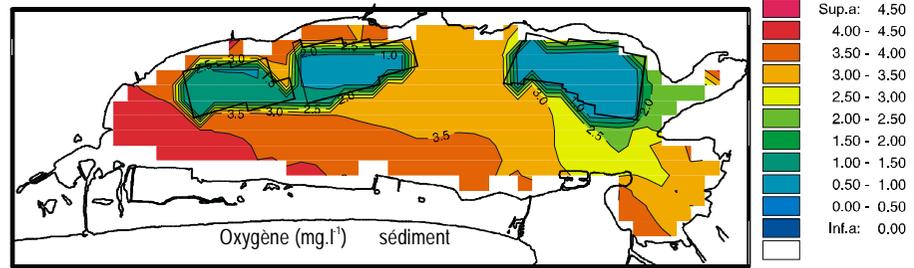
La variable ϕPk simulée est très peu modifiée par l'introduction des macrophytes. Les concentrations restent comprises entre 0 et 16 mmolN.m⁻³ avec les mêmes caractéristiques spatiales: un maximum près du Grau du Quinzième, et une grande homogénéité dans le reste de la lagune (en moyenne 5 mmolN.m⁻³, soit environ 6 µgChla.l⁻¹). On pourra remarquer que ces valeurs sont un peu plus fortes que celles relevées sur le terrain durant la même période (tableau III.11), cependant à la station 8 (près du Grau du Quinzième, voir figure III.16), les concentrations en chlorophylle a passent aussi par un maximum. Les simulations sont donc relativement satisfaisantes.

Il n'est pas étonnant de ne constater ni de bloom phytoplanctonique ni de compétition avec les macrophytes durant cette période car, d'une part les fortes pluies apportent de grandes quantités de sels nutritifs, et d'autre part la croissance du phytoplancton est probablement limitée durant cette période par les faibles intensités lumineuses et les températures basses (dues à la saison et aux fortes nébulosités, voir figure III.11).

III.6.2.2 Le compartiment sédimentaire

Les résultats des simulations pour les mailles de sédiment sont présentés sur la figure III.17.

SANS MACROPHYTES



AVEC MACROPHYTES

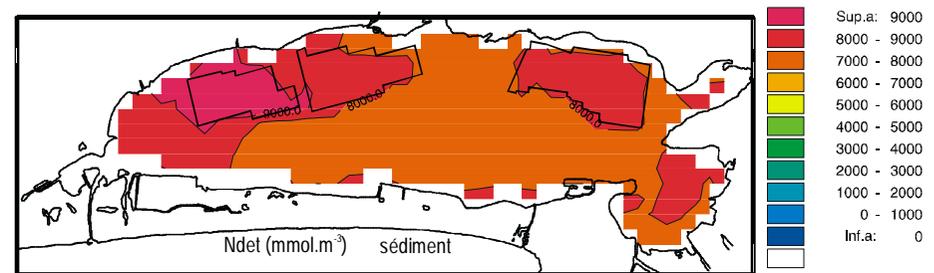
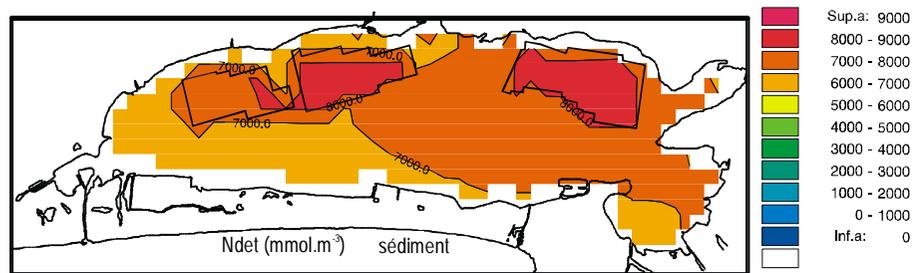
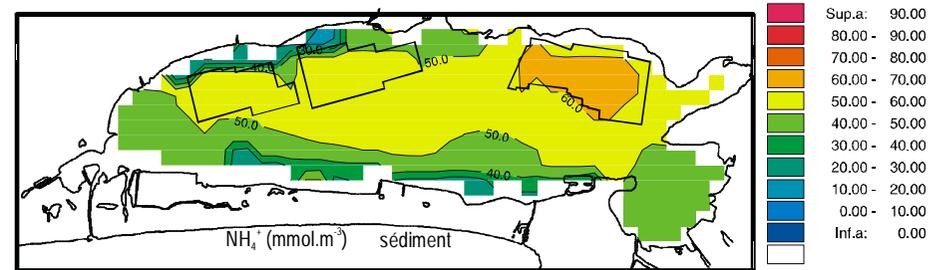
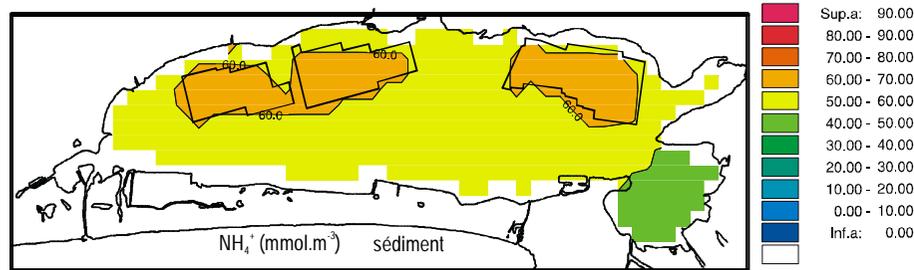
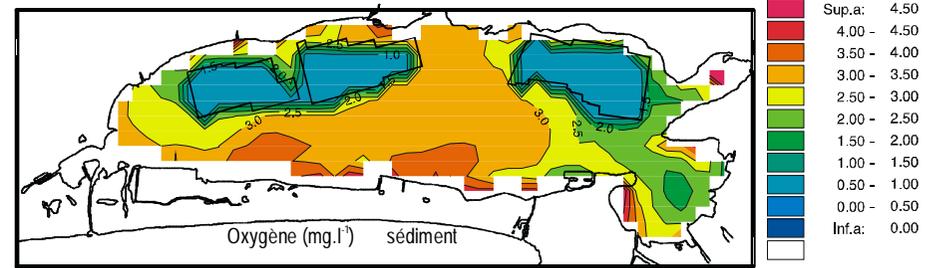


Figure III.17 : Janvier 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et sans macrophytes (à gauche). Les mailles représentées sont les mailles de sédiment.

L'oxygène dissous:

Quelques modifications dans les caractéristiques de l'oxygène dissous des sédiments de Thau sont dues à l'introduction des macrophytes. Le caractère plus réduit des sédiments des zones conchylicoles (DESLOUS-PAOLI, 1995, MAZOUNI, 1995, DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998) reste très bien représenté dans le modèle, quelle que soit la simulation. Les concentrations en oxygène dissous y sont inférieures à 1 mg.l^{-1} . Dans le reste de la lagune les concentrations s'échelonnent de 1 à $4,5 \text{ mg.l}^{-1}$. D'une manière générale, la simulation Mac^+ calcule des teneurs plus faibles dans les sédiments, en particulier dans l'étang des Eaux Blanches où la présence des macrophytes entraîne un abaissement de 40 % environ des concentrations en oxygène. Le centre de l'étang des Eaux blanches est alors la zone la plus réduite de la lagune hors zones conchylicoles avec des concentrations simulées entre 1,5 et 2 mg.l^{-1} . Le secteur ouest, où les macrophytes sont les plus abondants, subit aussi un abaissement de l'ordre de 30 % des teneurs en oxygène dissous des eaux interstitielles. Le secteur central (sans macrophytes) et sud (herbiers à phanérogames) de la lagune demeure globalement inchangé.

Nous avons vu que la présence des macrophytes induisait dans les couches d'eau près du fond, une plus grande concentration en matière organique particulaire qui provoque une consommation d'oxygène accrue par minéralisation et par respiration des macrophytes. Ces processus freinent incontestablement la diffusion de l'oxygène vers l'eau interstitielle car elle est dépendante du gradient de concentration existant de part et d'autre de l'interface eau-sédiment. Par ailleurs la matière organique détritique issue de la mortalité des macrophytes sédimente peu à peu et enrichit le sédiment, ce qui provoque une demande en oxygène supplémentaire.

Tableau III.12: Quelques concentrations en ammonium (NH_4^+ , exprimées en mmol.m^{-3}) et teneurs en matière organique particulaire (NOP, exprimées en $\mu\text{gN.g SS}^{-1}$), mesurées dans les sédiments de la lagune de Thau. Moyennes (minima-maxima).

NH_4^+		NOP		Références
été	hiver	été	hiver	
60 (40-80)	123 (100-150)			MESNAGE (1994) ⁽¹⁾
348 (119-537)	50 (33-61)	(64-1280)		DESLOUS-PAOLI <i>et al.</i> (1993) ⁽²⁾
		(15000-71000)	(14200-66300)	MAZOUNI <i>et al.</i> (1996) ⁽³⁾
(16-764)				LAUGIER (1998) ⁽⁴⁾

⁽¹⁾ membranes de diffusion ; ⁽²⁾ centrifugation puis AMINOT (1983) ; ⁽³⁾ secteurs conchyliques ; ⁽⁴⁾ moy. sur les années 94-95.

L'ammonium:

Trois zones de concentrations différentes peuvent être différenciées dans la simulation Mac⁻: l'étang des Eaux Blanches (40-50 mmol.m⁻³), les trois zones conchylicoles (60-70 mmol.m⁻³) et le reste de la lagune (50-60 mmol.m⁻³). Si le maximum d'ammonium dans les zones conchylicoles peut s'expliquer aisément par la minéralisation de grandes quantité de matière organique (détritiques plus biodépôts) existant dans ces secteurs (DESLOUS-PAOLI, 1995, MAZOUNI, 1995, DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998, SOUCHU *et al.*, 1998 b), en revanche, le minimum d'ammonium (obtenu en absence de macrophytes) dans l'étang des Eaux Blanches semble *a priori* plus difficile à expliquer, spécialement en regard des concentrations en oxygène dissous et en azote organique détritiques similaires à celles du reste de la lagune. L'hypothèse suivante semble pourtant pouvoir être avancée. L'influence marine des canaux de Sète se faisant déjà sentir quelque peu sur la colonne d'eau, l'étang des Eaux Blanches constituant l'endroit le plus pauvre en ammonium (voir plus haut), il est plausible que, par diffusion, elle se fasse sentir aussi au niveau de l'eau interstitielle des sédiments.

L'effet des phanérogames se fait sentir dans les quatre zones où elles sont présentes, c'est à dire, au sud de la lagune, le long du lido (populations à *Zostera noltii* et *Zostera marina*), dans l'ouest de la lagune et la zone conchylicole C (*Z. marina*), dans la zone conchylicole B (*Z. marina*) et la bordure au nord de la zone conchylicole C (*Z. noltii*). Dans ces secteurs, la prise de nutriment par les racines abaisse de 10 à 50 % les concentrations en ammonium calculées en l'absence des macrophytes. On y observe alors des concentrations en ammonium s'échelonnant entre 20 et 60 mmole.m⁻³.

Les concentrations simulées sont proches de celles mesurées sur le terrain (voir tableau III.12) même si elles restent dans la gamme basse de ces valeurs.

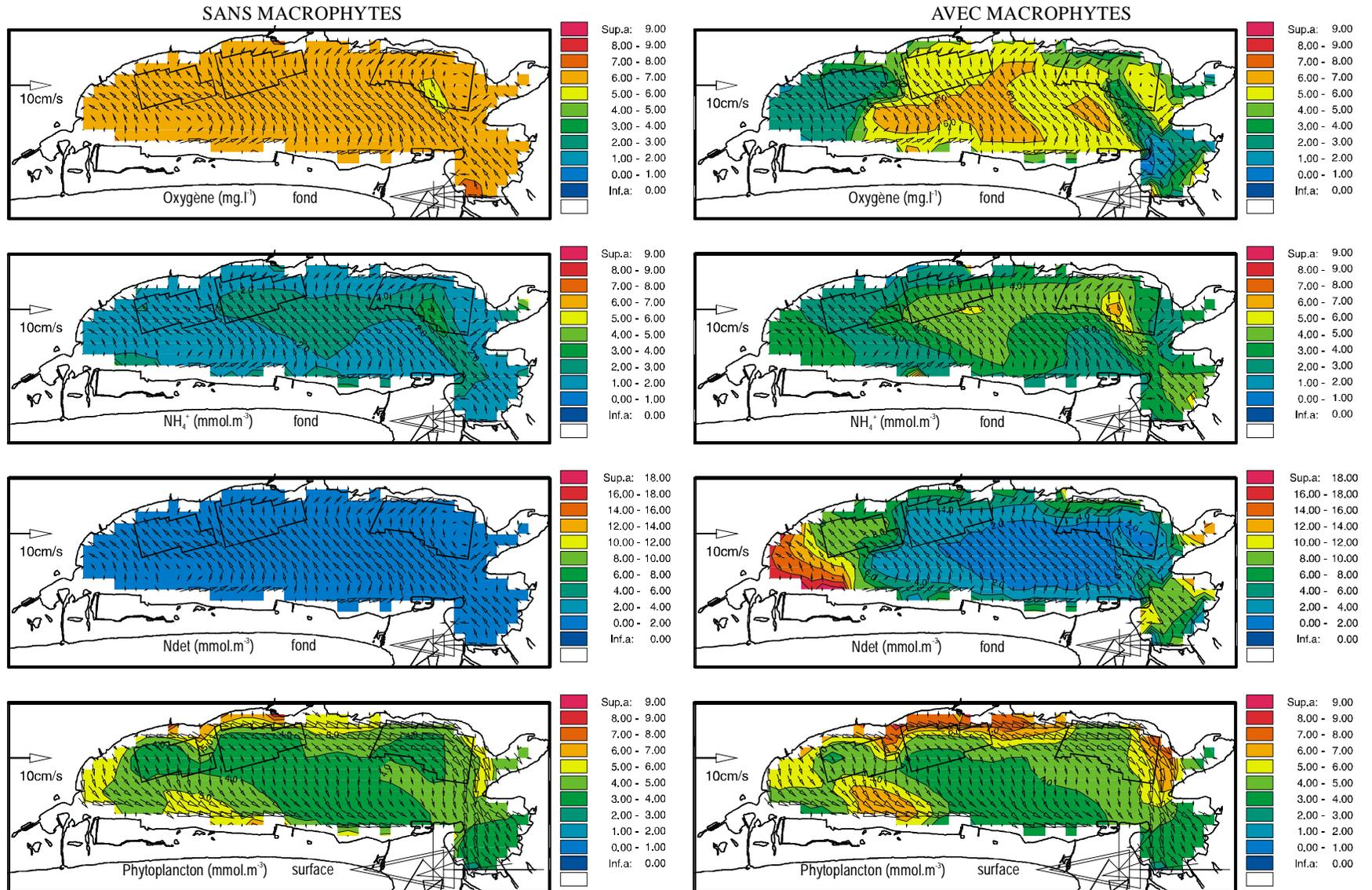


Figure III.18 : Juin 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et sans macrophytes (à gauche). Les variables oxygène, ammonium et azote organique détritique sont tracés pour les mailles de fond et la variable phytoplancton pour les mailles de surface.

L'azote organique détritique:

La présence des macrophytes tend naturellement à augmenter la quantité de matière organique particulaire passant dans le compartiment détritique. C'est ce que montre le modèle en provoquant une augmentation dans tous les secteurs où ils sont présents. Cette augmentation est la plus forte dans les zones d'herbiers à phanérogames (sud et ouest de la lagune), où elle atteint 23 %, les concentration passant de 7 à 9 molN.m⁻³, la mortalité des organes souterrains augmentant en effet les quantités dans ces zones.

Les concentrations simulées dans les zones conchylicoles sont les plus riches avec environ 10 % de matière organique détritique en plus, elles reçoivent en effet en plus de la sédimentation des organismes planctoniques et des macrophytes morts, une grande quantité de biodépôts issus des mollusques cultivés.

Les teneurs en matière organique particulaire simulées avec Mac⁺ s'échelonnent entre 7 et 10 molN.m⁻³ sur toute la surface de lagune. Considérant une densité de sédiment sec égale à 2600 Kg.m⁻³ (CHAPELLE, 1995), on obtient une gamme de contenus en matière organique particulaire simulée allant de 53,8 µgN.g sédiment sec⁻¹ pour les zones conchylicoles à 37,7 µgN.g sédiment sec⁻¹ hors zones conchylicoles. Ces valeurs sont relativement faibles par rapport aux valeurs rapportées dans la littérature (cf. tableau III.12). Toutefois, le modèle de CHAPELLE (1995) qui sert de base aux calculs liés à l'azote détritique dans le sédiment, ne considère que la partie de l'azote détritique disponible à la minéralisation et non la partie réfractaire (cette fraction étant calculée d'après les mesures existant pour le phosphore). Il est donc normal que le modèle simule des concentrations inférieures aux mesures d'azote total effectuées sur Thau.

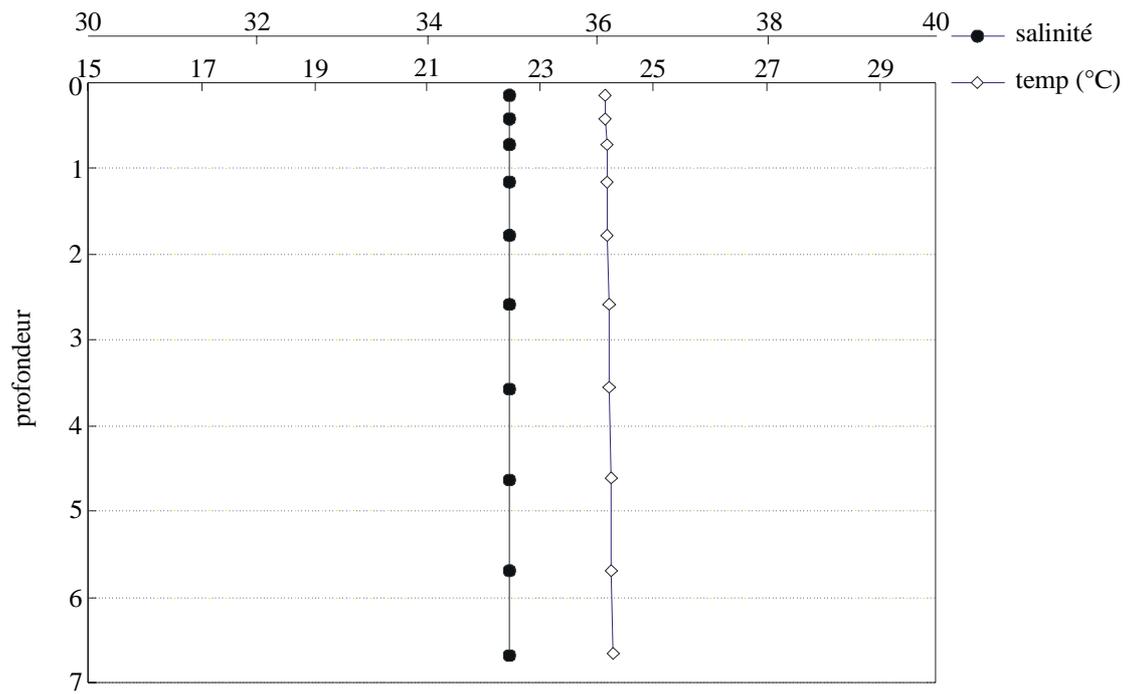


Figure III.19: Diagramme température (°C) – salinité, simulé par le modèle au 30 juin 1996 (centre de l'étang, point de coordonnées 28,10).

III.6.3 Résultats des simulations du mois de juin 1996

Les figures III.18 et III.21 présentent respectivement les résultats du modèle dans la colonne d'eau et dans le sédiment, et la figure III.19, le diagramme T-S au centre de la lagune.

III.6.3.1 La colonne d'eau

Comme durant le mois de janvier, les vents du mois de juin suffisent à empêcher la formations de clines sur la profondeur. La température de l'eau (24,2 °C) et la salinité (35) sont remarquablement stables depuis la surface jusqu'au fond (figure III.19). Cette grande homogénéité de l'eau sur la verticale est probablement due au mélange résultant du coup de vent (supérieur à 20 nœuds) survenu les 29 et 30 juin (voir figure III.11).

L'oxygène:

Lorsque la température et salinité augmentent, le degré de solubilité de l'oxygène dans l'eau diminue. Pour une température de 24 °C et une salinité de 35, la saturation est atteinte pour une concentration en oxygène dissous de 6,9 g.m⁻³ (AMINOT, 1983). La simulation Mac⁻ présente donc des concentrations en oxygène au fond de la lagune très homogènes et proche de la saturation. Seule pour une petite partie de la zone conchylicole A la simulation Mac⁻ calcule une légère sous-saturation. A l'inverse, l'influence des entrées marines (une eau plus froide et plus oxygénée) se fait sentir à proximité immédiate des canaux de Sète.

L'introduction des macrophytes modifie grandement les caractéristiques de l'eau de fond de la lagune en ce qui concerne l'oxygène dissous. En effet trois zones de sous-saturation importante se créent à l'ouest de la lagune (englobant la zone conchylicole C), dans l'étang

Tableau III.13: Concentrations en ammonium (NH_4^+ , $\mu\text{mol.l}^{-1}$), nitrates (NO_3^- , $\mu\text{mol.l}^{-1}$) et d'azote organique particulaire (NOP, $\mu\text{mol.l}^{-1}$) et de chlorophylle a (Chl a, $\mu\text{g.l}^{-1}$) mesurées dans la colonne d'eau de la lagune de Thau en été. Moyenne (minima - maxima).

NH_4^+	NO_3^-	NOP	Chl a	références
0,9 (0,43 - 2,17)	2,0 (0,22 - 7,0)			PICOT <i>et al.</i> (1990)
0,4 (0,24 - 1,30)	0,6		2,3	PICHOT <i>et al.</i> (1994)
(0,0 - 2,5)	(0,0 - 2,0)	(2,0 - 12,0)	(0,5 - 6,0)	GASC (1997) ⁽¹⁾
(0,1 - 24,2)		(0,1 - 14,0)	(0,1 - 15,0)	SOUCHU <i>et al.</i> (1998) ⁽²⁾

⁽¹⁾ valeurs déduites de graphes. ⁽²⁾ certaines mesures sont effectuées durant une période de malaïgue.

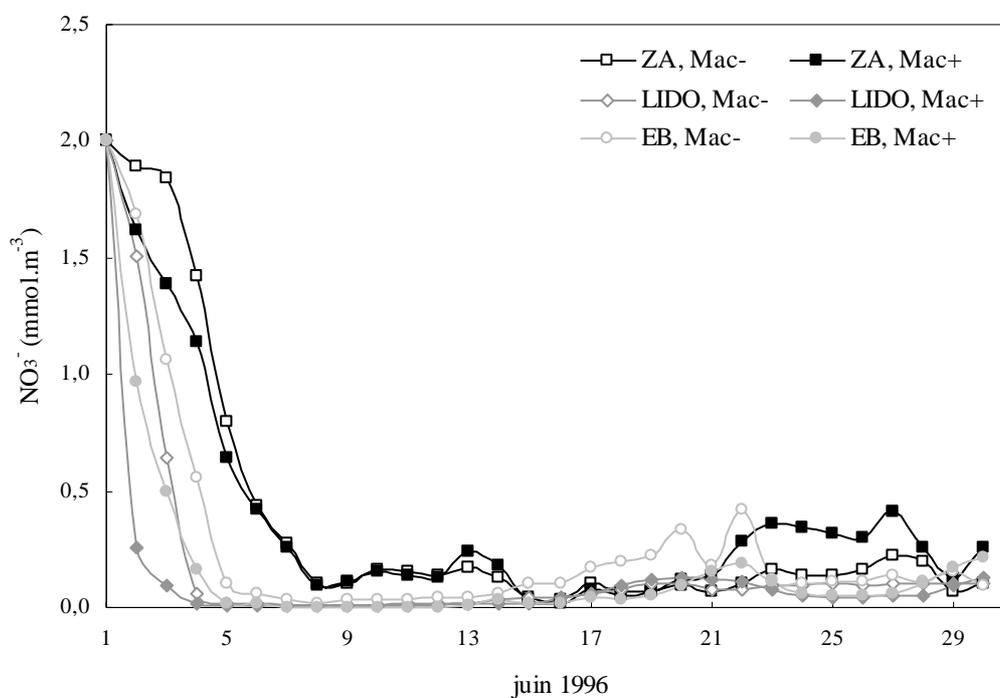


Figure III.20: Concentration en nitrates (mmol.m^{-3}) simulées par le modèle au cours du mois de juin 1996 dans trois mailles de fond: en zone conchylicole A (ZA), le long du lido sableux (LIDO) et au milieu de l'étang des Eaux Blanches (EB). Les simulations avec et sans macrophytes sont notées respectivement Mac^+ et Mac^- . La position exacte des mailles est reportée sur la figure III.16.

des Eaux Blanches et dans la crique de l'angle. Dans ces trois secteurs les concentrations en oxygène dissous tombent à 1-2 g.m⁻³ soit environ 15 % de la saturation, une zone confinée près du Barrou (dans l'ouest des Eaux Blanches) exhibe même des concentrations proches de zéro. Des trois zones conchylicoles la zone B semble la mieux oxygénée avec des concentrations de l'ordre de 5 à 6 mg.l⁻¹ soit près de 80 % de la saturation. La zone centrale de la lagune, dépourvue de macrophytes reste la seule inchangée par rapport à la simulation Mac⁷.

La respiration des macrophytes et la minéralisation intense de la matière organique détritique lorsque la température est haute, provoquent cette utilisation rapide de l'oxygène. Nous avons vu durant la fin du mois de juin 1996, que le vent a soufflé modérément, permettant une ré oxygénation de l'eau et un mélange relativement important. Le rôle des courants créés par ce vent sur le déplacement des masses d'eau est mis particulièrement en évidence par le modèle. Il semble en effet qu'ils soient à l'origine d'une langue d'eau à faible teneur en oxygène dissous partant de l'étang des Eaux Blanches et allant vers la zone conchylicole A. A l'inverse, les masses d'eau plus oxygénées du centre de la lagune semblent permettre le maintien de concentrations plus hautes dans la zone conchylicole B. Les simulations montrent donc bien que les concentrations en oxygène dissous d'un secteur ne dépendent pas seulement des processus bio-géochimiques *in situ* mais aussi du déplacement des masses d'eau environnantes et de leurs caractéristiques. Il n'en reste pas moins que l'effet des macrophytes reste très important, et permet de délimiter des zones plus ou moins sensibles à d'éventuelles crises anoxiques. Ces zones sont, au vu de la simulation:

- A l'ouest de la lagune dans le secteur de Marseillan, toute la zone conchylicole C et la zone entre les parcs et la bordure nord depuis le cours d'eau des Fontanilles jusqu'au petit port conchylicole du Mourre-Blanc.

- Au nord de la zone conchylicole A, vers la bordure nord de la lagune en allant vers l'est jusqu'à la crique de l'angle.
- Tout l'étang des Eaux Blanches et particulièrement le coté ouest de ce petit étang, près de la pointe du Barrou.

L'ammonium:

Contrairement au mois de janvier, le pompage d'ammonium par les macrophytes dans le modèle ne provoque pas une baisse des concentrations en ammonium. Le pompage lié à la croissance des macrophytes ne compense donc pas la reminéralisation active durant l'été. La différence des concentrations entre les simulations Mac^+ et Mac^- reste toutefois modérée, de l'ordre de 25 à 30 %. Seule la crique de l'angle subit une baisse des concentrations en ammonium de 5-6 $mmol.m^{-3}$ à 3-4 $mmol.m^{-3}$ lorsqu'on introduit les macrophytes.

Le centre de la lagune se différencie une nouvelle fois de la périphérie par des concentrations plus hautes, mais le maximum des concentrations se situe au niveau des plus grandes profondeurs de la zone conchylicole A. La gamme de concentrations simulées se situe entre 1 et 7 $mmol.m^{-3}$ ce qui concorde tout à fait avec les concentrations relevées habituellement dans la lagune à cette période (voir tableau III.13).

Les nitrates:

Les variations temporelles (mois de juin) simulées des concentrations en nitrates sont présentées sur la figure III.20. Les nitrates dans la lagune dépendent essentiellement des apports du bassin versant. En été les faibles pluviométries et les processus de nitrification ne compensent pas l'absorption par le phytoplancton et les macrophytes. Le modèle rend bien compte de ce phénomène. Les concentrations en nitrates chutent en effet rapidement quel que

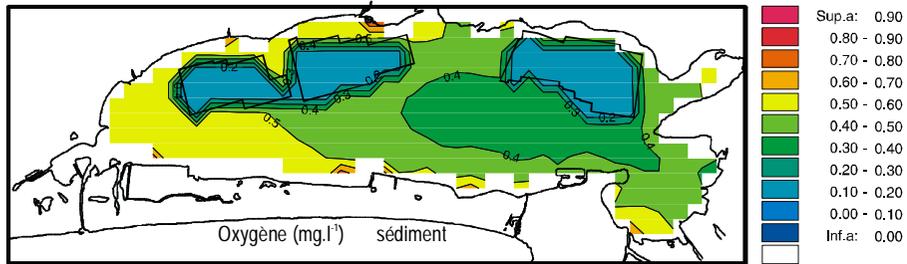
soit l'endroit de la lagune pour atteindre des valeurs comprises entre 0,09 et 0,42 mmol.m⁻³. Un gradient des valeurs simulées apparaît en fonction de l'éloignement du bassin versant: les valeurs les plus fortes sont rencontrées au point ZA, le plus proche des deux principaux cours d'eaux (la Vène et le Pallas), et les valeurs les plus faibles sont rencontrées aux points LIDO et EB. Les concentrations en nitrate de la colonne d'eau sont la résultante des flux en provenance du bassin versant, des flux de minéralisation (ammonification plus nitrification) en provenance du sédiment et de l'absorption liée à la croissance des producteurs primaires (phytoplancton et macrophytes). Dans les zones conchylicoles, les flux d'azote inorganique dissous en provenance du sédiment sont supérieurs (3 à 4 fois plus forts, selon GRENZ, 1989) à ceux des secteurs hors zones conchylicoles du fait de leurs plus hautes teneurs en matière organique (la biodéposition se rajoutant aux matières organiques issues de la dégradation des macrophytes). On constate que, au point ZA, l'introduction des macrophytes provoque entre le 21 et le 30 juin, une augmentation des concentrations par rapport à la simulation Mac⁻. Durant cette période, l'absorption des macrophytes ne compense probablement pas les flux de minéralisation accentués par leur présence.

Les concentrations simulées avec ou sans macrophytes, restent de toute façon dans la gamme de celles rencontrées sur le terrain (voir tableau III.13).

L'azote organique détritique:

De manière identique à la simulation de janvier, l'impact des macrophytes sur la répartition simulée de l'azote organique détritique dans l'étang de Thau est très important. Cette dernière dépend en effet directement de la biomasse algale et, si l'augmentation de concentration en Ndet est sensible sur pratiquement tout le bassin (à l'exception une fois encore du centre de la lagune), c'est dans l'extrême ouest de la lagune (secteur des Onglous, Marseillan), dans la crique de l'angle et dans l'étang des Eaux Blanches que le modèle simule

SANS MACROPHYTES



AVEC MACROPHYTES

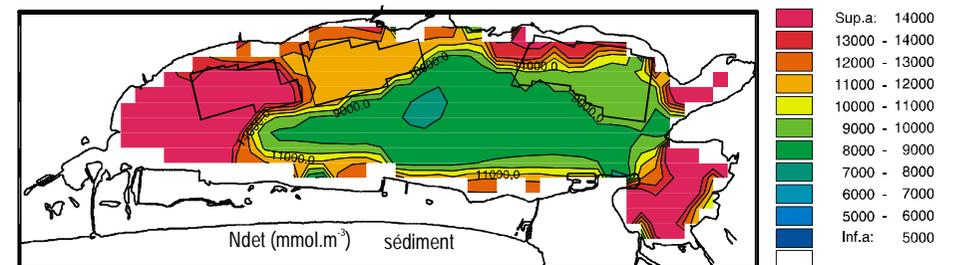
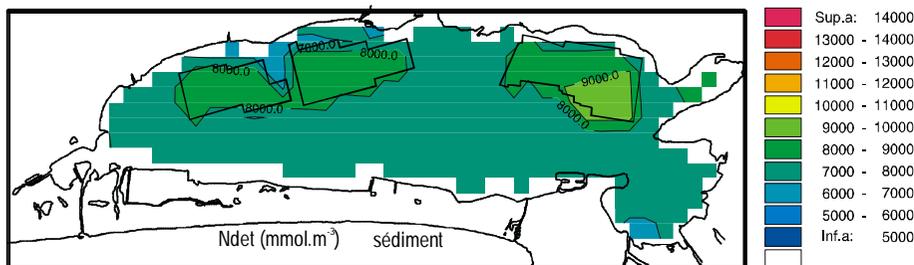
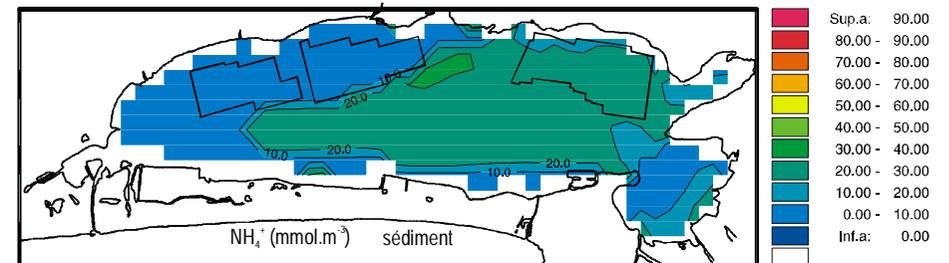
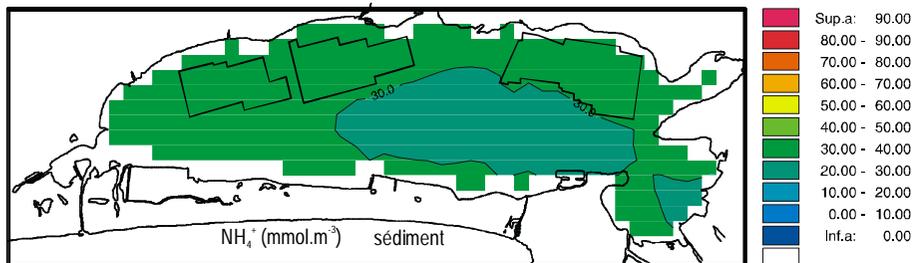
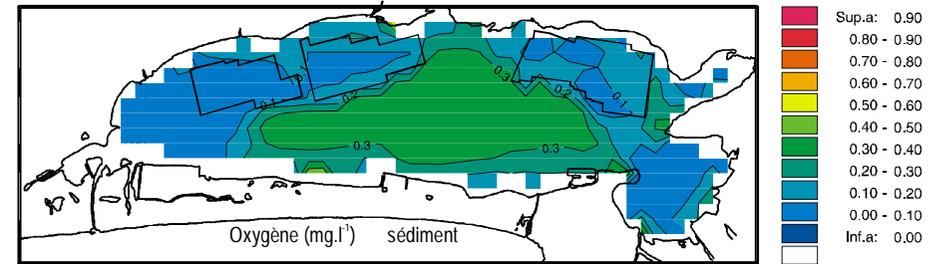


Figure III.21 : Juin 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et sans macrophytes (à gauche). Les mailles représentées sont les mailles de sédiment.

les plus fortes concentrations (jusqu'à 20 mmolN.m^{-3}). La zone de dépôt des détritiques est beaucoup plus réduite et concentrée que pour la simulation de janvier, sans doute une conjonction des courants à cette période et de la minéralisation intense en été. On pourra remarquer en effet que les limites spatiales des fortes concentrations en Ndet, correspondent presque toujours à des limites spatiales de concentrations en ammonium, même si les gradients sont beaucoup moins forts à cause du pompage par les macrophytes.

L'augmentation, due aux macrophytes, des concentrations en azote organique détritique simulées est au maximum de 900 % dans l'ouest de la lagune, les concentrations passant de 2 à 20 mmol.m^{-3} . Ces concentrations simulées sont similaires à celles rapportées dans la littérature (voir tableau III.13).

Le phytoplancton:

La bordure nord de la lagune est une zone de production privilégiée, et les concentrations simulées sont en moyenne légèrement plus fortes qu'en hiver. L'impact des parcs à huîtres se fait clairement sentir, et la filtration des mollusques cultivés provoque des minima de concentrations dans les trois secteurs conchylicoles.

Les grandes tendances de la répartition du phytoplancton simulées sans les macrophytes sont conservées sur la simulation Mac⁺. Cependant, au niveau quantitatif, et contrairement aux simulations de janvier, l'ajout des macrophytes entraîne un développement plus important des blooms phytoplanctoniques (augmentation de 15 % environ). Contrairement à ce que nous aurions pu envisager, l'introduction des macrophytes n'induit pas systématiquement une relation de type compétition en été. Le modèle simule en effet une augmentation des concentrations en sels nutritifs (voir plus haut) qui est favorable au phytoplancton. Cet effet bénéfique pour le phytoplancton ne se produit cependant pas partout. En effet, il semble que

le long du lido sableux, au sud de la lagune, une étroite bande de développement phytoplanctonique ait disparu suite à l'introduction des herbiers à phanérogames dans cette zone. Il est possible qu'une compétition pour les nutriments ait lieu dans cette zone au profit des phanérogames capables de puiser aussi leurs ressources dans le sédiment.

Les concentrations simulées varient de 3 à 9 mmolN.m⁻³ soit de l'ordre de 3,8 à 11,6 µgChla.l⁻¹. Ces concentrations concordent parfaitement avec les données mesurées (cf. tableau III.13).

III.6.3.2 Le compartiment sédimentaire

Les résultats des simulations pour les mailles de sédiment sont présentés sur la figure III.21.

L'oxygène dissous:

L'introduction des macrophytes dans le modèle modifie quelque peu les caractéristiques d'oxygénation des sédiments dans la lagune. Les concentrations en oxygène dissous des eaux interstitielles restent très faibles de toute façon avec des valeurs maximales inférieures à 1 mg.l⁻¹. Les zones les mieux oxygénées sur la simulation Mac⁻ deviennent toutefois celles où l'oxygène fait le plus défaut (concentrations inférieures à 0,1 mg.l⁻¹) sur la simulation Mac⁺. Ainsi les sédiments de l'étang des Eaux Blanches, de la crique de l'Angle et de l'extrémité ouest de l'étang se retrouvent très proches de l'anoxie. Les zones conchylicoles sont aussi des secteurs où les concentrations simulées sont très basses et le centre de la lagune présente des concentrations très légèrement supérieures.

L'utilisation de l'oxygène par les bactéries aérobies pour oxyder la matière organique benthique ainsi que les besoins liés à la nitrification sont de toute évidence à l'origine de la

consommation d'oxygène par ce compartiment (ZEITZSCHEL, 1980, DI TORO *et al.*, 1990). La demande en oxygène du sédiment dépend donc directement de la quantité de matière organique à oxyder et de la température (NAKANISHI *et al.*, 1986, CHAPELLE, 1995, SOUCHU *et al.* 1998 b). Les calculs du modèle se basant sur ces travaux, il n'est pas étonnant de constater une différence importante entre les concentrations simulées pour le mois de janvier, comprises entre 1 et 5 mg.l⁻¹, et celle simulées pour le mois de juin toutes inférieures à 1 mg.l⁻¹. Par ailleurs, les teneurs en oxygène du sédiment simulées sont similaires à celles mesurées en été *in situ* (DESLOUS-PAOLI, 1995, MAZOUNI, 1995, DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998).

Les zones définies comme "à risque" de malaïgue d'après les résultats des simulations concernant la colonne d'eau sont confirmées par ces résultats avec toutefois un accent supplémentaire sur les zones conchyliques A et B.

L'ammonium:

La gamme de concentration d'ammonium dans le sédiment que calcule le modèle se situe entre 0 et 40 mmol.m⁻³. Les zones conchyliques B et C, l'ouest de la lagune et l'étang des Eaux Blanches sont les endroits où les concentrations simulées sont les plus faibles (comprises entre 0 et 10 mmol.m⁻³). Dans le reste de la lagune elles sont comprises entre 20 et 40 mmol.m⁻³. Ces données simulées ne rendent pas bien compte de la réalité, et en particulier des maxima estivaux mesurés par plusieurs auteurs (DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1993, LAUGIER, 1998, SOUCHU *et al.*, 1998 b).

Dans le modèle, l'ammonium du sédiment est issu uniquement (si l'on enlève les phénomènes d'échanges diffusifs à l'interface eau-sédiment) du processus de minéralisation aérobie et sa perte est liée aux processus de nitrification (de la même façon consommateur

Tableau III.14: Résultats de la simulation sur l'année 1996: estimation de la production totale annuelle des principales espèces de macrophytes de la lagune de Thau. Les conversions ont été réalisées avec un quotient photosynthétique de 1,1 et les rapports C/N moyens annuels du tableau III.8.

Espèces	Surfaces recouvertes (ha)	Production annuelle moyenne				
		gO ₂ .m ⁻² .an ⁻¹	gC.m ⁻² .an ⁻¹	gN.m ⁻² .an ⁻¹	tC.an ⁻¹	tN.an ⁻¹
<i>Hi</i>	1072	868	296	22	3173	231
<i>Zm</i>	2304	300	102	6	2353	139
<i>Zn</i>	816	578	197	12	1608	94
<i>Gc</i>	672	525	179	8	1202	56
<i>Cl</i>	976	373	127	7	1241	72
<i>Gd</i>	976	21	7	1	69	6
<i>Gl</i>	1648	9	3	0,1	49	2
<i>Rt</i>	1072	65	22	1	238	9
<i>Ur</i>	976	68	23	1	225	11
<i>Mo</i>	976	153	52	4	510	38
Total					10668	658

Tableau III.15: Productions des différents compartiments primaires (exprimées en tC.ha⁻¹.an⁻¹) de quelques lagunes tempérées, relevées dans la littérature. La ligne "Total" exprime la somme des productions disponibles pour le Bassin d'Arcachon, le lac de Grevelingen (Pays-Bas) et la lagune de Thau. En revanche pour la lagune de Venise il s'agit d'une estimation de la production totale d'une petite partie de la lagune.

	Bassin d'Arcachon ⁽¹⁾	Lac Grevelingen ⁽²⁾	Lagune de Venise	Lagune de Thau ⁽³⁾
Superficie (ha)	15 500	10 800	54 900	7 500
Phytoplancton	0,23	0,6 – 2,25	-	6,98 ⁽⁴⁾
Microphytobenthos	0,31 – 0,79	0,32 – 0,35	-	-
Zostères	1,60 – 2,19	1,62	1,65 ⁽⁵⁾	1,27
Autres macrophytes	-	-	-	0,8
Total (tC.an ⁻¹)	22 256 – 33 621	16 431 – 37 575	30 316 – 40 421 ⁽⁶⁾	58 098

⁽¹⁾ AUBY *et al.* (1993), ⁽²⁾ NIENHUIS et DE BREE (1980) et VEGTER et DE VISSHER (1984), *in* AUBY (1991), ⁽³⁾ présente étude, ⁽⁴⁾ CHAPELLE *et al.* (2000), calculé à partir d'un rapport C/N = 15, ⁽⁵⁾ seulement *Z. marina*, RISMONDO *et al.* (1995), calculé avec un rapport $\frac{\text{Biom. feuilles}}{\text{Biom. hypogée}} = 1$ et un rapport C/PS = 0,35, ⁽⁶⁾ estimé seulement pour la partie centrale de la lagune (8 500 ha) par SFRISO *et al.* (1989), calculé avec un rapport PS/PF = 0,1 et un rapport C/PS = 0,35.

d'oxygène) et au pompage par les racines des phanérogames. En l'absence presque totale d'oxygène, comme nous l'avons vu plus haut, le modèle ne calcule que très peu de minéralisation. Il est normal dans ces conditions que les teneurs simulées en ammonium dans les sédiments restent faibles.

L'azote organique particulaire:

L'accumulation de débris issus de la mortalité des macrophytes se fait d'autant plus que la minéralisation simulée dans le sédiment est très faible. La simulation Mac⁺ calcule donc pour l'ensemble des zones où sont présents les macrophytes, des concentrations comprises entre 10 et 15 molN.m⁻³ (53 à 79 µgN.g sédiment sec⁻¹), ce qui reste tout de même relativement faible par rapport aux mesures *in situ*, en particulier dans les zones conchylicoles (cf. tableau III.12).

III.6.4 Estimation de la production totale annuelle

Le modèle, lancé sur une période d'une année a pu être utilisé pour estimer la production annuelle totale des macrophytes dans la lagune de Thau. Nous tenons à rappeler que la production calculée n'est qu'une estimation grossière effectuée avec une biomasse constante sur toute l'année. Cette estimation nous permet toutefois de pouvoir la comparer avec la production phytoplanctonique estimée de Thau.

Le tableau III.14 présente les résultats obtenus. La production totale annuelle sur la lagune est estimée par le modèle à environ 10 668 tonnes de carbone soit 658 tonnes d'azote. Ces chiffres peuvent être comparés à ceux estimés pour le phytoplancton par le modèle de CHAPELLE *et al.* (1999): 51 gN.m⁻², soit, si l'on considère la surface de l'étang sensu stricto par GERBAL (1994) environ 3 162 tonnes d'azote au total. La production macrophytique

estimée est donc environ 5 fois moins importante que la production phytoplanctonique à l'échelle de la lagune.

Ces résultats ne sont paradoxalement pas contradictoires avec ceux obtenus grâce au modèle MEZOID pour une colonne d'eau de faible profondeur. Dans ce cas en effet, le modèle simulait une prédominance de la production macrophytique, en l'occurrence d'un herbier à zostère, sur la production phytoplanctonique (voir chapitre II.6, figure II.22). Cependant, la lagune de Thau est caractérisée par une profondeur relativement importante induisant qu'environ 1/3 de la lagune reste totalement dépourvue de macrophytes (GERBAL, 1994), c'est pourquoi nous obtenons ici une estimation de la production totale annuelle des macrophytes à l'échelle de la lagune bien inférieure à celle du phytoplancton.

Le tableau III.15 permet de comparer les productions respectives des producteurs primaires de quelques lagunes tempérées. La lagune de Thau se caractérise par une très forte production phytoplanctonique, dont une grande part (environ 40 %, d'après CHAPELLE *et al.*, 2000) est issue de la régénération des sels nutritifs via la boucle microbienne. La lagune de Thau, du fait de cette intense production phytoplanctonique, semble beaucoup plus productive que d'autres lagunes de plus grandes tailles telles que le Bassin d'Arcachon ou le lac de Grevelingen. La production de la partie centrale de la lagune de Venise (8 500 ha) reste en revanche plus proche de celle de Thau. Ces résultats sont cependant encore partiels car toutes les productions des différents compartiments n'ont pas été estimées pour chacune des lagunes, nous rappellerons donc une fois de plus qu'ils doivent être pris beaucoup de précautions.

III.7 Conclusions et perspectives

L'impact des macrophytes se fait sentir dans le modèle sur pratiquement tous les compartiments. Toutefois, l'effet principal se situe au niveau des cycles bio-géochimiques (variables NH_4^+ , NO_3^- , O_2 et Ndet) plutôt que sur le cycle trophique, leur impact semblant plus limité sur la variable phytoplancton. La bonne correspondance existant entre les valeurs simulées et les mesures effectuées sur le terrain tend par ailleurs à confirmer l'importance montrée par le modèle des macrophytes dans l'écosystème de Thau.

La prise en compte des macrophytes dans le modèle apporte une forte structuration spatiale à petite échelle de l'écosystème. Cette structuration forme un gradient est-ouest particulièrement évident pour les variables oxygène et azote organique particulaire. Les deux extrémités est (la crique de l'Angle et l'étang des Eaux Blanches) et ouest (vers le grau du Quinzième et la zone de Marseillan) sont caractérisées par de grandes quantités de matière organique qui, en été, provoquent un déficit en oxygène. Cette structuration, déjà notée sur un plan strictement d'étude des populations phytobenthiques (GERBAL, 1994, GERBAL et VERLAQUE, 1995), se combine par ailleurs à celle, nord-sud, créée par les parcs conchylicoles, le bassin versant et l'hydrodynamisme (DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998): au nord le secteur à sédiment vaseux, riche en matière organique issue de l'activité conchylicole (biodépôts), contraste avec au sud un secteur à sédiments sableux ou sablo-vaseux, moins riche et caractérisé par un fort hydrodynamisme.

Les variables ammonium et nitrates subissent aussi l'effet des macrophytes: le pompage l'hiver tend à baisser les concentrations dans la colonne d'eau, alors qu'en été, les faibles concentrations en nutriments de la colonne d'eau ne permettent pas un pompage important (la croissance est ralentie), en revanche, la reminéralisation du surplus de matière organique

apporté par les macrophytes entraîne une augmentation des concentrations, c'est le phénomène de régénération des nutriments.

En ce qui concerne le rapport macrophytes - phytoplancton, aucune compétition importante pour l'azote n'est simulée par le modèle. Cette remarque n'est évidemment valable que pour les conditions simulées, à savoir, un hiver très pluvieux avec abondance de nutriments, et un été sec. Les macrophytes constituent un stock de carbone et d'azote important (environ 10 000 tPS soit environ 170 tN) et dont les variations sont beaucoup plus lentes que celles du stock phytoplanctonique. Ceci est en partie dû à la capacité qu'ont les macrophytes de se recharger en azote et phosphore durant les périodes propices et à utiliser ces stocks pendant les périodes où les nutriments font défaut (DROOP, 1970, MENESGUEN, 1992, PEDERSEN et BORUM, 1992). La dynamique des macrophytes est donc beaucoup plus stable que celle du phytoplancton. Il n'empêche que lors de leur dégradation, importante en été, les macrophytes participent à la production phytoplanctonique régénérée. La simulation Mac⁺ du mois de juin 1996, montre ce phénomène.

Le couplage au modèle tridimensionnel permet d'ores et déjà, même si les macrophytes ne sont insérés qu'en terme de variables forçantes à biomasses constantes, de caractériser des différences d'impacts dans le plan vertical: un effet sur toute la colonne d'eau pour les variables O₂ et NH₄⁺ et un effet localisé à proximité immédiate des macrophytes (au fond) sur la variable Ndet. Il a permis en outre de donner une première estimation de la production totale macrophytobenthique à l'échelle de la lagune.

Ce modèle a permis par ailleurs de simuler sur une courte période (1 mois) un épisode pluvieux important avec une bonne concordance entre simulations et données mesurées. Il permet en outre de proposer une définition de zones où les risques de crise anoxique sont les plus importants. TOURNIER *et al.* (1990) avaient déjà mis l'accent sur les zones conchylicoles comme secteurs à forte probabilité d'apparition de malaïgue de fond, et en

particulier sur la zone conchylicole A (la plus profonde) où des mesures de concentrations en oxygène dissous inférieures à 3 mg.l^{-1} étaient rapportées. Nos résultats vont dans le même sens en mettant toutefois l'accent sur la zone conchylicole C et l'ouest de l'étang. Les valeurs simulées sont très proches de celles mesurées par ces auteurs ainsi que de celles mesurées l'été 1994 par SOUCHU *et al.* (1998 b), à savoir des teneurs proches de 0 % de la saturation, près du fond. Le secteur des Eaux Blanches, sensible également selon les résultats du modèle, n'avait pas été souligné comme étant une zone à risque de malaïgue par TOURNIER *et al.* (1990). Peut-être est-ce du fait du nombre trop faible de stations échantillonnées à cet endroit (une station au centre de l'étang des Eaux Blanches et une autre au niveau du rocher de Roquerols), ou bien le fait d'une sous-estimation de l'importance des apports d'eaux marines (les canaux de Sète sont tout proches), plus froides et oxygénées en été, qui tapissent alors le fond de l'étang des Eaux-Blanches et empêchent le développement de crises anoxiques (DESLOUS-PAOLI, communication personnelle).

Ce modèle constitue le tout premier pas de la modélisation des macrophytes dans la lagune de Thau. Plusieurs améliorations seraient envisageables au vu de ces résultats préliminaires:

- Les variables macrophytes sont insérées à un modèle ayant été préalablement calibré en l'absence de macrophytes (CHAPELLE, communication personnelle). L'ajout des macrophytes permet déjà d'expliquer mieux certains aspects mais le modèle (avec les macrophytes) pourra faire l'objet d'une nouvelle calibration de façon à affiner les résultats.
- Nous avons vu l'importance des phénomènes de reminéralisation aérobie au niveau benthique. Ces processus aboutissent à la disparition presque totale de l'oxygène dans les premières couches du sédiment et ne permettent pas de simuler correctement les fortes concentrations en ammonium dissous dans les eaux interstitielles. Une solution pourrait être apportée par la prise en compte dans le modèle des processus de minéralisation

anaérobie, c'est à dire de l'utilisation des sulfates par les bactéries sulfato-réductrices comme source d'énergie pour minéraliser la matière organique. Ces processus fort complexes, ont déjà fait l'objet de premières investigations au niveau de leur modélisation (CHAPELLE *et al.*, sous presse), et sont probablement à l'origine de flux très importants de nutriments (ammonium et phosphates) depuis le sédiment vers la colonne d'eau (MAZOUNI *et al.*, 1996, SOUCHU *et al.*, 1998 b).

- Les enseignement tirés lors de la modélisation de la croissance d'un herbier à zostères (modèle 1D, chapitre II) nous permettent de penser que les phénomènes d'auto-ombrage ainsi que ceux liés aux épiphytes, dans le cas des phanérogames, sont d'une grande importance et méritent d'être pris en compte.
- La prise en compte des quotas en azote des macrophytes, permettrait de même au modèle de rester plus proche de la réalité en maintenant une forte croissance pendant la période estivale. Elle nécessite cependant vraisemblablement l'ajout de variables d'état dans le modèle, ce qui ne devra être fait qu'en cas d'absolue nécessité, c'est à dire s'il devient important de simuler la dynamique des macrophytes dans la lagune.
- Enfin, les apports dans la zone de l'étang des Eaux Blanches (industries, communauté urbaine de Sète, canal du Rhône à Sète) devraient semble-t-il faire l'objet d'études plus poussées afin de connaître leur importance réelle dans le bilan des apports azotés de la lagune, avant d'envisager de les ajouter au modèle actuel.

CONCLUSION GENERALE

La production totale annuelle macrophytobenthique a été estimée pour l'ensemble de la lagune à 10 670 t C.an⁻¹, soit 657 t N.an⁻¹. Devant être considérée comme un premier pas dans l'évaluation de la production de ce compartiment, ces calculs présentent l'intérêt d'offrir, à notre connaissance, la première estimation de production totale annuelle des macrophytes de la lagune de Thau. Si une estimation de la production du compartiment phytoplanctonique (3162 t N.an⁻¹ selon CHAPELLE *et al.*, 2000) est par ailleurs disponible, en revanche la production totale du compartiment microphytobenthique n'a pas encore été, à notre connaissance, estimée. Des études restent donc à être menées sur ce point afin d'envisager avoir une vision globale de la production primaire de la lagune de Thau. La forte production phytoplanctonique de la lagune de Thau, est probablement soutenue par une régénération interne intense des sels nutritifs (à laquelle participent les macrophytes) et rend la lagune de Thau particulièrement favorable à la croissance des coquillages (CHAPELLE *et al.*, 2000, DESLOUS-PAOLI *et al.*, 1998, DESLOUS-PAOLI, comm. pers.).

Les macrophytes sont situés sur toute la périphérie de la lagune, dans les secteurs de faible profondeur, au contact du bassin versant, à l'interface eau-sédiment, et représentent souvent localement des biomasses importantes. Pour ces raisons, et bien que ne réalisant qu'une production environ cinq fois inférieure à la production du compartiment phytoplanctonique à l'échelle de la lagune, les cycles bio-géochimiques de la lagune de Thau sont influencés de façon importante par les macrophytes que ce soit directement (production primaire, pompage de sels nutritifs, augmentation de la matière organique détritique) ou indirectement (participation à la régénération des sels nutritifs, support propice au développement d'une flore et d'une faune épigée). Localement, la production primaire des macrophytes peut être largement supérieure à celle du phytoplancton, comme cela a été montré pour les herbiers à phanérogames à faible profondeur au printemps et en été.

La construction d'un modèle numérique déterministe des macrophytes de la lagune de Thau a nécessité d'une part la mise en œuvre d'un certain nombre de mesures à la fois sur le terrain et en laboratoire et d'autre part la recherche d'une simplification de la complexité du peuplement. En effet, une des caractéristiques principales des populations macrophytobenthiques de la lagune de Thau est son extrême diversité (GERBAL, 1994). Cette complexité était incompatible avec la construction d'un modèle numérique capable d'estimer l'impact des macrophytes sur le fonctionnement de l'écosystème lagunaire, c'est pourquoi nous avons proposé une cartographie simplifiée tenant compte à la fois de la répartition spatiale et des biomasses. Sur une biomasse totale estimée à 10 000 tPS environ pour un nombre total de taxons proche de 185 (GERBAL et VERLAQUE, 1995), ont été conservée dix espèces parmi lesquelles dominent *Halopitys incurvus* (Florideophyceae, 36 % de la biomasse totale) et deux espèces de phanérogames (*Zostera noltii* et *Zostera marina*, 27 % de la biomasse totale). Les dix espèces retenues représentent à elles seules plus de 90 % de la biomasse totale phytobenthique de la lagune. Sept zones géographiques ont finalement pu être définies sur la lagune et une association d'une ou plusieurs espèces allouées à chacune de six d'entre elles, le secteur central de l'étang (septième zone), trop profond, restant dépourvu de macrophytes.

Afin d'obtenir les paramètres nécessaires à la modélisation, des études expérimentales ont été entreprises sur deux espèces de phanérogames. Conservant comme fil conducteur, les relations entre ces espèces et les cycles de l'oxygène et de l'azote dans la lagune, l'accent a été porté sur la production photosynthétique et la respiration, les taux de croissance, l'impact des concentrations en azote de la colonne d'eau sur la croissance, et les variations saisonnières de densités et biomasses.

Les mesures de production et de respiration *in situ* d'herbiers réalisées à l'aide de cloches benthiques, nous ont permis de calibrer et de valider un modèle de production à

différentes périodes de l'année tout en précisant les facteurs de contrôle biotiques et abiotiques. L'importance de la lumière et de la température de l'eau sur la production des phanérogames marines (McROY, 1974, DENNISON et ALBERTE, 1982, BULTHUIS, 1987, PÉREZ et ROMERO, 1992, TERRADOS et ROS, 1995) a une fois de plus été confirmée en insistant sur les phénomènes d'auto-ombrage, qui semblent particulièrement important. Ces phénomènes ont déjà été mis en exergue par divers auteurs (SHORT, 1980, PÉREZ et ROMERO, 1992, PÉREZ-LLORÉNS et NIELL, 1993 b, DALLA VIA *et al.*, 1998). Une formule de calcul, calquée sur des études concernant des graminées terrestres (MONSI et SAEKI, 1953, VARLET-GRANCHET *et al.*, 1989), est proposée et permet le calcul de la part de la lumière réellement interceptée par le couvert végétal et disponible pour la photosynthèse.

En plus du fait de pouvoir puiser leurs ressources dans le sédiment, les phanérogames marines sont particulièrement bien adaptées à la vie dans les milieux pauvres en sels nutritifs. En effet, des systèmes de conservation interne de l'azote (translocation, ré allocation) ont été maintenant mis en évidence (PEDERSEN et BORUM, 1992 et 1993) et leur permettent de maintenir de fortes croissances pendant les périodes de faible disponibilité des sels nutritifs (PEDERSEN et BORUM, 1992, ZIMMERMAN *et al.*, 1987). La lumière et la température, comme nous l'avons vu précédemment, étant souvent considérés à juste titre comme les principaux facteurs limitants pour les phanérogames, les sels nutritifs sont bien souvent considérés systématiquement comme secondaires dans le contrôle de la croissance de ces plantes (BURKHOLDER *et al.*, 1992). Cependant, plusieurs expériences, et en particulier des expériences en mésocosmes, ont mis très clairement en évidence des limitations liées à l'azote ou au phosphore (voir la revue sur le métabolisme de l'azote et du phosphore chez les phanérogames marines de TOUCHETTE *et al.*, 2000). En ce qui concerne la lagune de Thau, les mesures que nous avons réalisées aussi bien *in situ* qu'en laboratoire sur l'espèce *Zostera*

noltii vont dans le même sens et semblent montrer une limitation par l'azote de la croissance estivale de ces herbiers. En outre, cette limitation s'exprime par la superposition de l'état des réserves internes de la plante et des concentrations en sels nutritifs du milieu extérieur, ce qui renforce l'idée d'une prise en compte des quotas internes pour la modélisation. Nos résultats établissent cependant que, pour l'espèce *Zostera noltii*, la limitation due à l'azote n'est pas le facteur le plus important dans le contrôle de sa croissance et que la lumière et la température restent prépondérants. Le fait avéré que ces plantes soient bien adaptées à la vie dans les milieux où les sels nutritifs sont peu abondants nous permet d'avancer l'hypothèse que d'autres espèces de macrophytes pourraient être limitées elles aussi par l'azote dans la lagune de Thau. Cette hypothèse devra cependant faire l'objet de mesures et d'études approfondies pour être confirmée.

En revanche aucun effet de la salinité n'a été détecté sur la croissance de *Zostera noltii* dans la gamme de salinités observée sur Thau. Plusieurs auteurs cependant ont montré d'importants effets de la salinité sur la reproduction sexuée et la production des phanérogames (LOQUES *et al.*, 1990, GRIAS, 1992). Il est bien évident que si, quelqu'en soit la raison, l'étang de Thau perdait son caractère très marin, des investigations sur les effets de la salinité devraient être entreprises non seulement sur les phanérogames mais sur l'ensemble des populations macrophytobenthiques.

La croissance *in situ* des feuilles de *Zostera noltii* a pu être suivie tout au long d'une année en utilisant la méthode de marquage de SAND-JENSEN (1975) modifiée par VERMAAT *et al.* (1987). Cette dernière s'est avérée tout à fait fiable même si le marquage à l'aide d'une aiguille nous semble plus sûr que celui effectuée à l'aide d'un feutre indélébile, tout du moins pour les herbiers perpétuellement immergés. Le schéma unimodal de la croissance des herbiers à phanérogames de la lagune de Thau (maxima en été et minima en hiver) à été confirmé. Par ailleurs, cette méthode d'estimation de la croissance nous semble

effectivement, comme l'écrivent VERMAAT *et al.* (1987), plus directe et plus précise que celle se basant sur l'observation des variations de biomasse. Elle permet en outre de calculer, avec un minimum d'hypothèses de départ, des taux de croissance relatifs à la biomasse, directement utilisables pour la modélisation. Une méthode fiable de marquage des rhizomes, reste néanmoins encore à élaborer, en particulier pour les herbiers soumis à un fort hydrodynamisme comme ceux situés sur le lido de Sète, même si de premiers espoirs ont été apportés par l'utilisation de serres-flex lestés.

Depuis fort longtemps des crises anoxiques (malaïgues) surviennent dans la lagune de Thau causant d'importants dégâts tant sur les productions conchylicoles que sur les communautés benthiques. Lors de cette étude, la découverte fortuite d'un sédiment, laissé nu par une malaïgue fin août 1997, en phase de recolonisation par un herbier à *Zostera marina*, nous a permis d'observer avec quelle efficacité les populations de phanérogames recolonisent un site hautement perturbé. En moins d'une année l'herbier avait retrouvé des caractéristiques de biomasse et de densité comparables à des sites de même profondeur n'ayant pas été perturbés. Cette recolonisation n'ayant pu être réalisée que par le biais d'une germination de graines dans le sédiment, et aucune pousse reproductrice n'ayant été relevée lors de la première année du suivi, nous soulevons toutefois l'éventualité de deux crises anoxiques consécutives (d'une année sur l'autre) sur un même site et les conséquences que cela aurait sur une éventuelle recolonisation tributaire alors des seuls apports advectifs.

Un modèle à une dimension d'un écosystème à zostère a pu être construit sur la base des résultats des études expérimentales que nous avons réalisées, sur les travaux de LAUGIER (1998) ainsi que sur le modèle biologique de CHAPELLE *et al.* (2000). Ce modèle, élaboré avec le logiciel ELISE (MENESGUEN, 1990), est capable de reproduire de façon satisfaisante les évolutions saisonnières d'un herbier à *Zostera noltii* et a permis d'évaluer les productions respectives du phytoplancton, des épiphytes et des zostères. Il met par ailleurs en

évidence l'importance des épiphytes dans de tels écosystèmes. Cette importance, déjà décrite par de nombreux auteurs (HARLIN, 1980, PENHALE et THAYER, 1980, BOROWITZKA et LETHBRIDGE, 1989, HEIJS, 1984, LIN *et al.*, 1997, NELSON et WAALAND, 1997), renforce l'idée maintenant communément admise selon laquelle les herbiers à phanérogames au-delà de leur propre productivité, sont la base d'une chaîne alimentaire complexe appartenant à un écosystème extrêmement diversifié, mettant en jeu et agissant sur tous les compartiments des cycles bio-géochimiques. Les épiphytes sont physiologiquement beaucoup plus proches du phytoplancton que les phanérogames, ce qui en fait peut-être des concurrents plus directs pour l'accès aux ressources minérales de la colonne d'eau. L'introduction du compartiment phytoplanctonique dans le modèle provoque une baisse conséquente de la biomasse épiphytique simulée, ce qui semble indiquer une compétition entre ces deux types de végétaux. Nous resterons cependant sur ce point prudent, d'autant que les phénomènes d'exudation de nutriments par les feuilles et directement profitables aux épiphytes (McROY et GOERING, 1974, PENHALE et THAYER, 1980) ne sont pas pris en compte dans notre modèle.

L'impact des herbiers sur les cycles de l'azote et de l'oxygène de la lagune de Thau ainsi que celui des autres macrophytes a par ailleurs pu être simulé par le biais d'un modèle biologique couplé à un modèle physique tridimensionnel. Il est responsable, par rapport aux simulations réalisées sans les macrophytes, d'une forte structuration de la lagune au niveau de la matière organique détritique et de l'oxygène dissous à la fois dans la colonne d'eau et dans le sédiment. L'effet des macrophytes se fait aussi sentir au niveau des sels nutritifs (absorption de l'ammonium et des nitrates). Le modèle ne simule par ailleurs pas de compétition pour les nutriments entre les macrophytes et le phytoplancton, ce qui ne veut pas dire qu'aucune compétition n'existe, et en particulier pour la lumière, considérant l'effet d'un bloom

phytoplanctonique sur la pénétration de la lumière dans l'eau (RILEY, 1975, CARRADA *et al.*, 1983).

Les simulations effectuées, n'ont été rendues possibles que par le forçage du modèle par les apports du bassin versant. Ces apports, nous l'avons constaté sont d'une importance considérable sur la croissance, la distribution des espèces et la dynamique saisonnière des populations de macrophytes dans la lagune. Il serait probablement particulièrement intéressant de pouvoir coupler les modèles d'écosystèmes lagunaires aux modèles de bassin versant qui permette le calcul des apports à tout moment à partir des pluies, de la nature des sols, etc. ..., et ainsi de s'affranchir des mesures journalières de débits des fleuves et de qualité des eaux entrantes.

L'importance des macrophytes dans le déclenchement des crises anoxiques, et en particulier des malaïgues dites "de bordure", a déjà été rappelée par divers auteurs (FRISONI et CEJPA, 1989, SOUCHU *et al.*, 1998 a, CHAPELLE *et al.*, sous presse). Si le modèle ne permet pas à l'heure actuelle de simuler ce phénomène, les premiers résultats ont permis de définir des zones où la consommation d'oxygène par la respiration des macrophytes et par la minéralisation des détritiques issus de ces derniers est telle que les processus anaérobies à l'origine des crises anoxiques pourraient se mettre en action. Un modèle mathématique de crise anoxique pour la lagune de Thau a déjà été construit (CHAPELLE *et al.*, sous presse). Il permet de simuler de façon satisfaisante le phénomène de propagation ainsi que celui d'arrêt d'une malaïgue et a été validé sur les cas réels des années 1982, 1987 et 1997. Les simulations effectuées mettent en avant l'importance de l'état trophique du milieu dans le démarrage de la crise. Il serait particulièrement intéressant d'y coupler les variables macrophytes avec pour objectif de simuler le départ d'un foyer de malaïgue.

Plusieurs améliorations aux modèles présentés dans ce travail ont été recensées dans les chapitres précédents. Nous rappellerons, parmi les plus importantes, un besoin de meilleure

paramétrisation des processus liés aux épiphytes (variable particulièrement sensible du modèle MEZO-1D), une meilleure prise en compte des apports du bassin versant dans le modèle 3D (et en particulier dans la zone de l'étang des Eaux Blanches), la prise en compte des quotas internes et de l'auto-ombrage que ce soit pour les herbiers ou pour les autres macrophytes (modèle 3D) et la prise en compte des phénomènes de minéralisation anaérobie dans le sédiment (en cours de développement dans le modèle de "malaïgue", CHAPELLE *et al.*, sous presse). Le modèle tridimensionnel avec les macrophytes pourra par ailleurs être recalibré afin d'affiner les résultats.

Toutefois, avant toute complexification, le rôle et l'objectif à atteindre devra, à notre sens, être clairement défini sans quoi, d'étape en étape, le nombre de paramètres à prendre en compte deviendra parfaitement incompatible avec toute interprétation plausible. Aussi, sans doute est-il nécessaire de se demander quels sont les processus du modèle pouvant être simplifiés ou même supprimés, au même titre que de s'interroger sur ceux qui font défaut. On pourra par exemple se demander, au vu des résultats de l'analyse de sensibilité, si la prise en compte des mécanismes de conservation interne de l'azote dans le modèle MEZO1D (translocation et ré allocation) ne peut être simplifiée ou même supprimée. Ces processus physiologiques, important quand on s'intéresse au bilan azoté au niveau de la plante, n'ont en effet que peu d'impact sur les résultats du modèle.

Nous avons cherché, tout au long de cette étude à conserver les liens les plus étroits possibles entre la modélisation dont nous avons besoin et la recherche expérimentale. Les échanges perpétuels entre biologistes de terrain et modélisateurs sont seuls garant d'une modélisation éloignée des spéculations purement théoriques, où une simple analyse de sensibilité montre l'imprécision des prévisions. LAUREC (1989) estime que "Si le modèle va bien au-delà de l'état des connaissances, il risque d'être plus dangereux qu'utile. Les progrès de l'informatique, l'apparition de concepts mathématiques nouveaux créent ainsi le risque du

développement d'une modélisation écologique purement théorique." ; nous pensons d'autre part que la modélisation est devenue un outil indispensable à l'écologie de demain. Elle devra cependant toujours s'attacher à prendre ses racines sur le terrain pour permettre en retour l'orientation des recherches dans telle ou telle direction.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMANIEU M., LEGENDRE P., TROUSSELIER P., FRISONI G. F., 1989. Le programme ECOTHAU: théorie, écologie et base de modélisation. *Oceanologica Acta*, 12 : 189-199.
- AMINOT A., CHAUSSEPIED M., 1983. *Manuel des analyses chimiques en milieu marin (CNEXO)*, 107-118.
- ANG P. O. Jr., 1987. Use of projection matrix models in the assessment of harvesting strategies for *Sargassum*. *Twelfth International Seaweed Symposium*. Ragan M. A. and Bird C. J. (eds.), 151-152: 335-339.
- ANONYME, 1994. Programme National d'Océanographie Côtière (Programme Oxythau). Phytoplancton et sels nutritifs dans le bassin de Thau. 29 pp. + 24 figures.
- ANONYME, 1997. Suivi des apports du bassin versant de l'Étang de Thau et des échanges avec la mer par les canaux de Sète. Contrat pour l'Étang de Thau, volet A: études et recherches. Universités de Montpellier I et II, UMR 5569 et 5556, 175 pp.
- ANONYME, 2000. Programme National d'Ecologie Côtière, chantier Lagunes Méditerranéennes, compte rendu d'activité de l'année 1999. 91 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 de l'Université de Bordeaux I, France, 1-2: 162 pp + annexes 72 pp.
- AUBY I., BACHELET G., LABOURG P. J., 1993. Biomass and species composition of macrophytes in Arcachon Bay and Prévost lagoon, with a compilation of data on primary production in Arcachon Bay. C.L.E.AN. (Coastal Lagoon Eutrophication and ANaerobic processes). *Progress Report*, 65-72.
- AUBY I., LABOURG P. J., 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research*, 35 (4): 269-277.
- AUSSEM A., HILL D., 1999. Wedding connectionist and algorithmic modelling towards forecasting *Caulerpa taxifolia* development in the north-western Mediterranean sea.

Ecological Modelling, 120 (2-3): 225-236.

BACH H. K., 1993. A dynamic model describing the seasonal variations in growth and the distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.). I. Model theory. *Ecological Modelling*, 65: 31-50.

BACHER C., CHAPPELLE A, accepté. Modelling the Thau lagoon ecosystem: a synthesis.

BACHER C., MILLET B. VAQUER A., 1997. Modélisation de l'impact des mollusques cultivés sur la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau (France). *C. R. Acad. Sci. Ser. 3 Sci. Vie/Life Sc.*, 320: 73-81.

BACKMAN T. W., BARILOTTI D. C., 1976. Irradiance reduction: effect on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Marine Biology*, 34: 33-40.

BALEUX B., SINEGRE F., 1984. Les "malaïgues" ou crises dystrophiques à eau rouge des étangs saumâtres méditerranéens. *Table ronde Scient. sur la gestion de l'étang de l'Or*, Montpellier DRAE-CEPRALMAR, 14 pp.

BARRANGUET C., ALLIOT E., 1995. Spatial and temporal variations of benthic fluxes (oxygen and ammonia) and microphytic biomass in a shellfish cultivation area of Thau lagoon (France). *J. Rech. Océanogr.*, 20 (1): 15-26.

BEN MAIZ N., 1986. Flore algale (Rhodophyta, Phaeophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault). Thèse 3ème cycle, Université de Marseille, 1-354.

BOCCI M., COFFARO G., BENDORICCHIO G., 1997. Modelling biomass and nutrient dynamics in eelgrass (*Zostera marina* L.): Applications to the Lagoon of Venice (Italy) and Øresund (Denmark). *Ecological modelling*, 102: 67-80.

BONHOMME R., 1993. The solar radiation: characterization and distribution in the canopy. In: Varlet-Granchet, Bonhomme and Sinoquet (Eds). *Crop structure and light microclimate. Characterization and applications*. Science update series, Versailles

France, 17-28.

- BOROWITZKA M. A., LETHBRIDGE R. C., 1989. Seagrass epiphytes. In Larkum A. W. D., McComb A. and Shepherd S. A.. *Biology of seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. Aquatic Plant Studies 2*, Elsevier, 458-499.
- BOURGUÈS S., AUBY I. de WIT R., LABOURG P. J., 1996. Differential anaerobic decomposition of seagrass (*Zostera noltii*) and macroalgal (*Monostroma obscurum*) biomass from Arcachon Bay (France). *Hydrobiologia*, 329: 121-131.
- BROTAS V., AMORIM-FERREIRA A., VALE C., CATARINO F., 1990. Oxygen profiles in intertidal sediments of Ria Formosa (S. Portugal). *Hydrobiologia*, 207: 123-129.
- BROUNS J. J. W. M., 1985. The plastochrone interval method for the study of the productivity of seagrasses; possibilities and limitations. *Aquat. Bot.*, 21: 71-88.
- BUESA R. J., 1980. Photosynthetic quotient of marine plant. *Photosynthetica*, 14 (3): 337-342.
- BUIA M. C., MAZELLA L., 1991. Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ashers., and *Zostera noltii* Hornem.. *Aquatic Botany*, 40 : 343-362.
- BULTHUIS D. A., 1987. Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquatic Botany*, 27: 27-40.
- BURDICK D. M., KALDY J. E., SHORT F. T., 1994. Nuisance algal blooms in estuarine waters are a major disturbance to eelgrass communities. *37th conference of the international association for great lakes research and estuarine research federation: program and abstracts*.
- BURKHOLDER J. M., MASON K. M., GLASGOW Jr. H. B., 1992. Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal

- mesocosm experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81: 163-178.
- BURRIS J. E., 1981. Effect of oxygen and inorganic carbon concentrations on the photosynthetic quotients of marine algae. *Marine Biology*, 65 (3): 215-219.
- CABIOCH J., FLOCH J. Y. LE TOQUIN A. BOUDOURESQUE C. F. VERLAQUE M., 1992. Guide des algues des mers d'Europe. Delachaux et Niestlé S.A., David Perret (ed., Neuchâtel, Switzerland)-Paris, pp. 231.
- CAFFREY J. M., KEMP W. M., 1991. Seasonal and spatial patterns of oxygen production, respiration and root-rhizome release in *Potamogeton perfoliatus* L. and *Zostera marina* L. *Aquatic Botany*, 40: 109-128.
- CARRADA G., HOPKINS T. JEFTIE L. J. MORCOS S. eds, 1983. Quantitative analysis and simulation of Mediterranean coastal ecosystems: The Gulf of Naples, a case study. Report of a Workshop on Ecosystem Modelling, Ischia, Naples, Italy, 28 March to 10 April 1981 organized by the United Nations, Educational, Scientific and Cultural Organization (Unesco) and the Stazione Zoologica, Naples. *Unesco Rep. Mar. Sci.*, 20: 141-153.
- CARREIRA J., CLAVERO V., GALVEZ J. A., GUEVARA J., HERNANDEZ I., LUCENA J., NIELL F. X., PERALTA G., PEREZ-LLORENS J. L., RODRIGUEZ R., VERGARA J. J., 1994. Eutrophication processes in estuaries situated at the end of small catchment areas. *Proceeding of the first EUMAC Workshop held in Venice 25-27 November 1994*,
- CASELLAS C., PENA G., PICOT B., ILLES S., BONTOUX J., 1990. Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire: l'Etang de Thau. *Water Research*, 24 (12): 1479-1489.
- CHAPELLE A., 1995. A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon. *Ecological Modelling*, 80: 131-147.
- CHAPELLE A., LAZURE P., SOUCHU P., sous presse. Modélisation des crises anoxiques (malaïgues) dans la lagune de Thau (France). *Oceanologica acta*.

- CHAPELLE A., MENESGUEN A., DESLOUS-PAOLI J. M., SOUCHU P., MAZOUNI N., VAQUER A., MILLET B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological modelling*, 127 (2-3): 161-181.
- CHAPELLE A., MESNAGE V., MAZOUNI N., DESLOUS-PAOLI J.-M., PICOT B., 1994. Modélisation des cycles de l'azote et du phosphore dans les sédiments d'une lagune soumise à une exploitation conchylicole. *Oceanologica Acta*, 17 (6): 609-619.
- CHIARELLO E., BARRAT-SEGRETAIN M. H., 1997. Recolonization of cleared patches by macrophytes: modelling with point processes and random mosaics. *Ecological modelling*, 96: 61-73.
- CLANZIG S., 1987. Inventaire des invertébrés d'une lagune méditerranéenne des côtes de France, biocénoses et confinement: l'étang de Salses-Leucate (Roussillon). Thèse de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, 481 pp.
- CLAVIER J., BOUCHER G., GARRIGUE C., 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie/Life Sciences*, 317: 937-942.
- COFFARO G., SFRISO A., 1997. Simulation model of *Ulva rigida* growth in shallow water of the Lagoon of Venice. *Ecological modelling*, 102: 55-66.
- CREED J. C., AMADO FILHO G. M., 1999. Disturbance and recovery of the macrofauna of a seagrass (*Halodule wrightii* Ascherson) meadow in the Abrolhos Marine National Park, Brazil: an experimental evaluation of anchor damage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 235: 285-306.
- DALLA VIA J., STURMBAUER C., SCHÖNWEGER G., SÖTZ E., MATHEKOWITSCH S., STIFTER M., RIEGER R., 1998. Light gradient and meadow structure in *Posidonia oceanica*: ecomorphological and functional correlates. *Marine Ecology Progress Series*, 163: 267-278.

- DAUDET F. A., TCHAMITCHIAN M., 1993. Radiative exchange and photosynthesis. In: Varlet-Granchet, Bonhomme and Sinoquet (Eds). *Crop structure and light microclimate. Characterization and applications*. Science update series, Versailles France, 401-417.
- DE CASABIANCA M. L., 1980. Evolution biocénotique du bord des étangs en Corse. *Téthys*, 9 (3): 299-308.
- DE CASABIANCA M.-L., LAUGIER T. COLLART D., 1997. Impact of shellfish farming eutrophication on benthic macrophyte communities in the Thau lagoon, France. *Aquaculture international*, 5: 301-314.
- DE CASABIANCA M.-L., LAUGIER T. SORIANO E. RIGOLLET V., 1994. Macrophytes and eutrophication in the Thau lagoon (France). *Proceeding of the first EUMAC Workshop held in Venice 25-27 November 1994*,
- DE JONGE V. N., RUITER J. F., 1996. How subtidal were the 'subtidal beds' of *Zostera marina* L. before the occurrence of the wasting disease in the early 1930's. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 30 (2-3): 99-106.
- DEN HARTOG C., 1970. The sea-grasses of the world. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurk.*, Reeks 2, 59 (1): 1-275.
- DENNISON W. C., ALBERTE R. S., 1982. Photosynthetic Responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ Manipulation of Light Intensity. *Oecologia* (Berl), 55: 137-144.
- DESLOUS-PAOLI J.-M. (ed.), 1995. Programme OXYTHAU. Le bassin de Thau: relation milieu ressources dans les secteurs conchylicoles. Importance des mécanismes d'échanges verticaux. 1991-1995. 26 pp.
- DESLOUS-PAOLI J.-M., SOUCHU P. MAZOUNI N. JUGE C. DAGAULT F., 1998. Relation milieu-ressources: impact de la conchyliculture sur un environnement lagunaire méditerranéen (Thau). *Oceanologica Acta*, 21 (6): 831-843.
- DESLOUS PAOLI J.-M., VAQUER A., 1995. Interactions filtreurs-microorganismes: apport

à l'analyse des systèmes et à la gestion des milieux côtiers. *Compte-rendu d'activité de l'URM 5 pour 1992-1995*,

- DI TORO D. M., PAQUIN P. R. SUBBURAMU K. GRUBER D. A., 1990. Sediment oxygen demand model: methane and ammonia oxydation. *J. Environ. eng.*, 116: 945-986.
- DROMGOOLE F. I., 1978. The effect of oxygen on dark respiration and apparent photosynthesis of marine macro-algae. *Aquat. Bot.*, 4 (3): 281-297.
- DROOP M. R., 1970. Vitamin B₁₂ and marine ecology. V) continuous culture as an approach to nutritional kinetics. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 20: 629-636.
- DUARTE C. M., 1990. Seagrass nutrient content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 67: 201-207.
- DUARTE C. M., 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *OPHELIA*, 41: 87-112.
- DUARTE C. M., MARBÁ N. AGAWIN N. CEBRIÁN J. ENRÍQUEZ S. FORTES M. D. GALLEGOS M. E. MERINO M. OLESEN B. SAND-JENSEN K. URI J. VERMAAT J., 1994. Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107 (1-2): 195-209.
- DUARTE C. M., SAND JENSEN K., 1990 b. Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 65: 193-200.
- DUARTE C. M., SAND-JENSEN K., 1990 a. Seagrass colonization: Biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches . *Marine Ecology Progress Series*, 67 (1): 97-103.
- DUARTE P., FERREIRA J. G., 1993. A methodology for parameter estimation in seaweed productivity modelling. *Hydrobiologia*, 260/261: 183-189.
- DUARTE P., FERREIRA J. G., 1997. A model for the simulation of macroalgal population dynamics and productivity. *Ecological modelling*, 98 (2-3): 199-214.

- EDWARDS G., WALKER D., 1983. C₂, C₄ mechanisms and cellular and environmental regulation of photosynthesis. *Blackwell Scientific*, Oxford, 542 pp.
- EPPLEY R. W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, 70: 1063-1085.
- ERFTEMEIJER P. L. A., STAPEL J., 1999. Primary production of deep-water *Halophila ovalis* meadows. *Aquat. Bot.*, 65: 71-82.
- EVANS A. S., WEBB K. L. PENHALE P. A., 1986. Photosynthetic temperature acclimation in two coexisting seagrasses, *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Aquatic Botany*, 24: 185-197.
- FILLIT M., 1995. Eutrophication et macroalgues dans une lagunes littorale méditerranéenne (étang de Méjean-Pérois): L'étang change les ulves prospèrent. Thèse de l'Université de Montpellier II, 196 pp. + annexes.
- FONG P., HARWELL M., 1994. Modelling seagrass communities in tropical and subtropical bays and estuaries: a mathematical model synthesis of current hypotheses. *Bull. mar. sci.*, 54 (3): 757-781.
- FRISONI G.-F., ALLAG-DHUISME F. XIMENES M. C. RIEUCAU J. LHERITIER J. N. DOMANGE O. BOUCHERON C. LILIN C., 1990. Les espaces lagunaires du Languedoc-Roussillon. Connaissance et aménagement. *Contrat de Plan Etat Région (1984-1988)*, pp. 96.
- FRISONI G. F., CEJPA A. M., 1989. La malaïgue dans les étang littoraux du Languedoc-Roussillon. *Rapport Cepralmar*, pp. 48.
- GAGNERY A., 1999. Estimation des stocks en élevage et des épibiontes dans la lagune de Thau et modélisation de la dynamique des populations d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*, Thunberg). *Mémoire de DEA, Université de Paris VI*,
- GALLEGOS M. E., MERINO M. RODRIGUEZ A. MARBÁ N. DUARTE C. M., 1994.

- Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 109: 99-104.
- GARBER J. M., 1984. Laboratory study of nitrogen and phosphorus mineralization during the decomposition of coastal plankton and seston. *Estuarine Coast. Shelf. Sci.*, 18: 685-702.
- GASC A., 1997. Etude de la production primaire régénérée dans un écosystème conchylicole: le bassin de Thau. *Thèse de l'Université de Montpellier II, France*.
- GERBAL M., 1994. Analyse spatio-temporelle des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang de Thau (Herault, France). Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II, Faculté des sciences de Luminy., France, 240 pp.
- 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.
- GOSSE G., CHARTIER M., VARLET-GRANCHET C., BONHOMME R., 1982. Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne: variations et modélisation. *Agronomie*, 2 (6): 583-588.
- GRENZ C., 1989. Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en Méditerranée. Thèse de l'université de d'Aix-Marseille II, Fr., 151 pp.
- GRENZ C., PLANTE-CUNY M. R. PLANTE R. ALLIOT E. BAUDINET D. BERLAND B., 1991. Measurements of benthic nutrient fluxes in Mediterranean shellfish farms: a methodological approach . *Oceanologica acta*, 14: 195-201.
- GRIAS P., 1992. Les communautés de macrophytes submergées des marais temporaires oligo-halins de camargue. Etude expérimentale des causes de la distribution des espèces. Thèse de l'Université de Rennes I, pp. 195.
- GROS P., HAMON D., 1988. Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche

- ouest), et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. Rapport Ifremer, 153 pp.
- GURNEY W. S. C., NISBET R. M., 1998. Ecological Dynamics. *Oxford University Press, New-York*.
- HAMON P. Y., 1983. Croissance de la moule *Mytilus Galloprovincialis* (Lmk) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de mollusques en élevage. *Thèse de l'Université des Sciences et Techniques de Montpellier*, i-xix: 1-331.
- HARLIN M. M., 1980. Seagrass epiphytes. In Phillips R.C. and Mc Roy C.P. (Eds.). *Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective*. Garland New York, pp. 117-131.
- HAYACHI K., 1972. Efficiencies of solar energy conversion in rice varieties. *Bull. Nat. Ist. Agric. Sci.*, 23: 1-67.
- HEIJS F. M. L., 1984. Annual biomass and production of epiphytes in three monospecific seagrass communities of *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. *Aquat. Bot.* 20: 195-218.
- HEMMINGA M. A., HARRISON P. G. VAN LENT F., 1991. The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 71: 85-96.
- HENLEY W. J., LEVAVASSEUR G. FRANKLIN L. A. OSMOND C. B. RAMUS J., 1991. Photoacclimation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta*, 184 (2): 235-243.
- HILL D., COQUILLARD P. De VAUGELAS J. MEINESZ A., 1996. Simulation sur ordinateur de l'expansion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Résultats préliminaires. *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C. F., Gómez A. & Gravez V. (Eds.), Publicacions Universitat Barcelona, 119-127.

- HIPPS L. E., ASRAR G., KANEMASU E. T., 1983. Assessing of photosynthetically active radiation in winter wheat. *Agric. Meteorol.*, 28: 253-259.
- HODGE T., KANEMASU E. T., 1977. Modeling daily matter production of winter wheat. *Agron. J.*, 974-978.
- HOPKINSON C. S., WETZEL R. L., 1982. In situ Measurements of nutrient and oxygen fluxes in a coastal marine benthic community. *Marine Ecology Progress Series*, 10: 29-35.
- IIZUMI H., HATTORI A., 1982. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. *Aquat. Bot.*, 12: 245-256.
- IIZUMI H., HATTORI A. MC ROY C. P., 1980. Nitrate and nitrite in interstitial waters of eelgrass beds in relation to the rhizosphere. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 47: 191-201.
- INCOLL L. D., LONG S. P. ASHMORE M. R., 1977. SI units in publications in plant science. *Curr. Adv. Plant Sci.*, 28: 331-342.
- JACOBS R. P. W. M., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquatic Botany*, 7: 151-172.
- JACOBS R. P. W. M., 1980. Effects of the Amoco Cadiz oil spill on the seagrass community at Roscoff with special reference to the benthic infauna. *Marine Ecology Progress Series*, 2 (3): 207-212.
- JACOBS R. P. W. M., DEN HARTOG C. BRASTER B. F. and SO: *Aquat.-Bot.*, 1981 10 3 241-259., 1981. Grazing of the seagrass *Zostera noltii*- by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea). *Aquatic Botany*, 10 (3): 241-259.
- JASSBY A. D., PLATT T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21 (4): 540-547.

- JEFFREY S. W., HUMPHREY G. F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPL)*, 167: 191-194.
- JIMÉNEZ C., NIELL F. X. ALGARRA P., 1987. Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* Hornem. *Aquatic Botany*, 29: 217-226.
- KEMP W. M., MURRAY L. BORUM J. SAND-JENSEN K., 1987. Diel growth in eelgrass *Zostera marina* L. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 79-86.
- KNOPPERS B., 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons. Coastal lagoon processes, edited by B. Kjerfve (Elsevier Oceanography Series), 60: 243-286.
- KOROLEFF F., 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *ICE, C.M. 1969/C*, 9 Hydr. Comm.
- LATALA A., 1995. Photosynthetic light response curves in marine benthic plants from the Thau lagoon. In: *Photosynthesis: from Light to Biosphere V*, Mathis P. (ed.), 849-852.
- LAUGIER T., 1998. Ecologie de deux phanérogames marines sympatriques - *Zostera marina* L. et *Z. noltii* HORNEM. - dans l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse de l'Université de Montpellier II, 162 pp.
- LAUGIER T., RIGOLLET V. and DE CASABIANCA M. L., 1999. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquat. Bot.* 63 (1): 51-69.
- LAUREC A., 1989. La modélisation en écologie marine au travers de l'exemple de l'halieutique. In: *Océanologie: Actualité et Prospective*. Denis M. (ed.), 213-261.
- LAURET M., 1990. Les herbiers de zostères de l'étang de Thau. Laboratoire de cryptogamie de l'Université de Montpellier II. Non publié.,
- LAZURE P., 1992. Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique

- tridimensionnel. *Vie Milieu*, 42 (2): 137-145.
- LE PAPE O., 1992. Modélisation de la compétition microphytes-macrophytes en zone côtière. *Mémoire de DEA de l'Université de Paris VI*, pp. 25.
- LETTS S. A., RICHARD E. H., 1911. Report on green seaweeds and especially *Ulva latissima* in relation to the pollution of the waters in which they occur. *Royal Commission on Sewage Disposal*. 7th Report, HMSO, London, Appendix III, section II.
- LEUSCHNER C., REES U., 1993. CO₂ gas exchange of two intertidal seagrass species, *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem., during emersion. *Aquatic Botany*, 45: 53-62.
- LIN H.-J., NIXON S. W. TAYLOR D. I. GRANGER S. L. BUCKLEY B. A., 1996. Response of epiphytes on eelgrass, *Zostera marina* L., to separate and combined nitrogen and phosphorus enrichment. *Aquatic Botany*, 52 (4): 243-258.
- LINDEBOOM H. J., SANDEE A. J. J., 1989. Production and consumption of tropical seagrass fields in eastern Indonesia measured with bell jars and microelectrodes. *Neth. J. Sea Res.*, 23 (2): 181-190.
- LOQUES F., CAYE G. MEINEZ A., 1990. Germination in the marine phanerogam *Zostera noltii* Hornem. at Golfe Juan, French Mediterranean. *Aquat. Bot.*, 38: 249-260.
- MARBÁ N., CEBRIAN J. ENRIQUES S. DUARTE C. M., 1996. Growth patterns of Western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 133: 203-215.
- MAZOUNI N., 1995. Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude *in situ* de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaires et dissoutes. *Thèse de l'Université de Marseille II*.
- MAZOUNI N., GAERTNER J. C. DESLOUS-PAOLI J. M., 1998. Influence of oyster culture

- on the water column characteristics in a coastal lagoon (Thau, France). *Hydrobiologia*, 373/374: 149-156.
- MAZOUNI N., GAERTNER J. C. DESLOUS-PAOLI J. M. LANDREIN S. and GERINGER D'OEDENBERG M., 1996. Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 205: 91-113.
- McCARTNEY H. A., 1978. Spectral distribution of solar radiation. II- global and diffuse. *Quart. J. R. Met. Soc.*, 104: 911-926.
- McCREE K. J., 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Meteorol.*, 9: 191-216.
- McCREE K. J., 1973. The measurements of photosynthetically active radiation. *Solar Energy*, 15: 83-87.
- McROY C. P., 1974. Seagrass productivity: carbon uptake experiments in eelgrass, *Zostera marina*. *Aquaculture*, 4: 131-137.
- McROY C. P., GOERING J. J., 1974. Nutrient transfert between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature, Lond.*, 248: 173-174.
- MENESGUEN A., 1990. An interactive software for modelling complex aquatic ecosystems. In Arcilla et al (Eds.). *Computer modelling in Ocean Engineering 91*. Balkema, Rotterdam, 87-94.
- MENESGUEN A., 1992. Modelling coastal eutrophication: the case of french *Ulva* mass blooms. *Science of the Total Environment*, supplement 1992: 979-992.
- MENESGUEN A., PIRIOU J.-Y., 1995. Nitrogen loadings and macroalgal (*Ulva sp.*) mass accumulation in Brittany (France). *OPHELIA*, 42: 227-237.
- MENESGUEN A., SALOMON J., 1987. Eutrophication modeling as a tool for fighting

- against *Ulva* coastal mass blooms. In: ed. B. A. Schrefler, Computer modelling in ocean engineering. Balkema, Rotterdam, pp. 443-450.
- MESNAGE V., 1994. Contribution à l'étude de la mobilité des formes de phosphates à l'interface eau-sédiment dans les écosystèmes lagunaires. *Thèse de l'Université de Montpellier I*, 252 pp.
- MILLET B., 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Ecothau). *Oceanol. Acta*, 1: 37-47.
- MONCREIFF C. A., SULLIVAN M. J. DAEHNICK A. E., 1992. Primary production dynamics in seagrass beds of Mississippi Sound: the contributions of seagrass, epiphytic algae, sand microflora, and phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 161-171.
- MONSI M., SAEKI T., 1953. Über der lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion . *Jpn. J. Bot.*, 14: 22-52.
- MOORE K. A., WETZEL R. L., 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 244: 1-28.
- MOULIA B., 1986. Contribution à l'étude écophysologique de la fétuque élevée, du trèfle blanc et de leur association. *Mém. ENITA de Bordeaux*.
- MUCHOW R. C., CHARLES-EDWARDS D. A., 1982. A physiological analysis of growth of mungbeans at a range of plant densities in tropical Australia. I. Dry matter production. *Aust. J. Agric. Res.*, 33: 41-51.
- MURRAY L., WETZEL R. L., 1987. Oxygen production and consumption associated with the major autotrophic components in two temperate seagrass communities. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 231-239.
- NAKANISHI H., UKITA M. KAWAI Y., 1986. Study on the modelling of the behavior of

- phosphorus released from sediments. *Ecol. Model.*, 31: 105-123.
- NELSON T.A., WAALAND J. R., 1997. Seasonality of eelgrass, epiphyte, and grazer biomass and productivity in subtidal eelgrass meadows subjected to moderate tidal amplitude. *Aquatic Botany*, 56: 51-74.
- NEWELL R. C., 1982. The energetics of detritus utilization in coastal lagoons and nearshore waters. In: Actes du Symposium International sur les Lagunes Côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta*, vol. sp. n°3: 347-355.
- NIENHUIS P. H., DE BREE H. H., 1980. Production and growth dynamics of eelgrass (*Z. marina*) in brackish Lake Grevelingen (The Netherlands). *Neth. J. Sea Res.*, 14: 102-118.
- NOWICKI B. L., NIXON S. W., 1985. Benthic community metabolism in a coastal lagoon ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 22: 21-30.
- OLESEN B., SAND-JENSEN K., 1994. Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations: shoots dynamics and biomass development. *J. Ecol.*, 82: 379-390.
- ORSONNEAU S., 1994. Contribution à la connaissance du milieu littoral marin en Corse. Création d'une banque de données bibliographiques, élaboration d'un protocole d'étude. *Mémoire de DESS "Ecosystèmes Méditerranéens", Université de Corse.*
- OSHIMA Y., KISHY M. J. SUGIMOTO T., 1999. Evaluation of the nutrient budget in a seagrass bed. *Ecological modelling*, 115: 19-33.
- PARSONS T. R., MAITA Y. LALLI C. M., 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater analysis*. Pergamon Press, Oxford.
- PATRIQUIN D. G., 1975. "Migration" of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implication. *Aquatic Botany*, 1: 163-189.

- PEARCE R. B., BROWN R. H. BLASER R. E., 1965. Relationship between leaf area index, light interception and net photosynthesis in orchardgrass. *Crop Science*, 5 (6): 553-556.
- PEDERSEN M. F., BORUM J., 1992. Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series*, 80: 65-73.
- PEDERSEN M. F., BORUM J., 1993. An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101: 169-177.
- PEDERSEN M. F., PALING E. I. WALKER D. I., 1997. Nitrogen uptake and allocation in the seagrass *Amphibolis antarctica*. *Aquat. Bot.*, 56: 105-117.
- PELLIKAAN G. C., 1982. Decomposition processes of eelgrass, *Zostera marina* L. *Hydrobiol. Bull.*, 16: 83-92.
- PELLIKAAN G. C., 1984. Laboratory experiments on eelgrass (*Zostera marina* L.) decomposition. *Netherlands Journal of Sea Research*, 18: 360-383.
- PELLIKAAN G. C., NIENHUIS P. H., 1988. Nutrient uptake and release during growth and decomposition of eelgrass, *Zostera marina* L., and its effects on the nutrient dynamics of lake Grevelingen. *Aquat. Bot.*, 30: 189-214.
- PENA G., PICOT B., 1991. Métaux traces dans les sédiments d'une lagune méditerranéenne: l'étang de Thau. *Oceanologica acta*, 14 (5): 459-472.
- PENHALE P. A., 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass *Zostera marina* L. community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 26: 211-224.
- PENHALE P. A., THAYER G. W., 1980. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 42: 113-123.
- PERCIVAL S. M., SUTHERLAND W. J. EVANS P. R. and SO: J.-APPL.-ECOL. 1996 vol. 33, no. 5 pp. 979-992., 1996. A spatial depletion model of the responses of grazing

- wildfowl to the availability of intertidal vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 33 (5): 979-992.
- PÉREZ-LLORÉNS J. L., NIELL F. X., 1993 b. Variaciones estacionales de biomasa foliar, índice foliar y biomasa subterránea en la fanerógama acuática *Zostera noltii* Hornem. en el estuario del río Palmones (Cádiz). *Actas VI Congreso Español de Limnología*, Granada Mayo de 1993, 253-260.
- PÉREZ-LLORÉNS J. L., NIELL F. X., 1993 a. Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. from Palmones River estuary, Spain. *Aquatic Botany*, 46: 49-66.
- PÉREZ M., ROMERO J., 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquatic Botany*, 43: 51-62.
- PERGENT G., ROMERO J., PERGENT-MARTINI C., MATEO M. A., BOUDOURESQUE C. F., 1994. Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106 (1-2): 139-146.
- PERGENT-MARTINI C., PASQUALINI V., 2000. Seagrass population dynamics before and after the setting up of a wastewater treatment plant. *Biol. Mar. Medit.*, proceedings fourth ISBW, Corsica (France), 7 (2): 405-408.
- PHILIPPART C. J. M., 1995 b. Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33 (2): 205-218.
- PHILIPPART C. J. M., 1995 a. Effects of shading on growth, biomass and population maintenance of the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 188: 199-213.
- PHILLIPS R. C., GRANT S. V., 1965. Environmental effects on *Phyllospadix scouleri* Hook

- and *Zostera marina* L. leaves . *Am. J. Bot.*, 52: 644.
- 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. Contrat de plan Etat-Région Languedoc-Roussillon. *R. Int. Ifremer DEL/94.11/Sète*, 84 pp.
- PICOT B., PÉNA G. CASELLAS C. BONDON D. BONTOUX J., 1990. Interpretation of the seasonal variations of nutrients in a mediterranean: étang de Thau. *Hydrobiologia*, 207: 105-114.
- PIRC H., WOLLENWEBER B., 1998. Seasonal changes in nitrogen, free amino acids, and C/N ratio in Mediterranean seagrasses. *P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.*, 9 (2): 167-179.
- PLANTE-CUNY M.R., PLANTE R. MAZOUNI N. FONTAINE M. F. SOUCHU P. DESLOUS-PAOLI J. M. GRENZ C., 1998. Oxygen fluxes involving the benthic micro- and macrophytic components in the Thau Lagoon under pre-anoxic conditions. *Oceanologica Acta*, 21 (6): 819-829.
- PLUS M., 1996. Développement d'un modèle de croissance des herbiers à zostères de l'étang de Thau (Hérault, France). *Mémoire de DEA Européen en Modélisation de l'Environnement Marin*, 28 pp.
- PRIEUR L., LEGENDRE L., 1988. Oceanographic criteria for new phytoplankton production. In: *Toward a Theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, B. J. Rothschild (ed.) Kluwer Academic Publisher, 72-112.
- RASHEED M. A., 1999. Recovery of experimentally created gaps within a tropical *Zostera capricorni* (Aschers.) seagrass meadow, Queensland Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 235: 183-200.
- RAWSON H. M., DUNSTONE A. L., LONG M. J., BEGG J. E., 1984. Canopy development, light interception and seed production in sunflower as influenced by temperature and radiation. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 11: 255-265.

- RICE D. L., TENORE K. R., 1981. Dynamics of carbon and nitrogen during decomposition of detritus derived from estuarine macrophytes. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 13: 681-690.
- RIGOLLET V., LAUGIER T. de CASABIANCA M. L. SFRISO A. MARCOMINI A., 1998. Seasonal Biomass and nutrient Dynamics of *Zostera marina* L. in two Mediterranean lagoons: Thau (France) and Venice (Italy). *Botanica Marina*, 41: 167-179.
- RILEY G. A., 1975. Transparency chlorophyll relations. *Limnology and Oceanography*, 20: 150-152.
- RIOU S. A., 1999. Cycle de l'azote a l'interface eau-sediment dans le Bassin d'Arcachon: role des bacteries dans les processus de perte en azote (nitrification - denitrification). *Thèse de l'Université de Bordeaux I*, pp. 126.
- RISGAARD-PETERSEN N., DALSGAARD T. RYSGAARD S. CHRISTENSEN P. B. BORUM J. McGLATHERY K. NIELSEN L. P., 1998. Nitrogen balance of a temperate eelgrass *Zostera marina* bed. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 281-291.
- RISMONDO A., CURIEL D., MARZOCCHI M., MICHELI C., 1995. Autoecology and production of *Zostera marina* in Venice lagoon. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 34: 42.
- ROELOFS J. G. M., SCHUURKES J. A. A. R. and SMITS A. J. M., 1984. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters. II experimental studies. *Aquatic Botany*, 18: 389-411.
- ROSENBERG G., KENNEY B. DE OLIVEIRA FILHO E. C., 1989. Photosynthetic quotients in seaweeds measured using pH and oxygen techniques. *J. Phycol.*, 25 (2): 17.
- ROSENBERG G., LITTLER D. S. LITTLER M. M. OLIVEIRA E. C., 1995. Primary production and photosynthetic quotients of seaweeds from Sao Paulo State, Brazil. *Bot. Mar.*, 38: 369-377.
- RUARDIJ P., VAN RAAPHORST W., 1994. Benthic nutrient regeneration in the ERSEM ecosystem model of the North Sea . *Publication 67 of the project "Applied Scientific*

Research", Netherlands Institute for Sea Research, 38 pp.

RYTHER J. H., 1956. The measurement of primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 1: 72-84.

S-PLUS, 1997. S-Plus 4, guide to statistics. *MathSoft, Inc.* Seattle, Washington, pp. 877.

SAN MARTIN G. A., 1987. Comportement alimentaire de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinidae) dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Colloque International sur Paracentrotus lividus et les oursins comestibles*, C. F., edit. Boudouresque, GIS Posidonie Publ., Marseille (France), 37-57.

SAND-JENSEN K., 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig., Denmark. *OPHELIA*, 14: 185-201.

SAND-JENSEN K., BORUM J., 1991. Ecology and interactions among phototrophic communities in temperate regions. *Aquat. Bot.* 41: 137-175.

SANTOS R., NYMAN M., 1998. Population modelling of *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta, Gelidiales). *Journal of Applied Phycology*, 10: 261-272.

SCHWARTZ D., 1963. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Flammarion (Eds), troisième édition, Paris., pp. 318.

SFRISO A., MARCOMINI A., 1999. Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part II: coupling with sediment, SPM and tissue carbon, nitrogen and phosphorus concentrations. *Marine Environmental research*, 47: 285-309.

SFRISO A., PAVONI B., MARCOMINI A., 1989. Macroalgae and phytoplankton standing crops in the central Venice Lagoon: Primary production and nutrient balance. *Sci. Total Environ.*, 80 (2-3): 139-159.

SHORT F. T., 1980. A simulation model of the seagrass production system. In Phillips R.C. and Mc Roy C.P. (Eds.). *Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective*. Garland New York, 277-295.

- SHORT F. T., 1987. Effects of sediment nutrient on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquatic Botany*, 27: 41-57.
- SHORT F. T., BURDICK D. M., 1996. Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries*, 19 (3): 730-739.
- SHORT F. T., MC ROY C. P., 1984. Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica marina*, 27: 547-555.
- SHORT F. T., WYLLIE-ECHEVERRIA S., 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation*, 23: 17-27.
- SIMON C., AR GALL E. LEVAVASSEUR G. DESLANDES E., 1999. Effects of short term variations of salinity and temperature on the photosynthetic response of the red alga *Grateloupia doryphora* from Brittany (France). *Botanica marina*, 42: 437-440.
- SIVAKUMAR M. V. K., VIRMANI S. M., 1984. Crop productivity in relation to interception of photosynthetically active radiation. *Agric. For. Meteorol.*, 31: 131-141.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J., 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Freeman and company (ed.), New-York, pp. 887.
- SOLIDORO C., PECENIK G. PASTRES R. FRANCO D. DEJAK C., 1997. Modelling macroalgae (*Ulva rigida*) in the Venice Lagoon: Model structure identification and first parameters estimation. *Ecological modelling*, 94: 191-206.
- SOUCHU P., ABADIE E. VERCELLI C. BUESTEL D. SAUVAGNARGUES J. C., 1998 a. La crise anoxique du bassin de Thau de l'été 1997. Bilan du phénomène et perspectives. *Rapport interne de la Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral*, IFREMER Sète, pp. 33.
- SOUCHU P., GASC A. CAHET G. VAQUER A. COLLOS Y. DESLOUS-PAOLI J. M., 1997. Biogeochemical composition of Mediterranean waters outside Thau Lagoon.

Estuar. Coast. Shelf. Sci., 44 (3): 275-284.

SOUCHU P., GASC A. COLLOS Y. VAQUER A. TOURNIER H. BIBENT B. DESLOUS-PAOLI J. M., 1998 b. Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France). *Marine Ecology Progress Series*, 164: 135-146.

STEELE J. H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 7: 137-150.

STIGTER C. J., MUSABILHA V. M. M., 1982. The conservation ratio of photosynthetically active to total radiation in the tropics. *J. Appl. Ecol.*, 19: 853-858.

STRICKLAND J. D. H., PARSONS T. R., 1982. A practical handbook of seawater analysis. *Ottawa, Fishery and Research Board of Canada Pbs*, 310 pp.

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). *Marine Ecology*, 16 (2): 133-144.

TERRADOS J., WILLIAMS S. L., 1997. Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 149: 267-277.

THIMIJJAN R. W., HEINS R. D., 1983. Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. *HortScience*, 18 (6): 818-822.

THURSBY G. B., HARLIN M. M., 1982. Leaf-root interaction in the uptake of ammonia by *Zostera marina* L. *Marine Biology*, 72: 109-112.

THURSBY G. B., HARLIN M. M., 1984. Interactions of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonium and nitrate. *Mar. Biol.*, 83: 61-67.

TOUCHETTE B. W., BURKHOLDER J. M., 2000. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 250: 133-167.

- TOURNIER H., AUDABRAM D. LANDREIN S. DESLOUS-PAOLI J. M., 1989. L'oxygène en été dans l'étang de Thau. Contribution à l'étude du risque de "Malaïgue". *Rapport interne de la Direction des Ressources Océaniques, Laboratoire Environnement Méditerranéen, IFREMER Sète*, pp. 27.
- TRÉGUER P., LE CORRE P., 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. Utilisation de l'autoanalyseur II, Technicon. L.O.C. Univ. Bretagne Occidentale, Brest,
- VAN KATWIJK M. M., VERGEER L. H. T. SCHMITZ G. H. W ROELOFS J. G. M., 1997. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 157: 159-173.
- VAN LENT F., 1995. A simulation model for growth and seasonal changes in density, biomass and C:N ratio of populations of *Zostera marina* L. (eelgrass) with different life-history strategies. In Intraspecific variability of *Zostera marina* L. in the southern Netherlands. *PhD dissertation University of Nijmegen*, pp. 218.
- 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. *Aquatic Botany*, 48: 59-75.
- VAQUER A., HEURTEAUX P., 1989. Recent modifications of the aquatic vegetation in the Vaccares pond (Camargue, France) in relation to human disturbance. *Ann. Limnol.*, 25 (1): 25-38.
- VARLET-GRANCHET C., BONHOMME R. CHARTIER M. ARTIS P., 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Oecol. Plant.* 3, 17 (1): 3-26.
- VARLET-GRANCHET C., BONHOMME R. SINOQUET H., 1993. Crop structure and light microclimate: characterization and applications. *Science Update Series, INRA Editions, Paris*, 518 pp.
- VARLET-GRANCHET C., CHARTIER M. GOSSE G. BONHOMME R., 1981. Rayonnement utile pour la photosynthèse des végétaux en conditions naturelles:

caractérisation et variations. *Oecol. Plant.* 2, 16 (2): 189-202.

VARLET-GRANCHET C., GOSSE G. CHARTIER M. SINOQUET H. BONHOMME R.

ALLIRAND J. M., 1989. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 9: 419-439.

VEGTER F., DE VISSHER P. R. M., 1984. Phytoplankton production in brackish Lake

Grevelingen (SW Netherlands) during 1976-1981. *Neth. J. Sea Res.*, 18 (3-4): 246-259.

VERHAGEN J. H. G., NIENHUIS P. H., 1983. A simulation model of production, seasonal

changes in biomass and distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.) in lake Grevelingen. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 187-195.

VERLAQUE M., sous presse. A hot spot of marine species introduction in Europe: the Thau

lagoon (Hérault, France). Journées Phycologiques "espèces invasives et impacts", 21-22 décembre 1998, *Cryptogamie, Algol.*

VERLAQUE M., LATALA A., 1996. On accidental introduction in Thau lagoon (France,

Mediterranean Sea) of a Japanese species of *Chondrus* (Gigartinaceae, Rhodophyta). *Cryptogamie, Algol.*, 17 (3): 153-164.

VERLAQUE M., NEDELEC H., 1983. Biologie de *Paracentrotus lividus* (Lam.) sur substrat

rocheux en Corse (Méditerranée, France): alimentation des adultes. *Vie et Milieu*, 33 (3/4): 191-201.

VERMAAT J. E., AGAWIN N. S. R. DUARTE C. M. FORTES M. D. MARBA N. URI J.

S., 1995. Meadow maintenance, growth and productivity of a mixed Philippine seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, 124: 215-225.

VERMAAT J. E., BEIJER J. A. GIJLSTRA R. HOOTSMANS M. J. M. PHILIPPART C. J.

M. VAN DEN BRINK N. W. and VAN VIERSSSEN W., 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., HOOTSMANS M. J. M. NIENHUIS P. H., 1987. Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial intertidal seagrass. *Aquatic Botany*, 28: 287-299.
- VERMAAT J. E., VERHAGEN F. C. A., 1996. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem: coupling demographic and physiological patterns. *Aquatic Botany*, 52 (4): 259-281.
- VIAROLI P., BARTOLI M. BONDAVALLI C. CHRISTIAN R. R. GIORDANI and G., NALDI M., 1996. Macrophyte communities and their impact on benthic fluxes of oxygen, sulphide and nutrients in shallow eutrophic environments. *Hydrobiologia*, 329: 105-119.
- VIDAL M., ROMERO J. CAMP J., 1989. Sediment-water nutrient fluxes: Preliminary results of in situ measurements in Alfaques Bay, Ebro River Delta. *Scient. Mar.*, 53 (2-3): 505-511.
- WEBB W. L., NEWTON M. STARR D., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia*, 17: 281-291.
- WEISS R. F., 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and sea water. *Deep-Sea Res.*, 17: 721-735.
- WELSH D. T., 2000. Nitrogen fixation in seagrass meadows: regulation, plant-bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology letters*, 3 (1): 58-71.
- WELSH D. T, BOURGUES S. DE WIT R. HERBERT R. A., 1996. Seasonal variations in nitrogen fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction in the rhizosphere of *Zostera noltii* : nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria. *Marine Biology*, A161: 1-10.
- WETZEL R. L., NECKLES H. A., 1986. A model of *Zostera marina* L. photosynthesis and growth: simulated effects of selected physical-chemical variables and biological interactions. *Aquatic Botany*, 26: 307-323.

- ZEITZSCHEL B., 1980. Sediment-water interactions in nutrient dynamics. In: Tenore K. R., B. C. Coull (Eds) *Marine Benthic Dynamics*. University of South Carolina Press, Columbia, 195-218.
- ZHUANG Y., DAI S. ZHANG M., 1993. Studies on regeneration rate of nitrogen in decomposition of plankton in lake Zhongguo Huanjing. *China Environ. Sci.*, 13 (2): 81-84.
- ZIEGLER S., BENNER R., 1998. Ecosystem metabolism in a subtropical, seagrass-dominated lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 173: 1-12.
- ZIEMAN J. C., ORTH R. A. PHILLIPS R. C. THAYER G. THORHAUG A., 1984. The effects of oil on seagrass ecosystems. *Restoration of habitats impacted by oil spills*. Cairns J. Jr. and Buikema A. L. (eds), 37-64.
- ZIEMAN J. C., WETZEL R. G., 1980. Productivity in seagrasses: Methods and rates. In *Handbook of seagrass biology*. R. C. Phillips, C. P. McRoy (eds), New-York, 87-116.
- ZIMMERMAN R. C., SMITH R. D. ALBERTE R. S., 1987. Is growth of eelgrass nitrogen limited ? A numerical simulation of the effect of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 167-176.
- ZUPO V., BUIA M. C. MAZELLA L., 1997. A production model for *Posidonia oceanica* based on temperature. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 483-492.

INDEX DES FIGURES ET TABLES

<i>Figures</i>	<i>Tableaux</i>	<i>Titres</i>	<i>Pages</i>
0.1		La lagune de Thau et son bassin versant, aspect général.	14
0.2 a		Répartition des grands groupes homogènes de concentrations en nitrates ...	16
0.2 b		Répartition des grands groupes homogènes de concentrations en ammonium ...	16
0.3 a		Granulométrie des sédiments de la lagune de Thau.	18
0.3 b		Distribution des teneurs en carbone organique dans les sédiments ...	18
0.4		Répartition du nombre d'espèce et de la biomasse du phytobenthos ...	22
0.5		Bilan annuel en azote de la lagune de Thau (résultats du programme Oxythau).	24
0.6		Schéma simplifié du cycle de l'azote dans un herbier à phanérogame.	26
	0.1	Principales caractéristiques et hypothèses prises en compte dans ...	28
<hr/>			
Encadré I.1		Les phanérogames marines de la lagune de Thau	34
I.1		La lagune de Thau. Localisation des herbiers à zostères ...	38
I.2		Schéma d'une cloche benthique transparente utilisée pour la mesure ...	40
	I.1	Caractéristiques environnementales de chaque campagne de mesure.	46
	I.2	Densités, biomasses et morphologies des différents herbiers étudiés.	48
	I.3	Contenus en carbone, en azote et rapport C:N des feuilles et des organes ...	50
I.3		Variations de l'oxygène dissous mesurées à l'intérieur d'une cloche ...	50
I.4		Flux d'oxygène mesurés dans les cloches au cours des 7 campagnes ...	52
I.5		Taux de respiration mesurés dans les cloches opaques (Resp) en fonction ...	52
I.6		Relations entre les taux de production bruts (GPR) et la température ...	54
I.7		Relations entre les taux de production brute (GPR) et la lumière interceptée ...	56
I.8		Boîte à moustaches des résidus du modèle de régression multiple.	58
I.9		Régression linéaire réalisée sur les taux de production brute calculés ...	58
	I.4	Quelques taux de respiration (Resp, min-max) en relation avec la biomasse ...	60
	I.5	Quelques taux de production brute (GPR, min-max) en relation avec la ...	6à
	I.6	Coefficients K relevés dans la littérature pour quelques plantes terrestres ...	60
I.10		Technique de marquage des feuilles de <i>Zostera noltii</i> .	66
I.11		Boîte à moustaches des données de croissances foliaires brutes (μ)	68
I.12		Suivi temporel (avril 1998, juin 1999) des croissances foliaires brutes <i>in situ</i> ...	70
I.13		Données de rayonnement global journalier (source Météo France, station de ...	70
	I.7	Résultats du modèle linéaire généralisé : $\mu \sim f(T, Rg, Saison, Z)$.	72
I.14		Résultats du modèle linéaire généralisé : $\mu \sim f(T, Rg, Saison, Z)$.	74
I.15		Taux de croissance foliaire brute à deux profondeurs différentes, ...	74
	I.8	Quelques taux de croissance foliaire (μ) relevés dans la littérature	76
I.16		Schéma simplifié du module expérimental en flux continu.	82
	I.9	Concentrations en nutriments ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) apportées aux dix aquariums ...	82
	I.10	Moyennes et écart types des paramètres de température, salinité et intensité ...	84
I.17		Evolution des teneurs en ammonium (a) et en phosphates (b) des différents ...	84
I.18		Evolution des consommations instantanées d'ammonium (a) et de ...	86

<i>Figures</i>	<i>Tableaux</i>	<i>Titres</i>	<i>Pages</i>
I.19		Corrélation existant entre l'absorption d'ammonium par les feuilles ...	88
I.20		Concentrations en ammonium des eaux interstitielles en début et fin ...	88
I.21		Comparaison des caractéristiques biométriques des faisceaux de zostères ...	90
	I.11	Paramètres liés à l'absorption de l'ammonium par les feuilles de plusieurs ...	92
I.22		Dispositif de séparation épigée-hypogée utilisé lors de la seconde ...	94
I.23		Evolution des concentrations en ammonium (a), phosphates (b) et nitrates ...	98
	I.12	Moyennes et écart types des paramètres de température, salinité et intensité ...	100
	I.13	Moyennes et écarts standards au risque 5 % (e.s) des concentrations	100
I.24		Boîtes à moustaches des concentrations observées durant la période de suivi	100
	I.14	Concentrations en ammonium ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) mesurées en fin d'expérience dans ...	102
I.25		Taux de croissances foliaires bruts (μ) observés en fonction des ...	102
I.26		Taux de croissance bruts (μ) calculés pour chaque faisceau marqué et pour ...	104
Encadré I.2		Les crises anoxiques ou « malaïgues » des étangs littoraux du Languedoc ...	108
Photographie I.1		Vue aérienne de la malaïgue prise le 27 août 1997 en zone conchylicole B	110
I.27		La lagune de Thau : localisation de la station expérimentale du suivi ...	110
I.28		Evolutions saisonnières des biomasses (a), des densités de faisceaux (b) ...	114
I.29		Données de température (a) et de salinité (b) de l'eau, de rayonnement ...	116
I.30		Caractéristiques de longueurs moyenne des feuilles (a), largeur moyenne des ...	118
	I.15	Caractéristiques de longueurs des feuilles de largeurs des feuilles et du ...	120
	I.16	Caractéristiques morphologiques des faisceaux reproducteurs ...	120
I.31		Variations saisonnières des contenus tissulaires en carbone (a) et azote	122
I.32		Taux journaliers moyens de recrutement et de mortalité (axe de gauche, j^{-1}), ...	124
I.33		Analyse biométrique de quelques rhizomes prélevés le 29 mai 1998 ...	126
I.34		Analyse biométrique de quelques rhizomes prélevés le 26 août 1998 ...	128
I.35		Boîte à moustaches des longueurs moyennes (en cm) des entrenœuds ...	130
	I.17	Taux de recrutement (j^{-1}) et de mortalité (j^{-1}) moyens de quelques espèces ...	132
	II.1	Liste des processus utilisés dans le modèle de production primaire.	140
Encadré II.1		Caractéristiques du rayonnement solaire et utilisation dans les modèles ...	144
II.1		Simulations de calibration (lignes noires continues) et mesures (losanges) ...	148
II.2		Simulations de calibration (lignes noires continues) et mesures (losanges) ...	150
	II.2	Paramètres utilisés dans le modèle de production primaire.	152
	II.3	Taux de respiration ($\text{mgO}_2.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) d'herbiers à <i>Zostera noltii</i> simulés ...	154
	II.4	Taux de production nette ($\text{mgO}_2.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) d'herbiers à <i>Zostera noltii</i> simulés ...	154
II.3		Schéma conceptuel du modèle MEZO-1D.	162
	II.5	Liste des processus utilisés dans le modèle MEZO-1D.	164
	II.5 bis	Suite de la liste des processus utilisés dans le modèle MEZO-1D.	166
Encadré II.2		Les quotients métaboliques : quotient photosynthétique et quotient respiratoire.	168
	II.6	Liste des variables d'état, unités de calcul et répartition dans le système ...	174
	II.7	Paramètres utilisés dans le modèle MEZO1D.	176

<i>Figures</i>	<i>Tableaux</i>	<i>Titres</i>	<i>Pages</i>
II.4		De gauche à droite : diagramme des fréquences des directions des vents ...	178
II.5		Evolution temporelle des conditions météorologiques entrées comme ...	178
II.6		Résultat de la calibration du modèle sur l'année 1994 pour la boîte 1 ...	180
II.7		Résultat de la calibration du modèle sur l'année 1994 pour la boîte 1 ...	182
II.8		Résultat de la calibration du modèle sur l'année 1994 pour les boîtes 2,3 et 4 ...	184
II.9		Evolution temporelle de la biomasse des zostères et des épiphytes ...	186
II.10		Evolution temporelle de l'oxygène dissous, de l'azote inorganique dissous ...	188
II.11		Evolution temporelle de l'oxygène dissous, de l'azote inorganique dissous ...	190
	II.9	Comparaison des rapports de biomasse épigée sur biomasse hypogée ...	192
	II.10	Quelques concentrations en azote inorganique dissous (μM) de la lagune ...	192
II.12		Indices de sensibilité des paramètres pour chaque variable d'état.	200
II.13		Indices de sensibilité des conditions initiales de chaque variable d'état.	202
	II.11	Valeurs des conditions initiales des variables d'états entrées pour les ...	204
II.14		biomasses végétales et contributions des différents producteurs à la ...	206
II.15		A. Taux d'absorption azotée des différents organes des zostères (dans le ...	208
II.16		Pourcentage journalier des pluies tombées sur l'année 1995.	210
III.1		Schéma conceptuel du modèle tridimensionnel d'écosystème de la lagune ...	222
III.2		Position des stations échantillonnées lors des campagnes de réactualisation ...	226
III.3		Les grands groupes de macrophytes dans la lagune de Thau	228
	III.1	Données utilisées dans l'AFC (campagne de réactualisation de la flore ...	230
III.4		Résultats de l'AFC dans le plan factoriel 1-2.	232
III.5		Résultats de l'AFC dans le plan factoriel 2-3.	234
III.6		Résultats de l'AFC dans le plan factoriel 1-3.	236
III.7		Cartographies des coordonnées factorielles des stations.	238
III.8		Cartographie simplifiée des macrophytes de la lagune de Thau.	240
III.9		Matrice utilisée pour la répartition des macrophytes dans chaque maille ...	244
	III.2	Biomasses (gPS.m^{-2}) affectées pour chaque espèce dans chaque zone, ...	246
	III.3	Rapports $R = \frac{\text{Biomasse sèche}}{\text{Biomasse fraîche}}$ utilisés dans le calcul des biomasses ...	246
	III.4	Hauteurs des canopées fixées empiriquement pour chacune des dix espèces ...	248
III.10		Exemple de courbe P/I. En abscisse on porte l'intensité lumineuse incidente ...	250
	III.5	Paramètres (moyenne et écart type) de la photosynthèse et de la respiration ...	252
	III.6	Teneurs tissulaires en carbone (C en % du poids sec), azote (N en % du ...	254
	III.7	Résultats des régressions effectuées sur les paramètres de la respiration ...	256
	III.8	Valeurs moyennes des rapports C:N (gC.gN^{-1}) des dix espèces retenues ...	262
	III.9	Conditions initiales dans la lagune (identiques pour toutes les mailles) et ...	266
III.11		Quelques données météorologiques (température de l'air, nébulosité, vitesse ...	268
III.12		Débits mesurés de la Vène et du Pallas durant les mois de janvier et de juin ...	270
III.13		Janvier 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et ...	272

<i>Figures</i>	<i>Tableaux</i>	<i>Titres</i>	<i>Pages</i>
III.14		Diagramme température (°C) – salinité, simulé par le modèle au 30 janvier ...	274
III.15		Concentrations en nitrates (mmol.m^{-3}) simulées par le modèle au cours du ...	274
III.16		Position des stations (chiffres en gras-italique, et station ZA) ...	276
	III.10	Comparaison des hauteurs de précipitation sur le secteur de Thau ...	280
	III.11	Concentrations en ammonium (NH_4^+ , au fond), azote organique particulaire ...	280
III.17		Janvier 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et ...	284
	III.12	Quelques concentrations en ammonium (NH_4^+ , exprimées en mmol.m^{-3}) et ...	286
III.18		Juin 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et ...	288
III.19		Diagramme température (°C) – salinité, simulé par le modèle au 30 juin ...	290
	III.13	Concentrations en ammonium (NH_4^+ , $\mu\text{mol.l}^{-1}$), nitrates (NO_3^- , $\mu\text{mol.l}^{-1}$) ...	292
III.20		Concentration en nitrates (mmol.m^{-3}) simulées par le modèle au cours	292
III.21		Juin 1996 (jour 30). Comparaison de simulations avec (à droite) et ...	296
	III.14	Résultats de la simulation sur l'année 1996 : estimation de la production ...	300
	III.15	Productions des différents compartiments primaires (exprimées en ...	300

ANNEXES

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

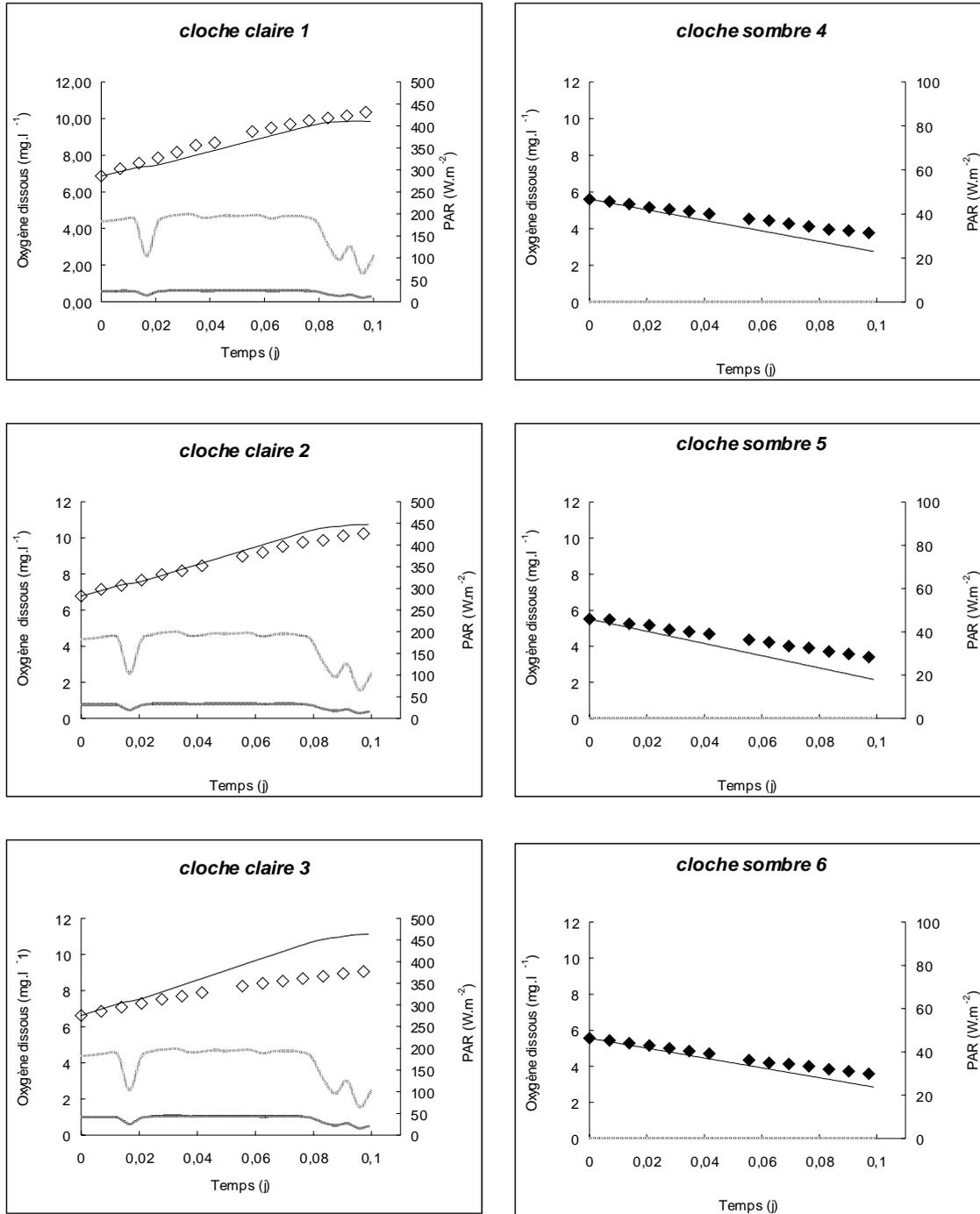


Figure A1.1 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 8 avril 1997 (température de l'eau : 14,3 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

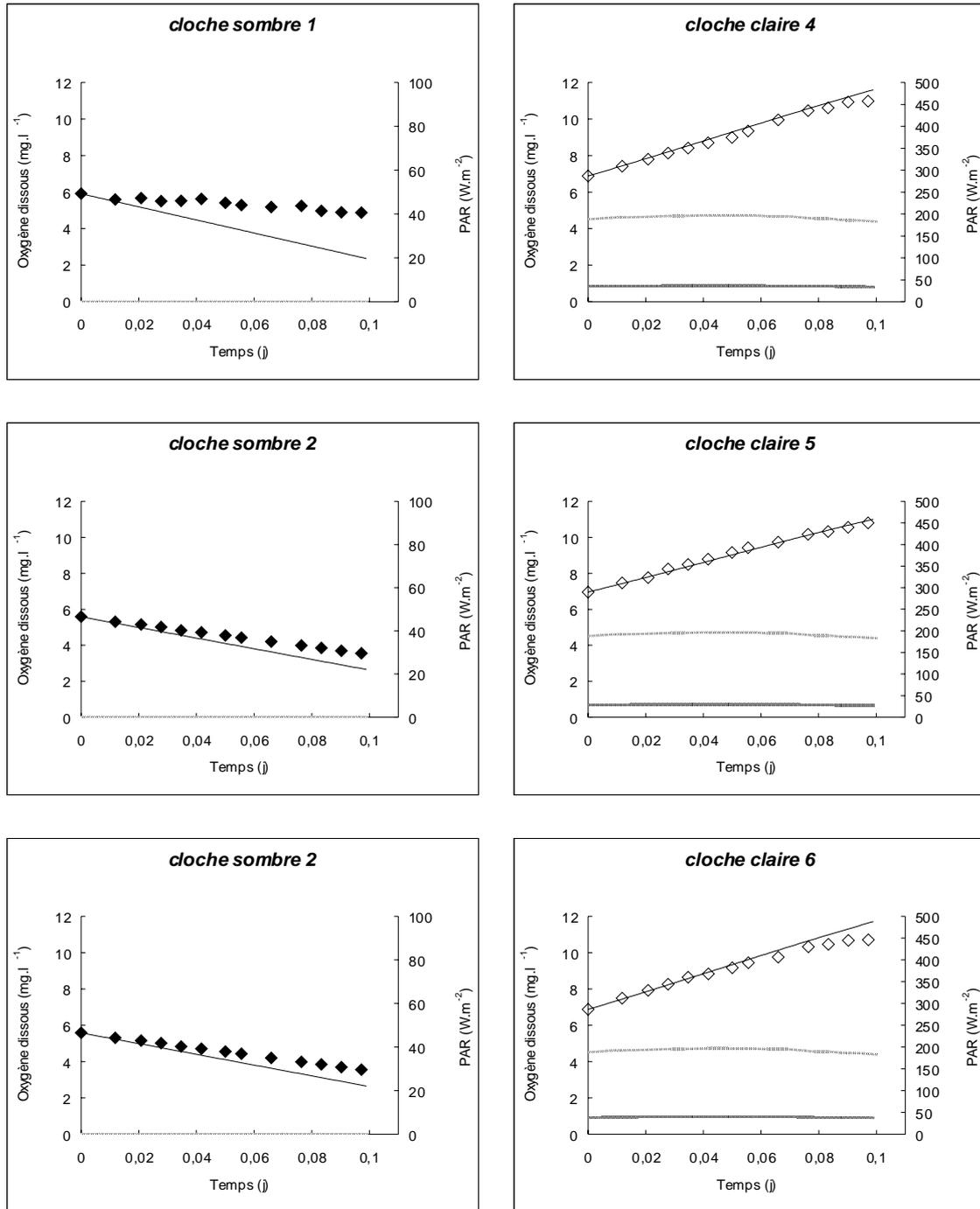


Figure A1.2 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 9 avril 1997 (température de l'eau : 14 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

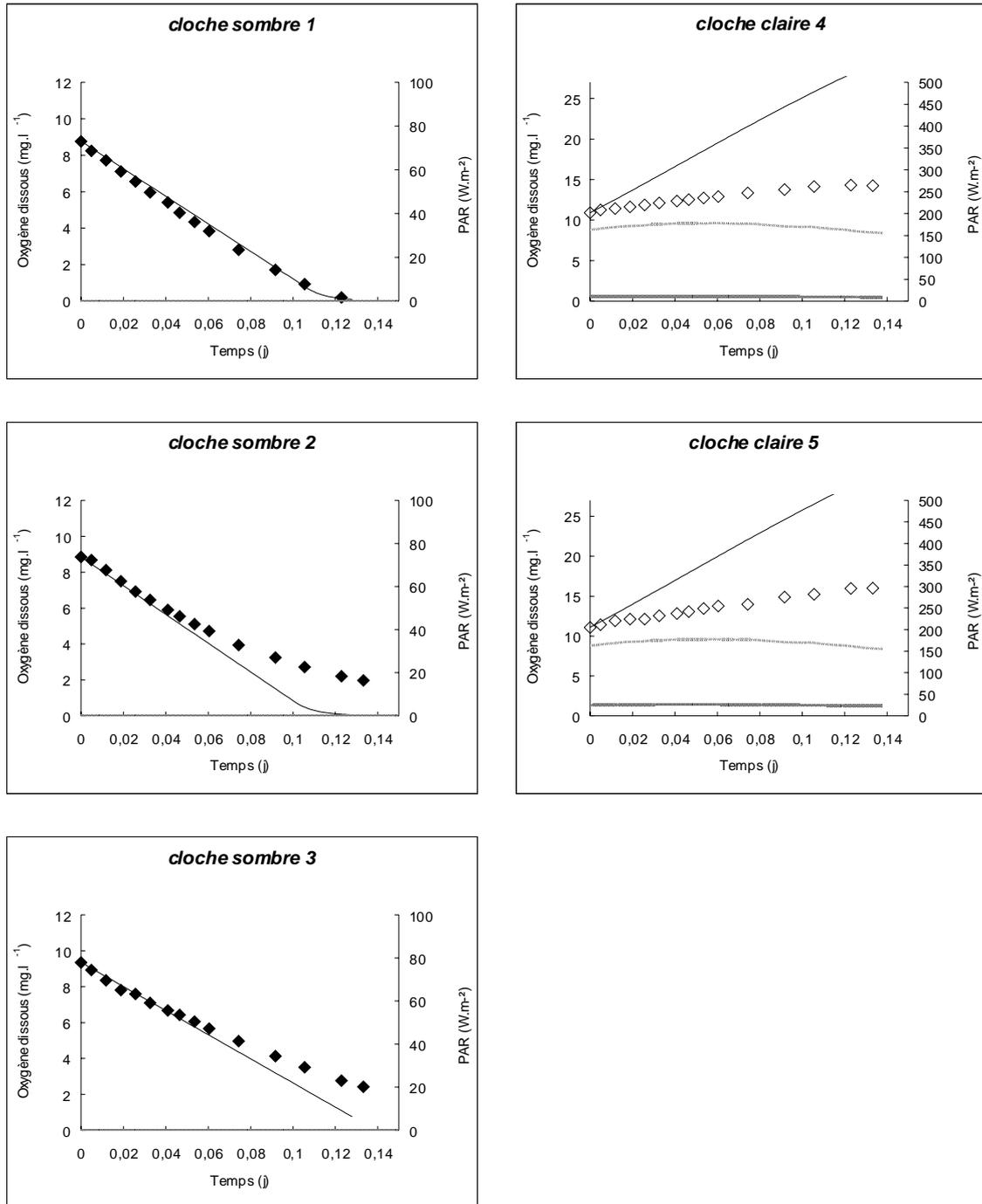


Figure A1.3 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 20 août 1997 (température de l'eau : 26,8 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

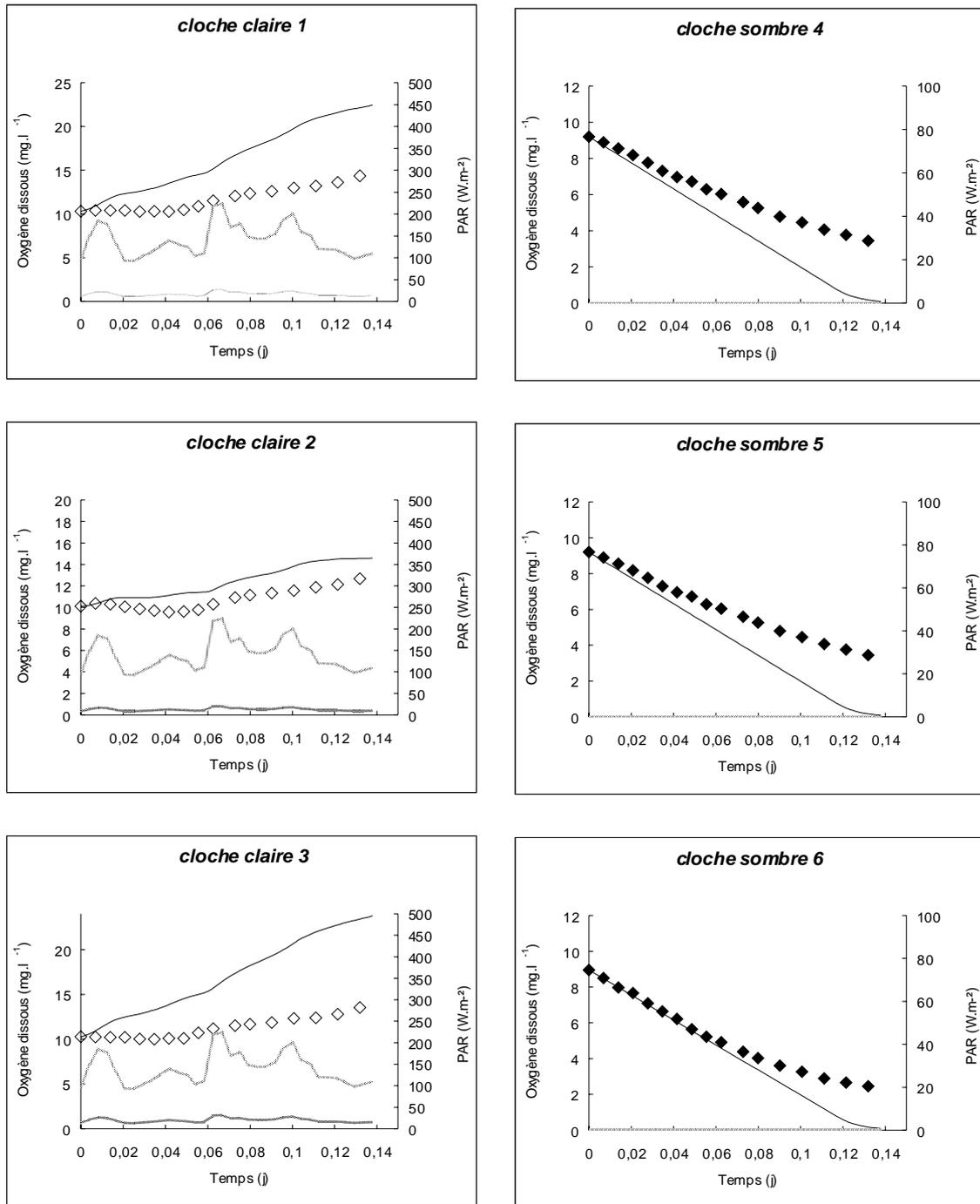


Figure A1.4 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l^{-1}) d'herbiers à *Zostera noltii* le 21 août 1997 (température de l'eau : $26,8\text{ }^{\circ}\text{C}$). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m^{-2}) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

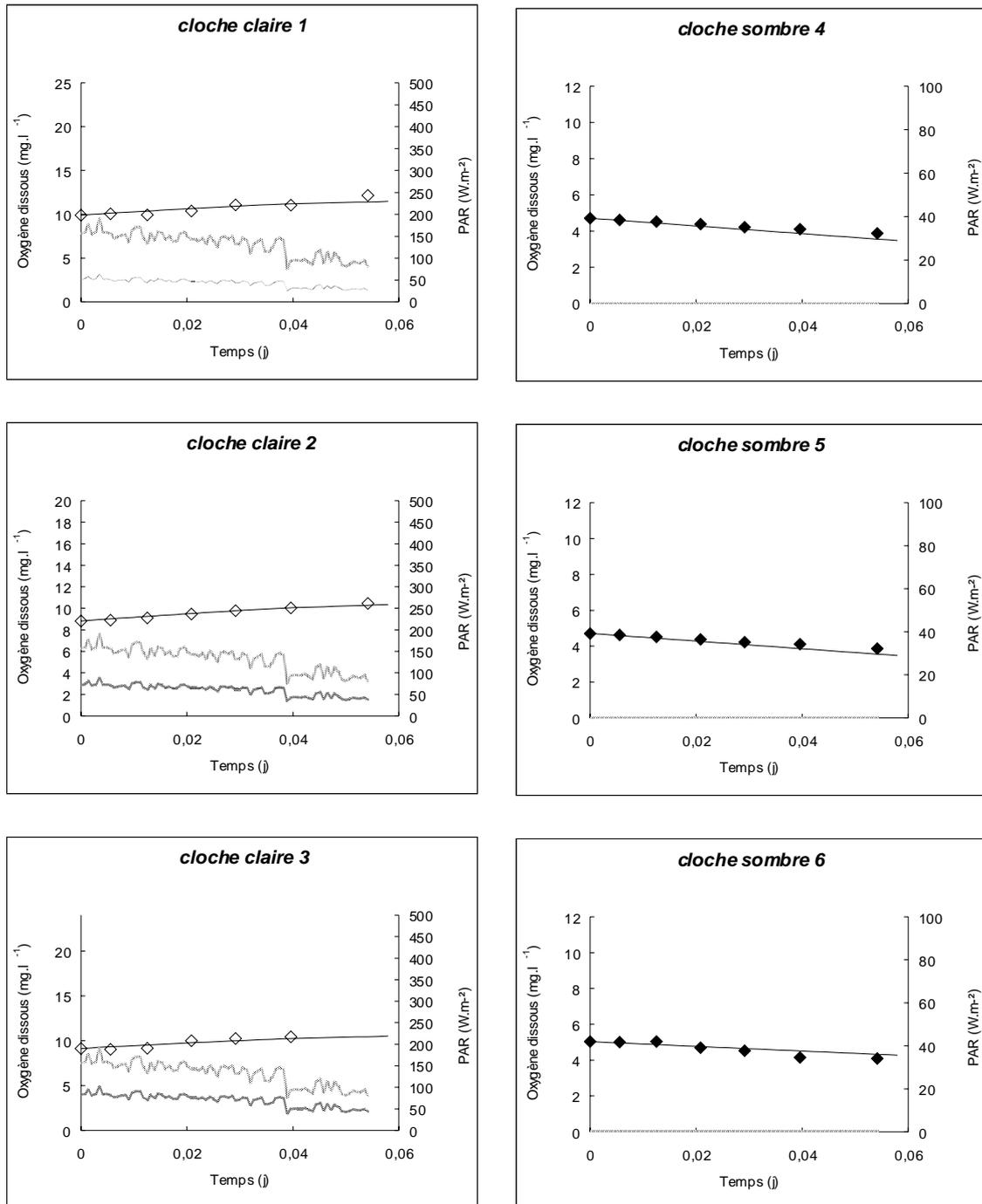


Figure A1.5 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 29 octobre 1997 (température de l'eau : 14,3 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

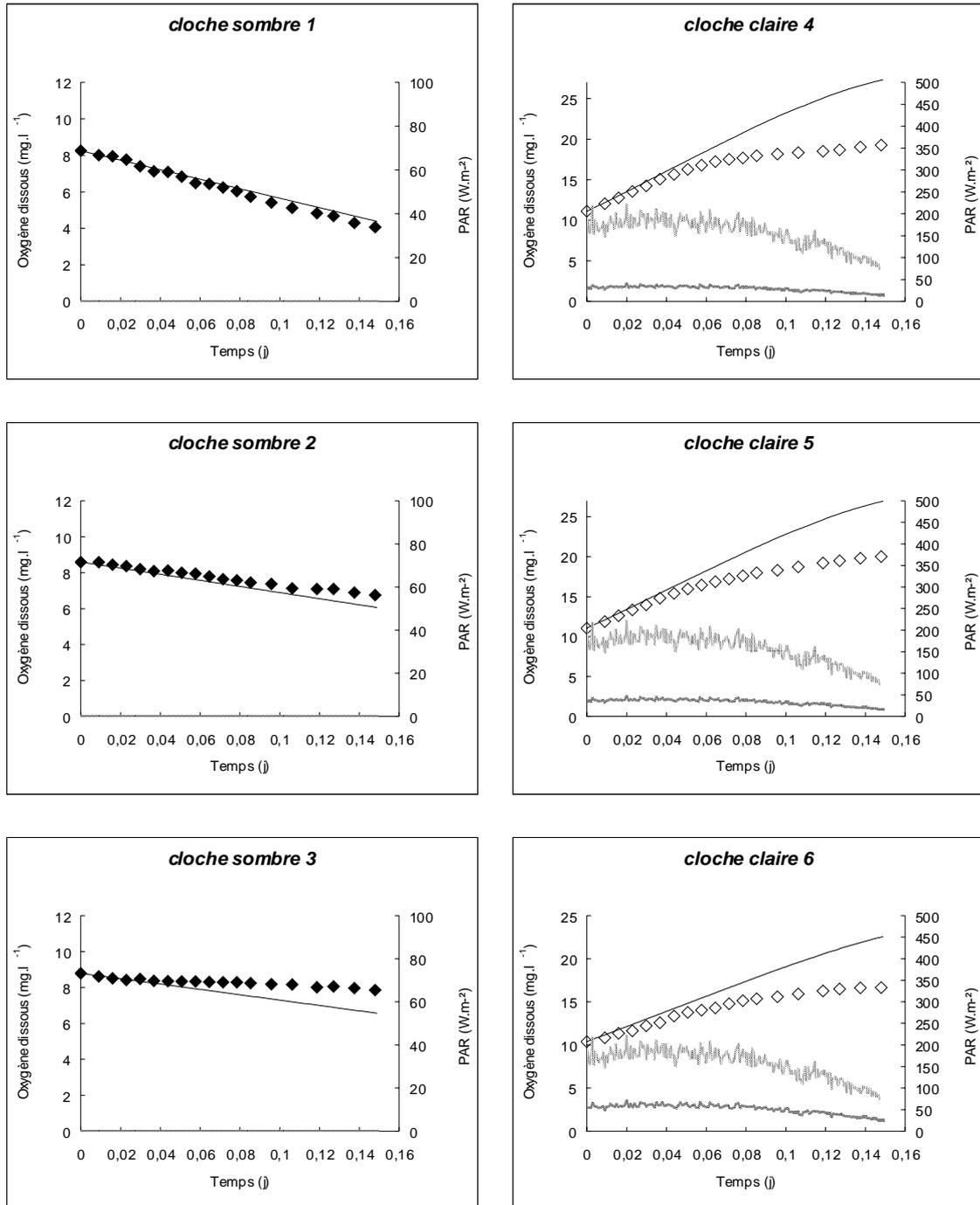


Figure A1.6 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 30 octobre 1997 (température de l'eau : 14,5 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

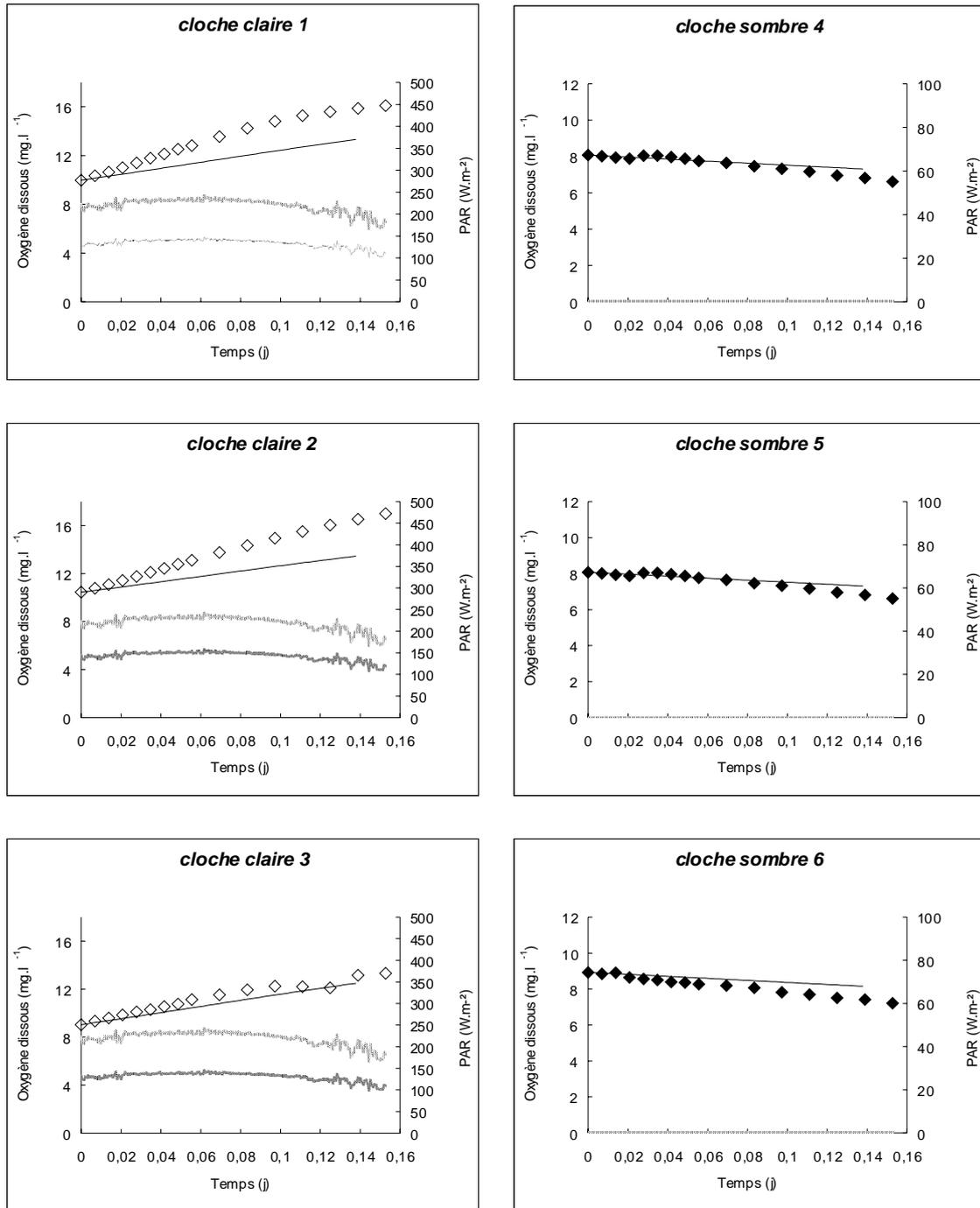


Figure A1.7 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 25 février 1998 (température de l'eau : 9 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 1: Résultats des simulations "cloches benthiques"

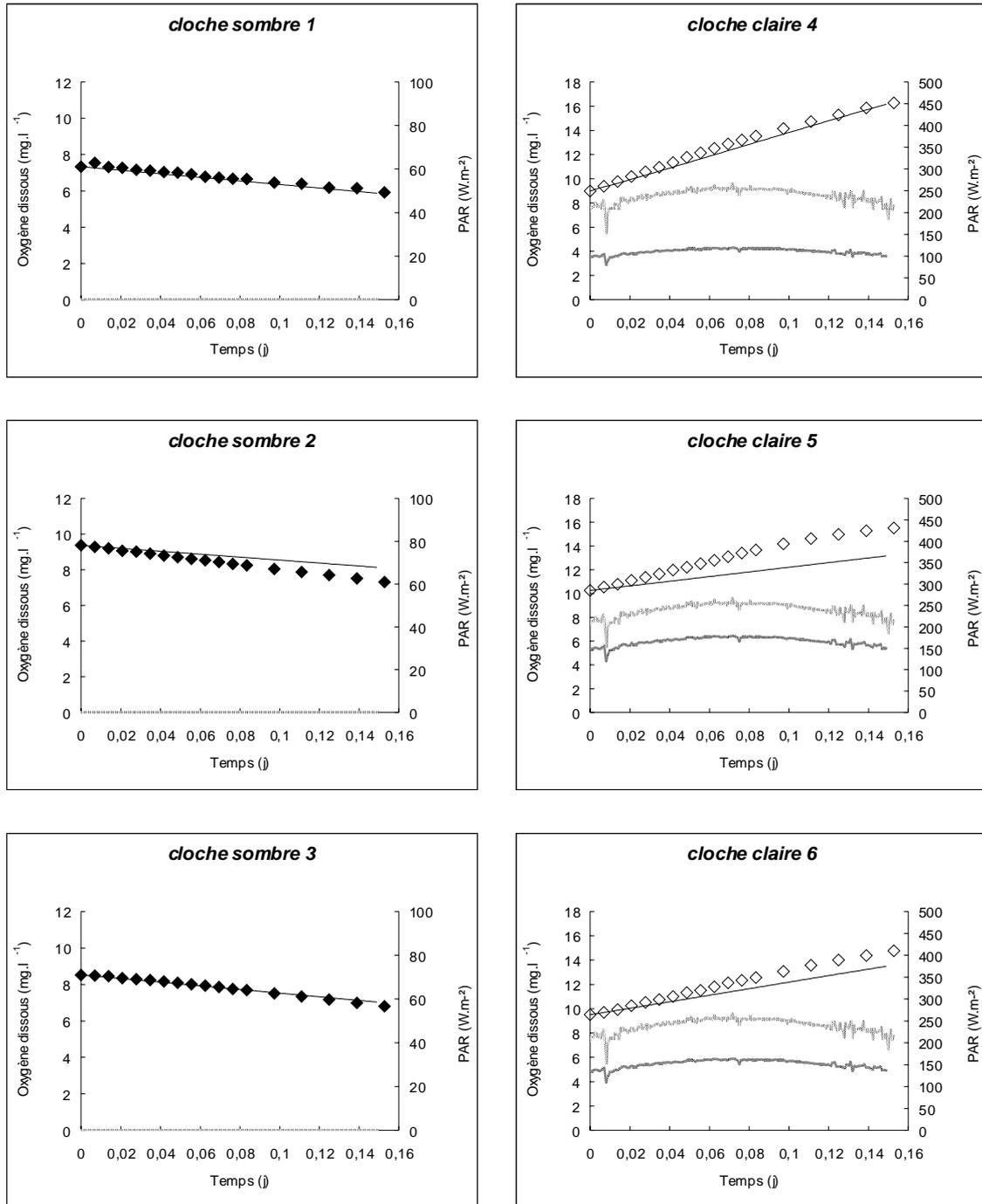


Figure A1.8 : Simulations (lignes noires continues) et mesures (losanges) de la production et de la respiration (d'oxygène dissous en mg.l⁻¹) d'herbiers à *Zostera noltii* le 26 février 1998 (température de l'eau : 9,6 °C). Les variations de lumière au niveau de la canopée (PAR mesuré en W.m⁻²) et sous la canopée (PAR calculé par le modèle) sont symbolisées respectivement par des lignes grisées claires et foncées.

Annexe 2: Codes et principales abréviations utilisées

<i>Code</i>	<i>Signification</i>
<i>Ac</i>	<i>Alsidium corallinum</i>
AFC	Analyse factorielle des correspondances
B ₀	Biomasse initiale
B _f	Biomasse finale
C	Carbone
<i>Cl</i>	<i>Chaetomorpha linum</i>
EB	Biomasse des épiphytes
EGR	Taux de croissance des épiphytes
EM	Mortalité des épiphytes
EP	Production des épiphytes
EPAR	Eclairement énergétique utile à la photosynthèse
ER	Respiration des épiphytes
FB	voir B _f
<i>Gc</i>	<i>Gracilaria compressa</i>
<i>Gd</i>	<i>Gracilaria dura</i>
<i>Gl</i>	<i>Gracilariopsis longissima</i>
GLM	Modèle linéaire généralisé
GPR	Taux de production brute
<i>Hi</i>	Halopitys incurvus
IB	voir B ₀
IC	Indice de comparaison simulation/mesures
I _k	Intensité lumineuse de saturation
LABS	Absorption par les feuilles
LAI	Indice foliaire (en anglais Leaf Area Index)
LB	Biomasse de l'épiguée
LGR	Taux de croissance de l'épiguée
lim.	Limitation
LN	Quota en azote des feuilles
LM	Taux d'arrachage des feuilles
LR	Respiration des feuilles
Mac ⁺	Simulation réalisée en présence des macrophytes
Mac ⁻	Simulation réalisée sans les macrophytes
MESO-1D	Modèle d'écosystème à zostères (unidimensionnel)
<i>Mo</i>	<i>Monostroma obscurum</i>
N	Azote
Ncont	Contenu tissulaire en azote
Ndet	Azote organique détritique
NH ₄ ⁺	Ammonium
NO ₃ ⁻	Nitrates

Annexe 2: Codes et principales abréviations utilisées

<i>Code</i>	<i>Signification</i>
N ₂	Azote moléculaire
O ₂	Oxygène
PF	Poids frais
Pmax	Taux de production maximum
PO ₄ ³⁻	Phosphates
PS	Poids sec
P _{tot}	Production brute totale des zostères
Qabs	Quantité de lumière interceptée par un couvert végétal
Qcan	Quantité de lumière disponible au sommet de la canopée
Q ₁₀	Facteur de multiplication d'un processus lorsque l'on augmente la température de 10 °C
QPAR	Eclairement quantique utile à la photosynthèse
RABS	Absorption par les organes souterrains
RB	Biomasse de l'hypogée
REC	Taux de recrutement végétatif des pieds de zostères
RED	Redistribution de l'azote à l'intérieur de la plante
REMI	Réseau microbien
Rg	Rayonnement solaire global
RM	Taux de sénescence de l'hypogée
RN	Quota en azote des organes souterrains
RR	Respiration des rhizomes et des racines
<i>Rt</i>	<i>Rytiphloea tinctoria</i>
SB ₀	Biomasse initiale de chaque nouvelle pousse
SD	Densité des pieds
SS	Sédiment sec
TG	Taux de croissance net total
<i>Ur</i>	<i>Ulva rigida</i>
<i>Zm</i>	<i>Zostera marina</i>
<i>Zn</i>	<i>Zostera noltii</i>
3D	tridimensionnel
β	Taux de recrutement
δ	Taux de mortalité
φPk	phytoplancton
μ	Taux de croissance foliaire

Annexe 3 : Contribution des profils "espèces" aux axes principaux (AFC du chapitre III.2)

Espèces	Axe1	Axe2	Axe3	Axe4	Axe5	Axes>5	Total
Hi	251	177	19	30	16	15	86
Zm	4	1	137	200	442	22	97
Zn	54	772	0	19	24	0	143
Gc	295	4	5	14	80	116	99
Cl	179	6	454	72	21	55	117
Gd	12	5	2	39	0	215	73
Rt	31	27	6	10	9	74	35
Gl	59	2	344	30	102	133	109
Ac	10	6	14	2	63	193	70
Ur	52	0	1	80	1	133	59
Mo	52	0	19	505	243	42	112
Total	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000

Annexe 4 : Eboulis des valeurs propres (AFC du chapitre III.2)

